

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.

Der Einfluß gelöster organischer Zellnahrungsstoffe und anorganischer stickstoffhaltiger Verbindungen auf die Cilienaktivität der isolierten Kiemen von *Mytilus edulis* L.¹⁾

VON CARL SCHLIEPER UND RUTH KOWALSKI

1. Einleitung

In früheren Publikationen (SCHLIEPER, KOWALSKI u. ERMAN 1958; SCHLIEPER u. KOWALSKI 1958) haben wir zeigen können, daß die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke der Miesmuschel *Mytilus edulis* durch Zufügen geringer Mengen von Glucose oder Milchsäure zum Außenmedium um etwa 50% gesteigert werden kann. Es erhebt sich die Frage, wie diese Reaktion der Kiemencilien zustande kommt. Handelt es sich bei dem geschilderten Phänomen um eine rein stimulierende Wirkung der betreffenden einfachen organischen Verbindungen? Oder werden diese Zellnahrungsstoffe von dem überlebenden hungernden Gewebe aufgenommen und im Energiehaushalt verwertet? Außerdem wäre es wichtig zu wissen, ob die Cilienaktivität in ähnlicher Weise auch durch andere organische und anorganische Verbindungen gesteigert werden kann.

Um diese Fragen zu klären, haben wir die Wirkung zahlreicher gelöster Stoffe auf den Cilienschlag von isolierten Kiemenstücken quantitativ untersucht. Hierbei ergab sich die erstaunliche Tatsache, daß nicht nur viele organische Zellnahrungsstoffe, sondern auch anorganische stickstoffhaltige Verbindungen den Cilienschlag aktivieren.

2. Untersuchungsmethoden

Die für die Experimente benutzten Kiemenstücke wurden jeweils frischgefangenen Miesmuscheln der westlichen Ostsee (Kieler Förde, mittlerer Salzgehalt des Außenmediums = 15‰) entnommen. Vor Versuchsbeginn wurden die Muscheln stets mehrere Tage ohne Fütterung in reinem Meerwasser des Fundortes bei 10°C gehalten. Die isolierten Kiemenstücke wurden dann in der Regel anschließend bei Zimmertemperatur (etwa 20°C) untersucht.

In keinem Falle wurden Muscheln, die länger als acht Tage im Aquarium bzw. im Laboratorium gehalten worden waren, benutzt.

Isolierte Kiemenstücke der Miesmuschel überleben in reinem filtriertem, täglich gewechseltem Meerwasser mindestens eine Woche. Besonders die frontalen und terminalen Cilien schlagen während dieser Zeit unentwegt, wenn auch mit abnehmender Aktivität. Man kann die mechanische Aktivität der frontalen Kiemencilien direkt auf Grund ihrer Transportleistung beurteilen. Ein einzelnes Kiemenblatt wird zu diesem Zweck horizontal mit der Außenfläche nach oben in einer mit Meerwasser gefüllten Petrischale festgesteckt, deren Boden mit einer Wachsschicht bedeckt ist. Leichte Partikel, wie zum Beispiel 1 mm² große Staniolplättchen, die man auf die Oberfläche des Kiemenstückes legt, werden durch den Schlag der frontalen Kiemencilien in Richtung auf den freien unteren Kiemenrand transportiert. Mit der Stoppuhr läßt sich jeweils die Zeit (auf 1/10 Sek. genau) messen, welche für eine bestimmte Strecke benötigt wird und daraus kann die Transportgeschwindigkeit in mm/Minute als Maß der Cilienaktivität berechnet werden (vergl. auch SCHLIEPER u. KOWALSKI 1958).

¹⁾ Herrn Professor Dr. Curt Hoffmann zu seinem 60. Geburtstag gewidmet.

Die benutzten Chemikalien wurden in Form der jeweils reinsten vorhandenen Präparate von den Firmen E. Merck (Darmstadt) oder Riedel de Haën (Seelze/Hannover) bezogen.

3. Der Einfluß gelöster Kohlehydrate auf die Cilienaktivität

a) Monosaccharide:

l(+)-Arabinose, $C_5H_{10}O_5$, Gummizucker (rechtsdrehend), Mol.-Gew. 150,13

Diese für den Menschen süß schmeckende Pentose ist als Polysaccharid in pflanzlichen Pentosanen weit verbreitet. Zugabe von 1 mMol zu einem Liter Außenmedium verursachte während der ersten Stunde eine langsame Zunahme der Cilienaktivität (nach 30 Minuten = +35%, nach 60 Minuten = +43%, nach 90 Minuten = +40%, nach 120 Minuten = +40%; vergl. auch Abb. 3). Wie weiter unten berichtet wird, war die Wirkung einer entsprechenden Glucosekonzentration etwas stärker (nach 30 Minuten = +52%, nach 60 Minuten = +48%, nach 90 Minuten = +46%, nach 120 Minuten = +45%).

d-Glucose (Dextrose, Traubenzucker), $C_6H_{12}O_6$, Mol.-Gew. 180,15

Gibt man 1 mMol Glucose zu einem Liter Außenmedium (180 mg/l), so nimmt die Cilienaktivität anschließend schnell zu und erreicht nach etwa 5 bis 7 Minuten ein erstes Maximum. Anschließend nimmt die Aktivität wieder etwas ab und stellt sich nach 60 Minuten auf ein erhöhtes, relativ konstantes Niveau ein, das etwa 40—50% über dem entsprechenden, gleichzeitig gemessenen Wert eines anderen Kiemenstückes der gleichen Muschel in reinem Meerwasser liegt (vergl. Abb. 1 a und Abb. 2). Wird anschließend das untersuchte Kiemenstück aus dem glucosehaltigen Medium zurück in reines Meerwasser geführt, so nimmt die Cilienaktivität langsam ab und erreicht nach weiteren 60—90 Minuten wieder das ursprüngliche Niveau von Kiemenstücken in reinem Meerwasser (vergl. Abb. 1 b).

In früheren Arbeiten haben wir gezeigt, daß die Aktivität der Kiemencilien von *Mytilus edulis* bei Nordsee-Exemplaren in Meerwasser von 30‰ Salzgehalt beträchtlich höher ist als diejenige bei Ostsee-Exemplaren in Brackwasser von 15‰ Salzgehalt. Es war deshalb zu untersuchen, ob das aktivere Kiemengewebe von Nordsee-Miesmuscheln in der gleichen Weise auf Glucose reagiert. Wir haben aus diesem Grunde nebeneinander Kiemenstücke von Nordsee- und Ostsee-Exemplaren in dem Wasser ihrer Fundorte mit und ohne Zusatz von 1 mMol/l Glucose untersucht. Wie die in Tabelle 1 wiedergegebenen Befunde zeigen, sind die Reaktionen der Kiemencilien in beiden Fällen sehr ähnlich. Bei längerer Versuchsdauer (nach zwei Stunden) war die Aktivitätserhöhung bei Nordseemuschelgewebe etwas geringer (130% in dem unten angegebenen Experiment, bei anderen Versuchen etwa 138%). Vielleicht beruht der Unterschied darauf, daß die Nordsee-Exemplare nicht an Ort und Stelle, sondern erst nach einem längeren Transport in feucht verpacktem Zustand (d. h. nach vielstündiger Anaerobiose bei geschlossenen Schalen) untersucht werden konnten. Im Prinzip bestehen anscheinend in dem Mechanismus der Glucosewirkung keine vom Salzgehalt des Fundortwassers abhängigen Unterschiede.

Wie in Abschnitt 2 (Untersuchungsmethoden) bereits betont wurde, nimmt die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke in reinem Meerwasser langsam ab. Diese Abnahme ist natürlich um so größer, je höher die Temperatur ist, bei welcher die isolierten Gewebestücke gehalten werden. Im Durchschnitt betrug die Aktivitätsabnahme von bei Zimmertemperatur gehaltenen Stücken in den ersten beiden Tagen je etwa 4—6%. In einzelnen Fällen ließ die Aktivität innerhalb dieses Zeitraumes auch stärker nach. Man muß wohl annehmen, daß es sich hierbei um einen komplexen Vorgang handelt.

Tabelle 1

Der Einfluß von 1 mMol Glucose pro Liter Außenmedium auf die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von Ostsee- und Nordsee-Miesmuscheln, jeweils in Meerwasser ihres Fundortes untersucht ($S = 16\text{‰}$ bzw. 28‰)

Versuchszeit in Minuten	Ostsee-Mytilus			Nordsee-Mytilus		
	in reinem Meerwasser mm/Min.	+ Glucose		in reinem Meerwasser mm/Min.	+ Glucose	
		mm/Min.	%		mm/Min.	%
2	34,9	47,5	136	39,7	50,4	127
15	34,3	53,6	156	39,5	61,2	155
30	33,5	50,8	151	39,2	58,8	150
45	33,0	48,2	146	38,7	56,1	145
60	32,8	46,8	143	38,5	54,5	142
75	32,6	46,5	143	38,0	53,1	140
90	32,2	45,8	142	37,8	51,3	136
105	31,9	44,8	140	37,7	50,0	133
120	31,6	45,5	144	37,5	48,8	130

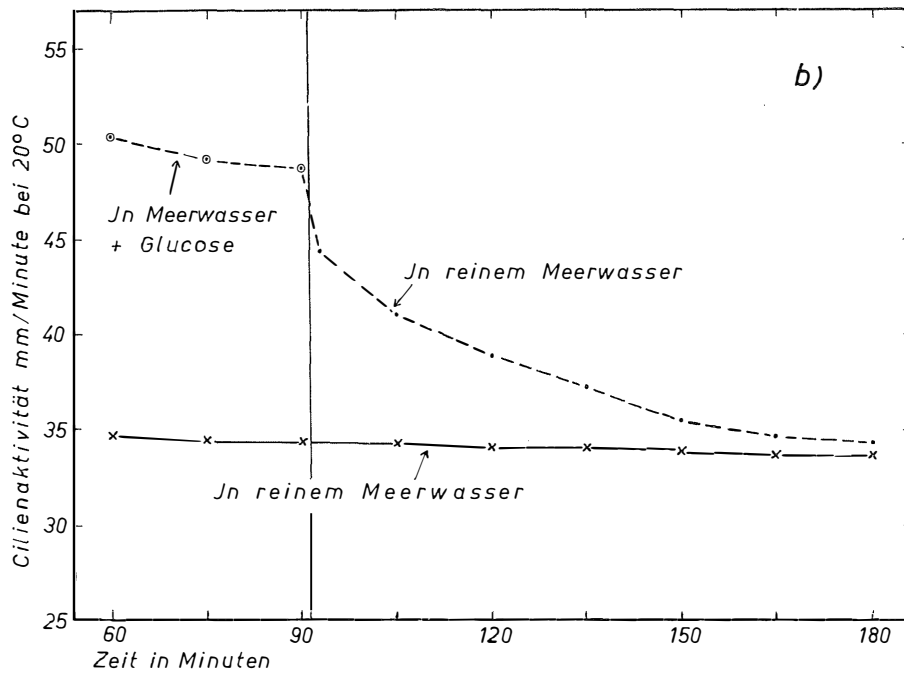
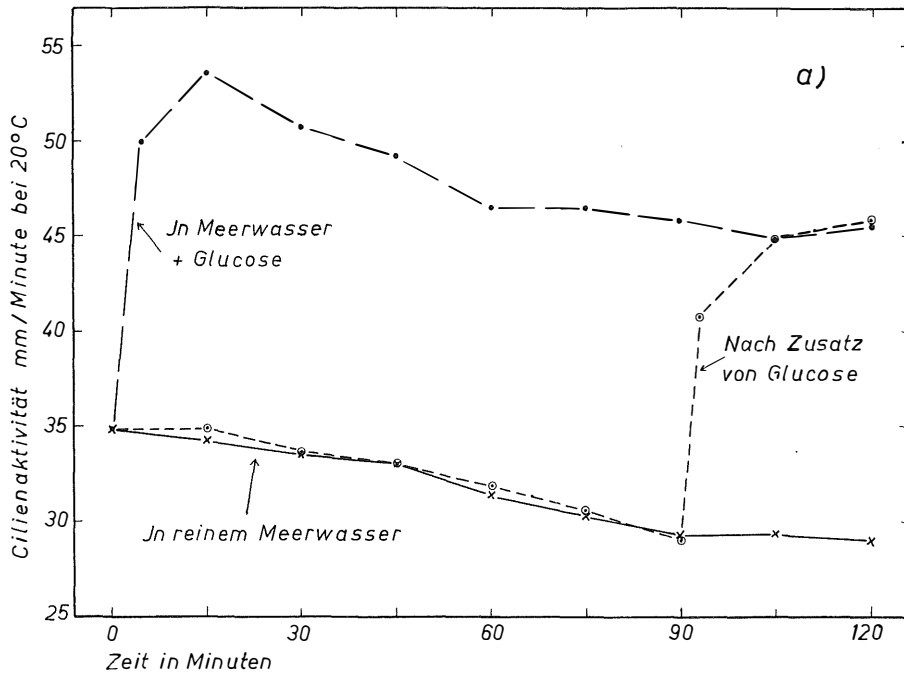
Einerseits werden die für die Arbeitsleistung der Cilien benötigten energieliefernden Reservestoffen abgebaut; allerdings ist der Vorrat an Reservestoffen im Kiemenepithel von *Mytilus* wohl recht gering. Andererseits werden in dem isolierten, von dem Gesamtorganismus getrennten Gewebestück bei Aufbewahrung in reinem Meerwasser, ohne Nachschub von Zellnahrungsstoffen, wahrscheinlich auch andere wichtige Zellbestandteile in zunehmendem Maße verbraucht. Hierfür spricht die Beobachtung, daß auch durch nachträgliches Zugeben von Glucose zum Außenmedium, nach ein bis drei Hungertagen, die Cilienaktivität nicht mehr voll wiederhergestellt werden kann, obwohl ihre relative Wirkung (prozentuale Aktivitätssteigerung gegenüber dem jeweiligen Hungerwert an dem betreffenden Versuchstag) fast gleich bleibt.

Auch bei längerem Aufenthalt isolierter Kiemenstücke in Meerwasser mit einem Zusatz von 1 mMol Glucose pro Liter bleibt aber die Cilienaktivität ständig gegenüber derjenigen von Kiemenstücken in reinem Meerwasser erhöht. Allerdings läßt sich der Nachweis einer derartig langfristigen, aktivitätssteigernden Wirkung eines Glucosezusatzes nicht durch fortlaufende, etwa halbstündige Messungen erbringen. Anscheinend führt die häufig wiederholte Belastung der Kiemenoberfläche mit Staniolplättchen bei einer fortlaufenden Messung der Transportgeschwindigkeit zu einer langsamen Verringerung der Leistung. Ebenso scheint die Aufbewahrung der Kiemenstücke in einer begrenzten Wassermenge in einer kleinen Petrischale dem überlebenden Gewebe nicht zuträglich zu sein. Wir haben deshalb für derartige Versuche einzelne kleine Kiemenstücke in großen Glasschalen (20 cm Durchmesser) in je etwa 250 ccm Medium aufbewahrt. Außerdem wurde das Medium während der Versuchszeit mehrfach erneuert. Wurde dann die Cilienaktivität nach ein, zwei und drei Tagen erneut gemessen so war sie wohl auch in dem traubenzuckerhaltigen Medium gegenüber dem Anfangswert (eine Stunde nach der Isolierung) zunehmend abgesunken, war aber immer noch verglichen mit der Leistung von gleichlang in reinem Meerwasser gehaltenen Kiemenstücken, beträchtlich erhöht (vergl. Tabelle 2). Selbst nach drei Tagen lag auf diese Weise die Leistung der frontalen Kiemencilien in dem glucosehaltigen Versuchsmedium

Legende zu der nebenstehenden Abbildung 1 (Tafel 2)

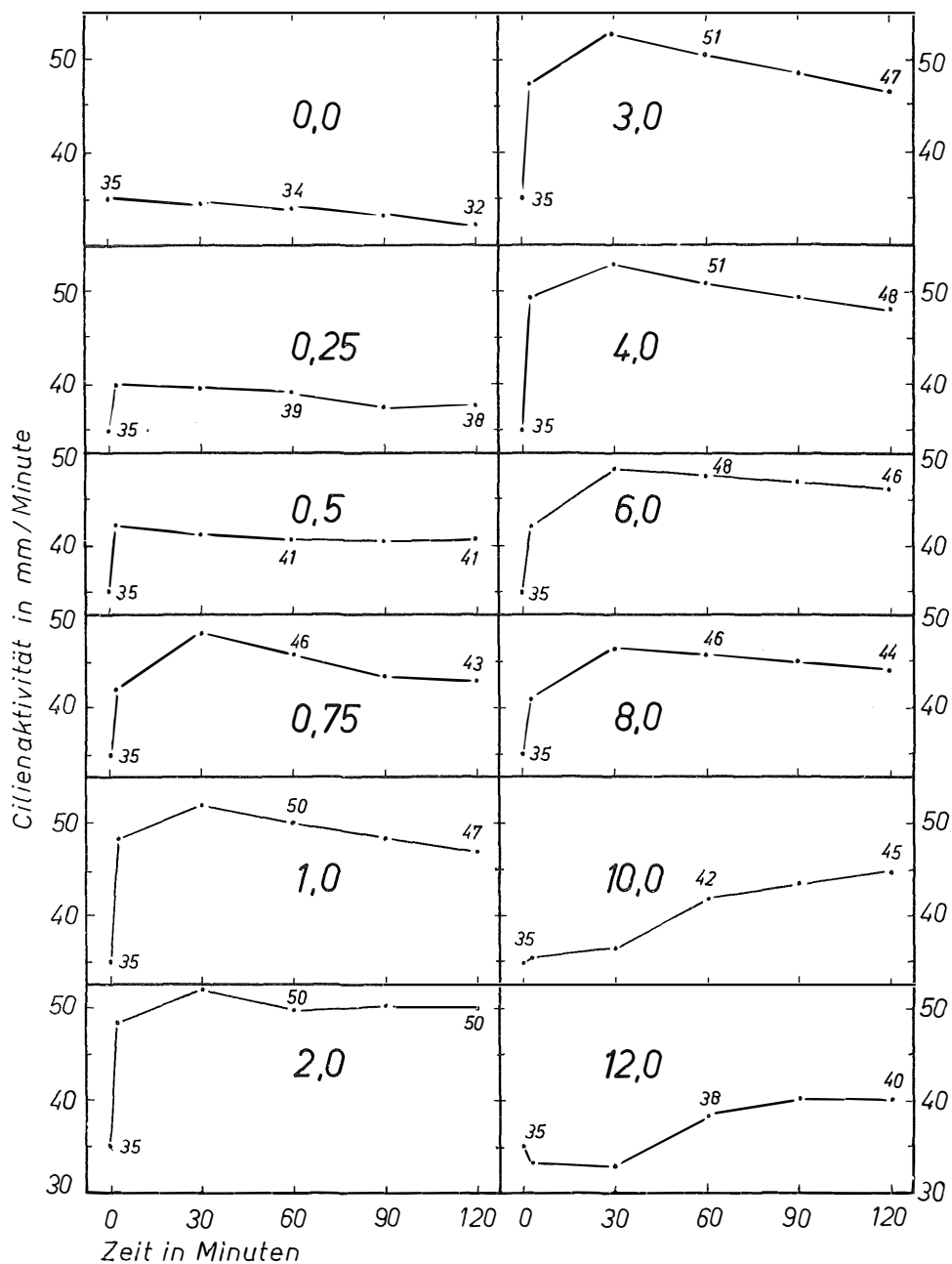
Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von *Mytilus edulis* (Ostsee) in reinem Meerwasser (15‰ S) und in Meerwasser mit einem Zusatz von 1 mMol/l Glucose, bei Zimmertemperatur (20°C).

Abb. 1: Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke in reinem Meerwasser und in Meerwasser + 1 mMol/l Glucose.



Tafel 2

Abb.2: *Mytilus* - Kiemenstücke in Meerwasser
mit Glucose 0-12 mMol/l



Tafel 3

noch etwa 40% über dem gleichzeitig gemessenen Wert eines anderen Kiemenstückes der gleichen Muschel, das sich die ganze Versuchszeit über in reinem Meerwasser befunden hatte. Es kann also keine Rede davon sein, daß die aktivitätssteigernde Wirkung des Traubenzuckers etwa auf einer kurzfristig vorübergehenden Stimulation der Cilienleistung beruht.

Tabelle 2

Vergleich der Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke bei langfristiger Aufbewahrung in reinem Meerwasser und in Meerwasser + 1 mMol Glucose pro Liter (bezogen auf die Cilienaktivität in reinem Meerwasser nach einer Stunde = 100%, bei Zimmertemperatur)

Versuchszeit in Stunden	In reinem Meerwasser		In Meerwasser + 1 mMol/l Glucose	
	mm/Min.	%	mm/Min.	%
1	34,1	100	50,3	148
2	32,7	96	47,3	139
24	31,9	94	47,2	138
48	30,6	90	42,7	125
72	26,8	79	37,6	110

Niedrigere Glucosekonzentrationen als 1 mMol/l Außenmedium haben eine entsprechend geringere Wirkung (siehe Abb. 2). Aber selbst noch 0,25 mMol Glucose pro Liter Außenmedium hat einen deutlich die Cilienaktivität steigernden Effekt. Größere Glucosekonzentrationen (2—8 mMol/l) erhöhen dagegen die Cilienaktivität nicht wesentlich stärker. Nach Zufügen von 12 mMol/l (2,162 g/l) sinkt die Cilienaktivität während der ersten 30 Minuten sogar unter die Norm in reinem Meerwasser und steigt anschließend während der folgenden 90 Minuten langsam nur um einen verhältnismäßig geringen Betrag (auf etwa 114% des Anfangswertes). Die anfängliche Depression der Cilienaktivität kann in diesem Falle nicht auf Grund der osmotischen Wirkung des Glucosezusatzes erklärt werden, da durch ihn die an der Gefrierpunkts-erniedrigung gemessene Gesamtkonzentration des Außenmediums nur knapp um 3% gesteigert wird. Eine solche Erhöhung hat aber bei den euryhalinen Eigenschaften von *Mytilus* und der hohen osmotischen Resistenz ihres Gewebes überhaupt keinen Effekt.

d-Fructose (Laevulose, Fruchtzucker), Mol.-Gew. 180,15

Zugabe von 1 mMol/l Fructose zum Meerwasser bewirkt ebenfalls eine schnelle Steigerung der Cilienaktivität, die nach ein und zwei Stunden Versuchsdauer zu ähnlichen Werten führt, wie sie in dem glucosehaltigen Medium von entsprechender Konzentration beobachtet wurden. Ein Unterschied in der Glucose- und Fructosewirkung ergibt sich nur bei fortlaufender Messung während der ersten 20 Minuten (vergl. Abb. 3 u. 4). In diesem Falle nimmt die Transportgeschwindigkeit der frontalen Cilien im glucosehaltigen Versuchsmedium etwas steiler zu (Maximum nach etwa 10 Minuten) als nach Zugabe von Fructose (Maximum nach etwa 20 Minuten).

d(+)-Galaktose (Cerebrose), Mol.-Gew. 180,16

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Monosacchariden hat Galaktose in einer Konzentration von 1 mMol pro Liter nur eine geringe Wirkung (Cilienaktivität nach

Legende zu der nebenstehenden Abbildung 2 (Tafel 3)

Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke in Meerwasser mit Zusatz von verschiedenen Glucosemengen (15⁰/₀₀ S, 20°C).

einer Stunde +7%; vergl. auch Abb. 3). Auch Zugabe von 2 mMol Galaktose zu einem Liter Außenmedium führt nach einer Stunde nur zu einer Leistungssteigerung von 13%. Höhere Galaktosekonzentrationen wirken innerhalb derselben Zeit sogar hemmend auf die Cilientätigkeit (siehe Tabelle 3).

Tabelle 3

Vergleich der Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke nach einstündiger Aufbewahrung in Meerwasser mit Zusatz von Galaktose bzw. Glucose (bezogen auf die Cilienaktivität frisch isolierter Kiemenstücke bei Zimmertemperatur = 100%).

Konzentration mMol/l	+ Galaktose Aktivität in %	+ Glucose Aktivität in %
1,0	107	147
2,0	113	147
3,0	96	145
4,0	80	146

d-Sorbit, Mol.-Gew. 182,17 und d-Mannit, Mol.-Gew. 182,17

Beide sechswertigen Alkohole, welche nachweislich für den Menschen aber nicht für die Biene süßschmeckend sind, bewirken in einer Konzentration von 1 mMol pro Liter Außenmedium etwa die gleiche Zunahme der Cilienaktivität nach 60 und 120 Minuten, wie sie bei derselben Glucosekonzentration auftreten. Die Zunahme der Aktivität während der ersten 60 Minuten verlief bei unseren Messungen — besonders bei Mannit — weniger steil als bei Glucose.

b) Disaccharide:

Maltose (Glucose- α -glucosid), Malzzucker, $C_{12}H_{22}O_{11}$, Mol.-Gew. 342,29

Die Wirkung von Maltose auf die Cilientätigkeit entspricht weitgehend der von Glucose (siehe Abb. 3). Auffallend ist jedoch, daß die Zunahme der Cilienaktivität während der ersten 10 Minuten weniger steil erfolgt als bei Glucose (siehe Abb. 4). Wahrscheinlich ist auch die Aktivitätssteigerung bei Maltose nach längerer Einwirkung etwas geringer. In drei Versuchsserien, in denen jeweils die Reaktionen von Kiemenstücken ein und derselben Muschel verglichen wurden, betrug sie nach 60 Minuten bei Glucose 146%, 147% und 148%, bei Maltose jedoch nur 142%, 139% und 143%.

Saccharose (α -glucosido- β -fructosid), Rohrzucker, $C_{12}H_{22}O_{11}$, Mol.-Gew. 342,29

Saccharose in einer Konzentration von 1 mMol/l bewirkt ähnlich wie Maltose Aktivitätssteigerungen, die etwa denen bei Glucose entsprechen (siehe Abb. 3 u. Abb. 4). Vielleicht ist die Saccharosewirkung etwas stärker. In höheren Konzentrationen (2 und 4 mMol/l) ist allerdings die Wirkung geringer im Vergleich zu den entsprechenden Glucosekonzentrationen.

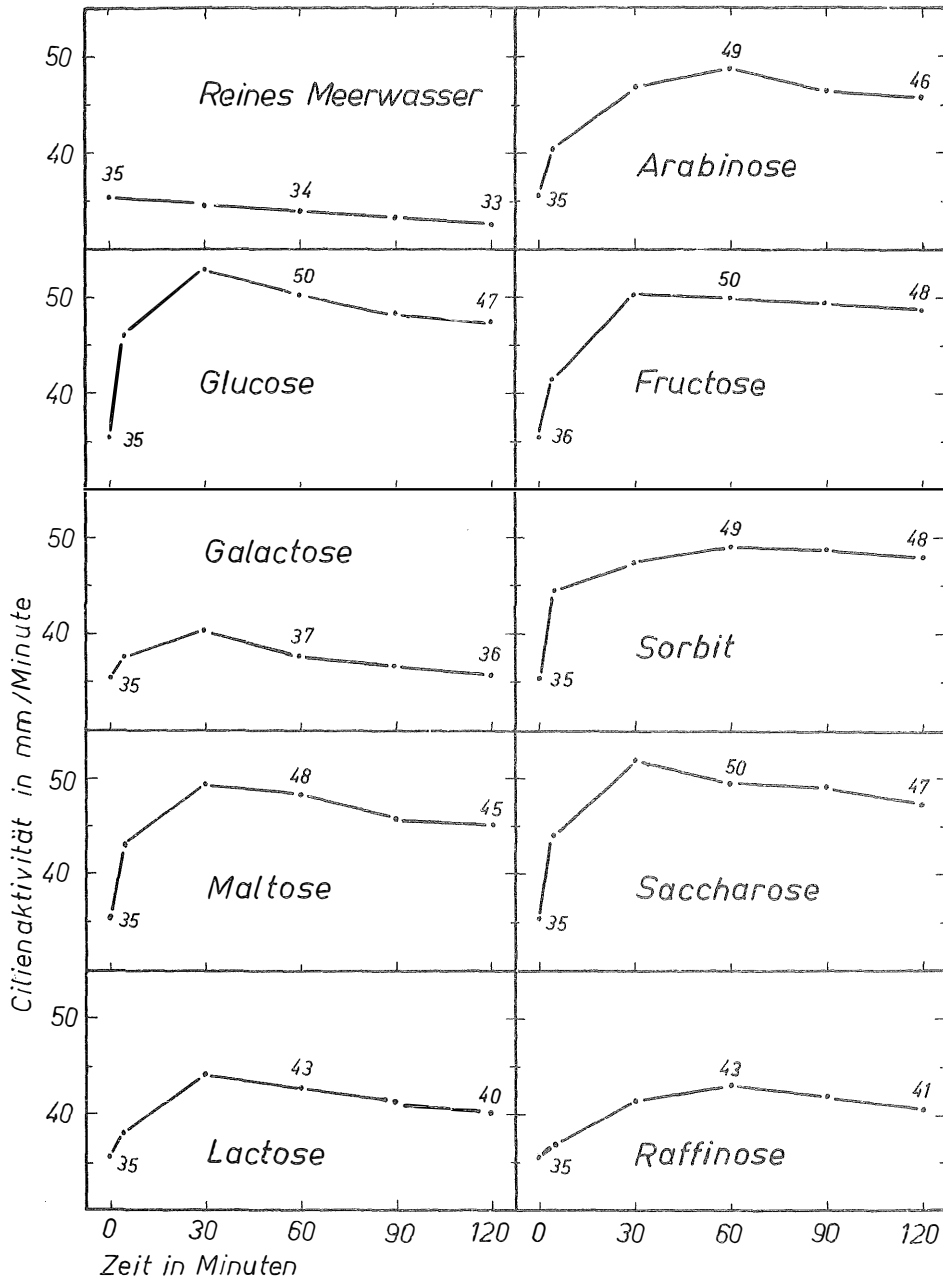
Lactose (Glucose- β -galaktosid), Milchzucker, Mol.-Gew. 342,29

Ähnlich wie Galaktose hat auch Lactose in einer Konzentration von 1 mMol pro Liter Außenmedium einen geringeren Effekt auf die Cilienaktivität als andere vergleichbare Mono- und Disaccharide (siehe Abb. 3). Wurden gleichzeitig Kiemenstücke

Legende zu der nebenstehenden Abbildung 3 (Tafel 4)

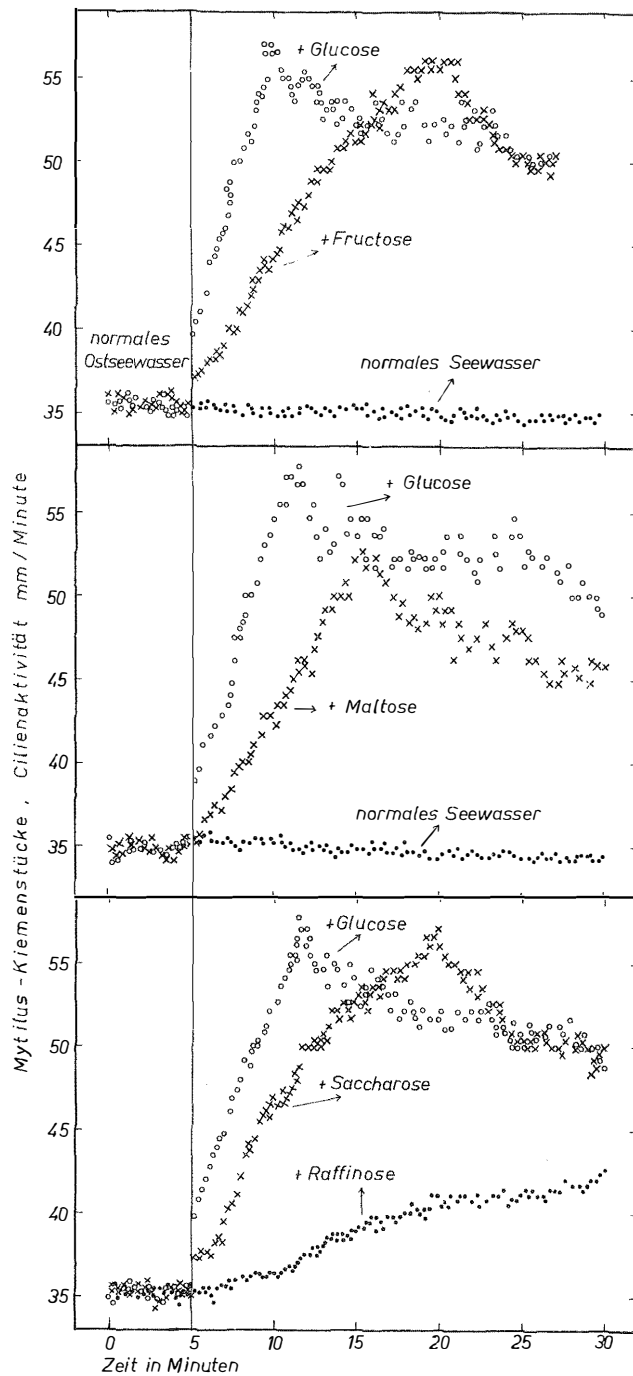
Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke in Meerwasser mit Zusatz von je 1 mMol/l verschiedener Kohlehydrate (15⁰/₀₀ S, 20°C).

Abb.3: *Mytilus*-Kiemenstücke in reinem Meerwasser und nach Zusatz von 1 mMol Kohlehydrat /l.



Tafel 4

Abb. 4: *Mytilus*-Kiemenstücke in reinem Meerwasser und nach Zusatz von 1 mMol Kohlehydrat/l



Tafel 5

derselben Muschel in Meerwasser mit einem Zusatz von 1 mMol/l Lactose bzw. Glucose untersucht, so wurden nach 60 Minuten Aktivitätssteigerungen bei Lactose von 125 bis 126% und bei Glucose von 149% beobachtet.

c) Trisaccharide:

Raffinose (Galaktosido-glucosido-fructosid), Mol.-Gew. 504,44

Da in dem Molekül von Raffinose auch Galaktose enthalten ist, rechneten wir von vornherein mit einer geringeren Aktivitätsbeeinflussung. Das trifft auch zu (vergl. Abb. 3 und Abb. 4). Wurden gleichzeitig einzelne Kiemenstücke ein und derselben Muschel in Meerwasser + 1 mMol/l Glucose bzw. + 1 mMol/l oder 2 mMol/l oder 4 mMol/l Raffinose untersucht, so war die relativ geringere Wirkung von Raffinose, die mit zunehmender Konzentration noch sank, besonders deutlich (vergl. Tabelle 4).

Tabelle 4

Vergleich der Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke ein und derselben Miesmuschel in Meerwasser mit Zusatz von Raffinose bzw. Glucose (bezogen auf die gleichzeitig untersuchte Cilienaktivität von Kiemenstücken in reinem Meerwasser bei Zimmertemperatur = 100%)

Konzentration in mMol/l	Meerwasser + Raffinose		Meerwasser + Glucose	
	Aktivitätssteigerung in %		Aktivitätssteigerung in %	
	nach 60 Min.	nach 120 Min.	nach 60 Min.	nach 120 Min.
1,0	125	120	148	140
2,0	123	117	147	139
4,0	117	114	146	139

d) Polysaccharide:

Glycogen (tierisches Polysaccharid)

Bei der Herstellung der kolloidalen Glycogenlösung in Meerwasser (0,2 g und 2,0 g/l) wurde jeweils die betreffende Glycogenmenge in wenig Meerwasser unter vorsichtigem Erwärmen und Rühren gelöst und dann mit weiterem Meerwasser von Zimmertemperatur auf 1 Liter aufgefüllt. Zuerst wurde eine Konzentration von 0,2 g/l, welche gewichtsmäßig etwa der Konzentration einer Glucoselösung von 1 mMol pro Liter entspricht, benutzt. Ihre Wirkung auf die Cilienaktivität ist wesentlich geringer. Die Aktivitätssteigerungen betragen nach einer Stunde 114% (bei Glucose = 148%) und nach zwei Stunden 110% (bei Glucose = 145%). Erhöhung der Glycogenkonzentration auf das Zehnfache (2,0 g/l) bewirkte eine etwas größere Aktivitätssteigerung, die aber noch immer unter der von 1 mMol/l Glucose lag: Nach einer Stunde 126%, nach zwei Stunden 123% (vergl. Abb. 5).

Stärke, Amylum

Bei der Herstellung der kolloidalen Stärkelösung in Meerwasser (0,2 g, 2,0 g, 20,0 g/l) wurde jeweils die betreffende Stärkemenge in wenig Meerwasser unter vorsichtigem Erwärmen und Rühren gelöst und dann mit weiterem Meerwasser von Zimmertemperatur auf ein Liter aufgefüllt. Geringe Stärkekonzentrationen (0,2 g und 2,0 g/l) hatten etwa die gleiche Wirkung auf die Cilienaktivität wie die entsprechenden Glycogen-

Legende zu der nebenstehenden Abbildung 4 (Tafel 5)

Fortlaufende Messungen der Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke in reinem Meerwasser und nach Zusatz von je 1 mMol/l verschiedener Kohlehydrate.

konzentrationen (vergl. Abb. 5). Erhöhung der Stärkekonzentration auf 20,0 g/l (= 2%), wobei die Viscosität des Meerwassers deutlich zunahm, hatte erstaunlicherweise eine wesentlich stärkere Aktivitätserhöhung zur Folge, die zwar nicht ganz die Wirkung einer Glucosekonzentration von 1 mMol pro Liter erreichte, ihr aber doch beträchtlich näher kam: Aktivitätssteigerungen jeweils nach einer Stunde an isolierten Kiemenstücken der gleichen Muschel bei 0,2⁰/₁₀₀ Stärke = 100—111%; bei 2,0⁰/₁₀₀ Stärke = 116—119%; bei 20⁰/₁₀₀ Stärke = 138—139%; bei 180 mg/l Glucose = 146—150% (vergl. auch Abb. 5).

4. Der Einfluß einzelner Komponenten des intermediären Kohlehydratstoffwechsels auf die Cilienaktivität

a) Milchsäure (α -Oxypropionsäure), Mol.-Gew. 90,08

Untersucht man ein bis drei Tage anoxybiotisch gehaltene isolierte Kiemenstücke von *Mytilus edulis* nach Zurückführung in durchlüftetes Meerwasser, so beobachtet man eine beträchtliche, lang anhaltende Erhöhung der Cilienaktivität (SCHLIEPER u. KOWALSKI 1958b). Diese post-anoxydative Aktivitätserhöhung der Kiemencilien wird nach unserer Ansicht wahrscheinlich durch die während der Anoxybiose gebildete Milchsäure ausgelöst. In Übereinstimmung mit dieser Annahme beobachteten wir, daß die Cilienschlagleistung isolierter Kiemenstücke auch nach Zusatz geringer Milchsäuremengen zum Außenmedium beträchtlich zunimmt (vergl. Abb. 6 und Tabelle 5).

Tabelle 5

Der Einfluß verschiedener Milchsäurekonzentrationen im Außenmedium auf die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke (bezogen auf die Cilienaktivität von Kiemenstücken in reinem Meerwasser bei Zimmertemperatur).

Konzentration mMol/l	Versuchszeit in Minuten				
	0	30	60	90	120
0,5	100	133	131	132	132
1,0	100	148	147	146	146
2,0	100	158	148	146	141

b) Natriumcitrat (Trinatriumcitrat), $\text{Na}_3\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7 + 5\frac{1}{2} \text{H}_2\text{O}$, Mol.-Gew. 357,17

Es ist wohl anzunehmen, daß die Endoxydation der Kohlehydrate im Miesmuschelgewebe über den Tricarbonsäurezyklus (H. A. KREBS) erfolgt. Obgleich sicher der Gehalt an Zitronensäure in den Geweben sehr gering ist, entspricht ihre Wirkung auf die Cilienaktivität jedoch weitgehend derjenigen der Milchsäure (vergl. Abb. 6).

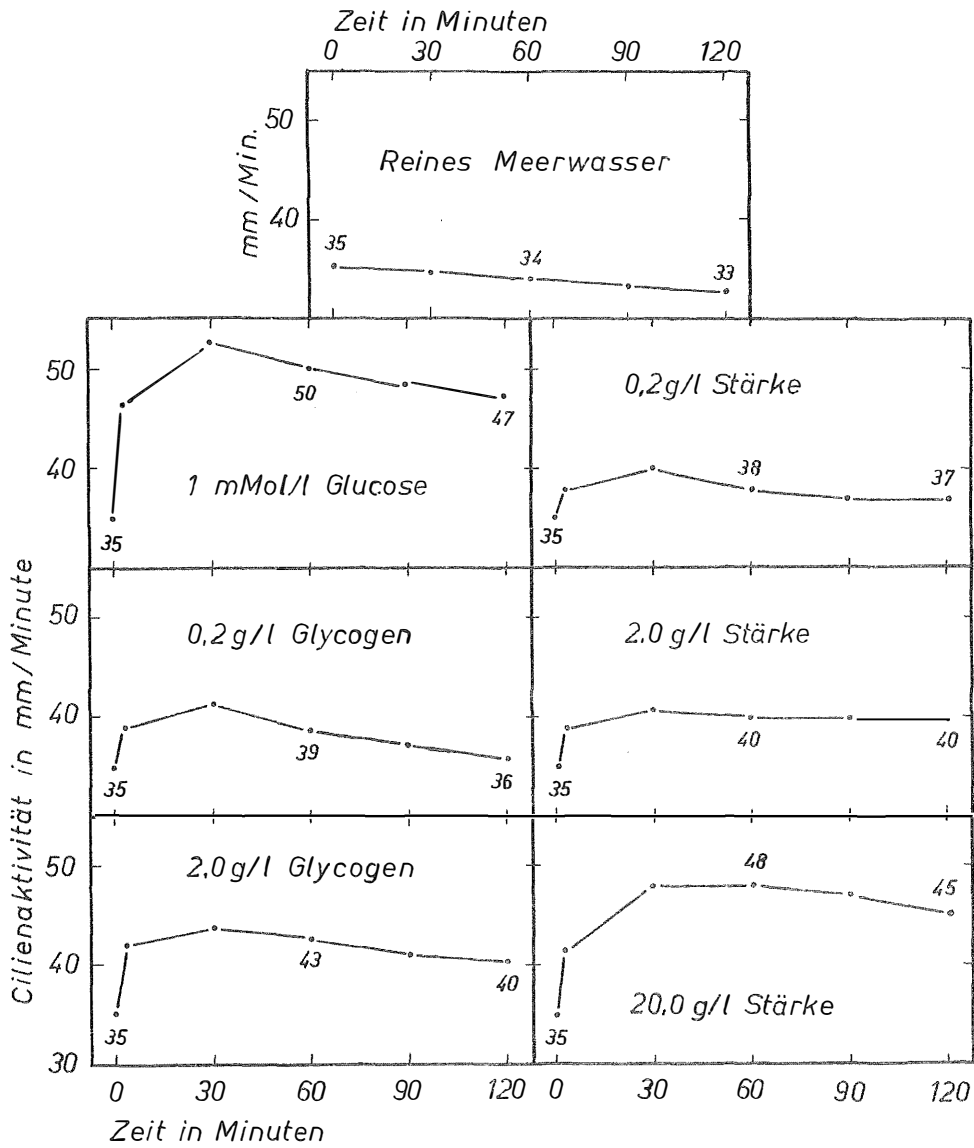
c) Natriumsuccinat, Bernsteinsaures Natrium, $\text{Na}_2\text{C}_4\text{H}_4\text{O}_4 + 6 \text{H}_2\text{O}$, Mol.-Gew. 270,16

Ebenso wie das Anfangsglied des Tricarbonsäurezyklus hat auch die Bernsteinsäure einen ähnlichen aktivitätssteigernden Effekt, der vielleicht bei längerer Versuchsdauer den der Zitronensäure noch etwas übertrifft (vergl. Abb. 6). Es fiel uns auf, daß die durch Succinat bewirkte Aktivitätssteigerung des Cilienschlages innerhalb der zweiten Beobachtungsstunde vollständig konstant war. Wir möchten aus dieser Beobachtung jedoch noch keine weiteren Schlüsse ziehen, haben aber den Plan, den Einfluß von

Legende zu der nebenstehenden Abbildung 5 (Tafel 6)

Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke in Meerwasser mit Zusatz von Glucose und von Polysacchariden.

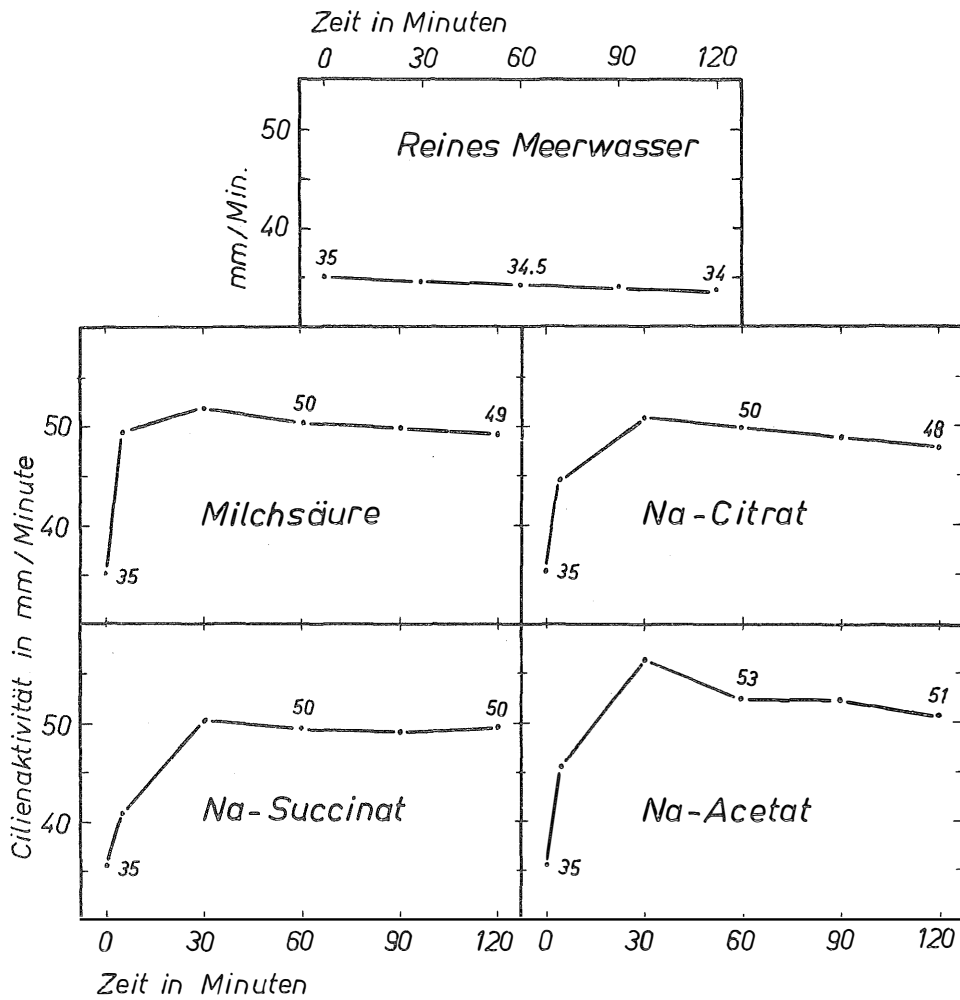
Abb. 5: *Mytilus* -Kiemenstücke in reinem Meerwasser und nach Zusatz von Kohlehydraten.



Tafel 6

Abb.6:

Mytilus-Kiemenstücke in reinem Meerwasser
und nach Zusatz von 1mMol Verbindung/Liter
aus dem Zitronensäurezyklus.



Natriumsuccinat auf die Überlebenszeit und den Aktivitätszustand des isolierten Gewebes später noch genauer zu verfolgen.

d) Natriumacetat, Essigsäures Natrium, $\text{CH}_3\text{COONa} + 3\text{H}_2\text{O}$, Mol.-Gew. 136,09

Einer der wichtigsten Stoffe, welche beim intermediären Kohlehydratabbau in den tierischen Zellen entstehen, ist die Essigsäure. Ihre Wirkung auf die Cilienaktivität übertrifft noch die der Milchsäure (siehe Abb. 6). Bei höherer Konzentration (2 mMol/l) ist die verursachte Aktivitätssteigerung vielleicht anfangs sogar noch etwas größer; sie nimmt während der folgenden Zeit aber auch stärker ab. — Keinesfalls handelt es sich aber um einen kurzfristigen stimulatorischen Einfluß des Acetates. In einem langfristigen Kontrollversuch betrug die Cilienaktivität in Meerwasser + 1 mMol/l Natriumacetat nach einer Stunde = 149%, nach zwei Stunden = 147% und nach vierundzwanzig Stunden immer noch etwa 148%, verglichen mit der Cilienaktivität von gleichlange in reinem Meerwasser gehaltenen Kiemenstücken.

5. Der Einfluß organischer stickstoffhaltiger Verbindungen auf die Cilienaktivität

a) Glycocoll, Glycin, Aminoessigsäure, $\text{H}_2\text{N}\cdot\text{CH}_2\cdot\text{CO}_2\text{H}$, Mol.-Gew. 75,07

Während durch Zusatz von Glucose zum Außenmedium bereits innerhalb weniger Minuten die Cilienaktivität um 50% gesteigert werden kann, hat Glycocoll während der ersten 30 Minuten keine nennenswerte Wirkung. Bei längerer Versuchsdauer steigt dann aber langsam auch unter seinem Einfluß die Cilienschlagleistung. Das Wirkungsmaximum tritt aber erst nach 2—3 Stunden auf. Während häufig die anfängliche hohe Glucosewirkung im Verlaufe der dritten Stunde noch mehr oder weniger steil abnimmt, nimmt die von Glycocoll während dieser Zeit noch zu bzw. bleibt konstant (siehe Abb. 7 und Tabelle 6).

Tabelle 6

Der Einfluß verschiedener Glycocollkonzentrationen im Außenmedium auf die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke, verglichen mit der Aktivität von Kiemenstücken in reinem Meerwasser (= 100%) und in Meerwasser mit Zusatz von Glucose

Versuchszeit in Minuten	Glycocoll mMol/l			Glucose mMol/l		
	1	2	10	1	2	10
0	100	100	100	100	100	100
30	102	103	98	150	154	95
60	108	114	110	145	149	114
90	120	132	133	143	140	126
120	123	140	136	140	140	132
150	124	143	138	132	136	138
180	125	145	138	131	135	136

b) d, l-Alanin, Aminopropionsäure (optisch inaktiv), Mol.-Gew. 89,09

Die Wirkung dieser Aminosäure auf die Kiemencilien ist ganz ähnlich wie die von Glycin (siehe Abb. 7). Um sicher zu gehen, daß auch das aktivere Kiemengewebe von Nordsee-Miesmuscheln in der gleichen Weise reagiert, wurden nebeneinander Kiemenstücke von Ostsee-Miesmuscheln in Meerwasser ihres Fundortes ($S = 18\text{‰}$)

Legende zu der nebenstehenden Abbildung 6 (Tafel 7)

Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke in Meerwasser mit Zusatz der wichtigsten Komponenten des Zitronensäurezyklus

und solche von Nordsee-Miesmuscheln in entsprechendem Nordseewasser ($S = 28\text{‰}$) untersucht. Wie die in Tabelle 7 wiedergegebenen Versuchsergebnisse zeigen, ist abgesehen von dem auch in den reinen natürlichen Außenmedien vorhandenen Niveauunterschied das Verhalten gegenüber dem Zusatz von 1 mMol/l Alanin im Außenmedium fast gleich. Vielleicht kann man sagen, daß das Nordsee-Mytilus-Gewebe um ein geringeres stärker auf die Aminosäure anspricht.

Tabelle 7

Der Einfluß von 1 mMol Alanin (im Liter Außenmedium) auf die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von Ostsee- und Nordsee-Miesmuscheln, jeweils in Meerwasser ihres Fundortes untersucht ($S = 18\text{‰}$ bzw. 28‰)

Versuchszeit in Minuten	Ostsee-Mytilus			Nordsee-Mytilus		
	in reinem Meerwasser mm/Min.	+ Alanin		in reinem Meerwasser mm/Min.	+ Alanin	
		mm/Min.	%		mm/Min.	%
2	35,5	35,7	101	39,5	40,3	102
30	35,1	35,7	102	39,2	40,6	104
60	34,9	37,8	103	39,0	43,5	111
90	34,5	40,5	117	38,3	46,5	121
120	34,3	42,0	123	37,8	47,6	126
150	33,9	41,7	123	37,3	48,0	129
180	33,4	41,7	125	37,3	47,6	128

c) Pepton aus Fleisch (tryptisch verdaut), (Merck)

Dieses von der Firma Merck (Darmstadt) bezogene Präparat hat sicher eine sehr komplexe Zusammensetzung. Wir haben deshalb nur die Wirkung einer Konzentration von 0,2 g/l Außenmedium untersucht. Die Lösung war verhältnismäßig klar und hatte eine ganz schwach gelbliche Farbe. Im Gegensatz zu den vorher untersuchten einfachen Aminosäuren verursachte das Peptongemisch anfangs ähnlich wie Glucose, eine schnelle Zunahme der Cilienaktivität ohne allerdings ganz das Ausmaß der Wirkung von Glucose zu erreichen (nach einer Stunde = 136%; siehe Abb. 7).

d) Albumin aus Eiern (Hühnereiweiß), Albumen ovi sicc. pulvis subtilis

Es wurden drei verschiedene Konzentrationen untersucht: 0,2 g/l, 1,0 g/l und 2,0 g/l. Während 0,2 g/l Außenmedium eine relativ klare, dünnflüssige kolloidale Lösung ergab, war Auflösung von 2,0 g/l ein Medium von deutlich erhöhter Viskosität. Wie die in Abb. 7 dargestellten Ergebnisse zeigen, bewirkte Albumin in verdünnter Lösung (0,2 g/l) eine anfangs nur langsam eintretende, aber später (nach einer Stunde) deutliche Erhöhung der Cilienaktivität (nach zwei Stunden = 139%). Die beiden höheren Albuminkonzentrationen wirkten demgegenüber anfangs deutlich hemmend ohne daß die bald danach einsetzende Erholung zu einer Cilienaktivität führte, welche den in reinem Meerwasser beobachteten Vergleichswert nennenswert übertraf. Es ist natürlich fraglich, ob es sich bei diesem hemmenden Effekt der höheren Albuminkonzentration um eine reine Albuminwirkung handelt (Verunreinigung, Fällungsmittel?).

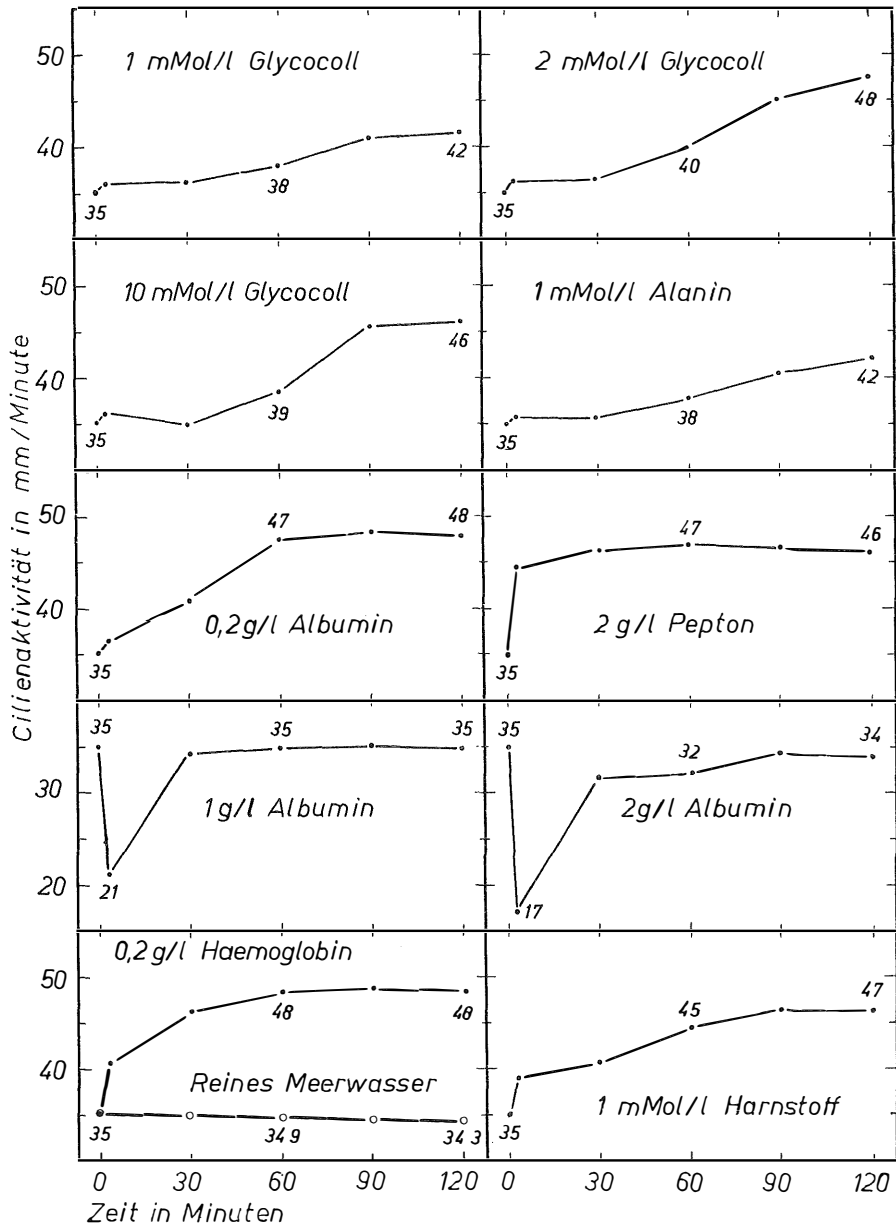
e) Hämoglobin, Haemoglobinum pulvis, Erg. B. 6 (Merck)

Wir haben schließlich noch die Wirkung von 0,2 g/l Hämoglobin auf die Cilienaktivität untersucht. Der beträchtliche positive Effekt (vergl. Abb. 7) ist ebenfalls viel-

Legende zu der nebenstehenden Abbildung 7 (Tafel 8)

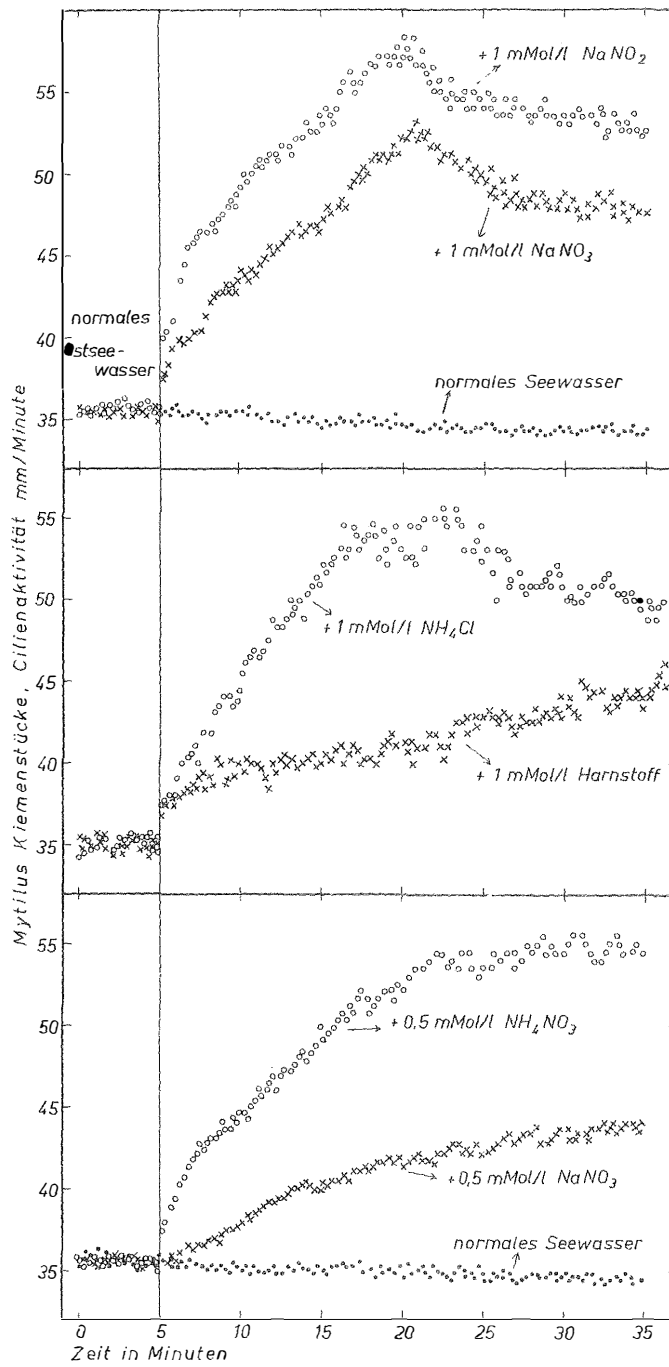
Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke in Meerwasser mit Zusatz von N-haltigen organischen Verbindungen.

Abb. 7: *Mytilus*-Kiemenstücke in reinem Meerwasser und nach Zusatz von N-haltigen organischen Verbindungen



Tafel 8

Abb. 8: *Mytilus*-Kiemenstücke in reinem Meerwasser und nach Zusatz von N-haltigen Verbindungen.



Tafel 9

deutig, da eine Aussage über die genaue Zusammensetzung dieses Präparates nicht möglich ist. Jedoch muß betont werden, daß es sich bei der aktivitätssteigernden Wirkung der untersuchten Eiweißstoffe nicht um die Folge einer einfachen Viskositäts-erhöhung des Außenmediums oder einer mechanischen Reizung der frontalen Kiemen-cilien handelt. Stoffe, welche nur die Viskosität erhöhen (wie 1%iges Kollidon) oder etwa eine Suspension von Hefezellen (2 g/l) verursachten auch nach längerer Versuchs-dauer keinerlei Veränderung der Cilienaktivität.

f) Harnstoff, Carbamid, $\text{H}_2\text{N} \cdot \text{CO} \cdot \text{NH}_2$, Mol.-Gew. 60,06

Um auch die Wirkungsmöglichkeiten stickstoffhaltiger organischer Abbauprodukte abzutasten, haben wir schließlich auch einmal den Einfluß einer Zugabe geringer Harnstoffmengen zum Meerwasser untersucht. Zu unserem Erstaunen stieg auch in Meerwasser, das 1 mMol/l dieses tierischen Abbauproduktes enthielt die Cilienaktivität innerhalb von zwei Stunden (136%) beträchtlich (vergl. Abb. 7 u. 8). Wir wollen an dieser Stelle nicht darüber diskutieren, ob es sich in diesem Falle um einen rein stimu-lierenden Effekt des Harnstoffes handelt. Es besteht ja durchaus die Möglichkeit, daß das Kiemengewebe Harnstoff im intermediären Stoffwechsel verwertet. Auf jeden Fall war die Harnstoffwirkung nicht vorübergehend. Auch nach vierundzwanzig-stündigem Aufenthalt der Kiemenstücke in harnstoffhaltigem Meerwasser war die Cilienaktivität mit 121% im Vergleich zu der Cilienaktivität von gleichlang in reinem Meerwasser gehaltenen Kiemenstücken immer noch beträchtlich erhöht.

6. Der Einfluß anorganischer stickstoffhaltiger Verbindungen auf die Cilienaktivität

a) Ammoniumchlorid, NH_4Cl , Mol.-Gew. 53,50

Die Wirkung geringer Mengen von Ammoniumchlorid in Meerwasser (0,5 mMol/l = 26,75 mg/l; 1 mMol/l = 53,5 mg/l) auf die Cilienschlagleistung isolierter Kiemenstücke entspricht fast vollständig derjenigen gleicher Glucosekonzentrationen (siehe Abb. 8 und Abb. 9). Ein gewisser Unterschied besteht wohl während der ersten 30 Minuten. Während dieser Zeit steigt die Cilienaktivität nach Zugabe von Glucose steiler an als unter der Einwirkung von Ammoniumchlorid (vergl. Abb. 8).

Die Ursache der Ammoniumchloridwirkung kann nicht auf die durch Zugabe von Ammoniumchlorid zum Außenmedium erhöhte osmotische Gesamtkonzentration zurück-geführt werden, denn Zugabe gleichgroßer Mengen Natriumchlorid zum Außenmedium hat keinen Einfluß auf die Cilienaktivität. Die Frage, ob es sich bei der Wirkung des Ammoniumchlorids um eine spezifische Kationenwirkung handelt, war von vornherein nicht zu entscheiden. Man könnte als Arbeitshypothese gewissermaßen annehmen, daß die Wirkung allein auf den Stickstoffgehalt des Kations zurückzuführen sei. Keines-falls handelt es sich um einen kurzfristigen stimulatorischen Einfluß, denn in einem langfristigen Kontrollversuch betrug die Cilienaktivität nach einer Stunde 145%, nach zwei Stunden 141% und nach vierundzwanzig Stunden immerhin noch 137% gegenüber einem gleichlange in reinem Meerwasser gehaltenen Kiemenstück.

b) Natriumnitrit, NaNO_2 , Mol.-Gew. 69,01

Der Einfluß von Natriumnitrit auf die Cilienschlagleistung übertrifft deutlich den einer entsprechenden Konzentration von Ammoniumchlorid (siehe Abb. 8 und 9). Die

Legende zu der nebenstehenden Abbildung 8 (Tafel 9)

Fortlaufende Messungen der Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke in reinem Meerwasser und nach Zusatz von N-haltigen organischen und anorganischen Verbindungen.

Aktivität nimmt etwas schneller zu und sie erreicht auch etwas höhere Werte. Bei langfristiger Einwirkung scheint sich der Unterschied gegenüber Ammoniumchlorid etwas zu verringern. Während die Zunahme der Cilienaktivität in Meerwasser + 1 mMol/l Natriumnitrit nach einer Stunde 153% und nach zwei Stunden 145% betrug, war sie nach vierundzwanzig Stunden bereits auf 133% abgesunken. Allerdings war die Lösung während dieser Zeit nicht erneuert worden, und es besteht vielleicht die Möglichkeit, daß die Natriumnitritkonzentration durch Zersetzung stärker abgenommen hat.

c) Natriumnitrat, NaNO_3 , Mol.-Gew. 85,01

Der Einfluß von Natriumnitrat auf die Cilienaktivität entspricht etwa derjenigen von Ammoniumchlorid (siehe Abb. 8 und Abb. 9). Er ist also etwas geringer als derjenige von Natriumnitrit. In Serienversuchen von zweistündiger Dauer wurde bei Versuchsende folgende Aktivitätserhöhung gemessen: 0,5 mMol/l = 120%; 1 mMol/l = 138 bis 139%; 2 mMol/l = 140% und 3 mMol/l = 141%. Nach vierundzwanzigstündigem Aufenthalt in erneuertem Meerwasser + 1 mMol/l Natriumnitrat betrug die Aktivitätserhöhung immer noch 142% gegenüber dem gleichzeitig gemessenen Wert eines in reinem Meerwasser aufbewahrten Kiemenstückes. Verglichen mit der anfänglichen Cilienaktivität des Kiemenstückes direkt nach der Isolierung (zu Beginn des 24-Stunden-Versuches) war die mechanische Leistung des Cilienschlages unter der Einwirkung von 1 mMol/l Natriumnitrat nach 24 Stunden immerhin noch auf 132% erhöht.

d) Calciumnitrat, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + 4 \text{H}_2\text{O}$, Mol.-Gew. 236,16

Vergleicht man die Wirkung von Calciumnitrat mit der von Natriumnitrat in 0,5 mmolarer Lösung pro Liter, so zeigt sich eine deutliche Überlegenheit des Calciumnitrates (siehe Abb. 9). Es lag nahe, die Ursache in dem höheren Stickstoffgehalt des Calciumnitrates zu sehen.

e) Ammoniumnitrat NH_4NO_3 , Mol.-Gew. 80,05

Diese Verbindung enthält, verglichen mit Natriumnitrat, die doppelte Stickstoffmenge. Wenn es allein auf den Stickstoffgehalt ankäme, müßte Ammoniumnitrat in einer Konzentration von 0,5 mMol/l etwa die gleiche Wirkung auf die Kiemencilien haben wie Natriumnitrat oder Ammoniumchlorid in einer Konzentration von 1 mMol/l. Diese hypothetische Voraussage, die uns allein zu einigen Versuchen mit Ammoniumnitrat veranlaßt hatte, ist voll bestätigt worden (siehe Abb. 8 und 9).

f) Natriumammoniumphosphat, $\text{Na}(\text{NH}_4)\text{HPO}_4 + 4 \text{H}_2\text{O}$, Mol.-Gew. 209,09

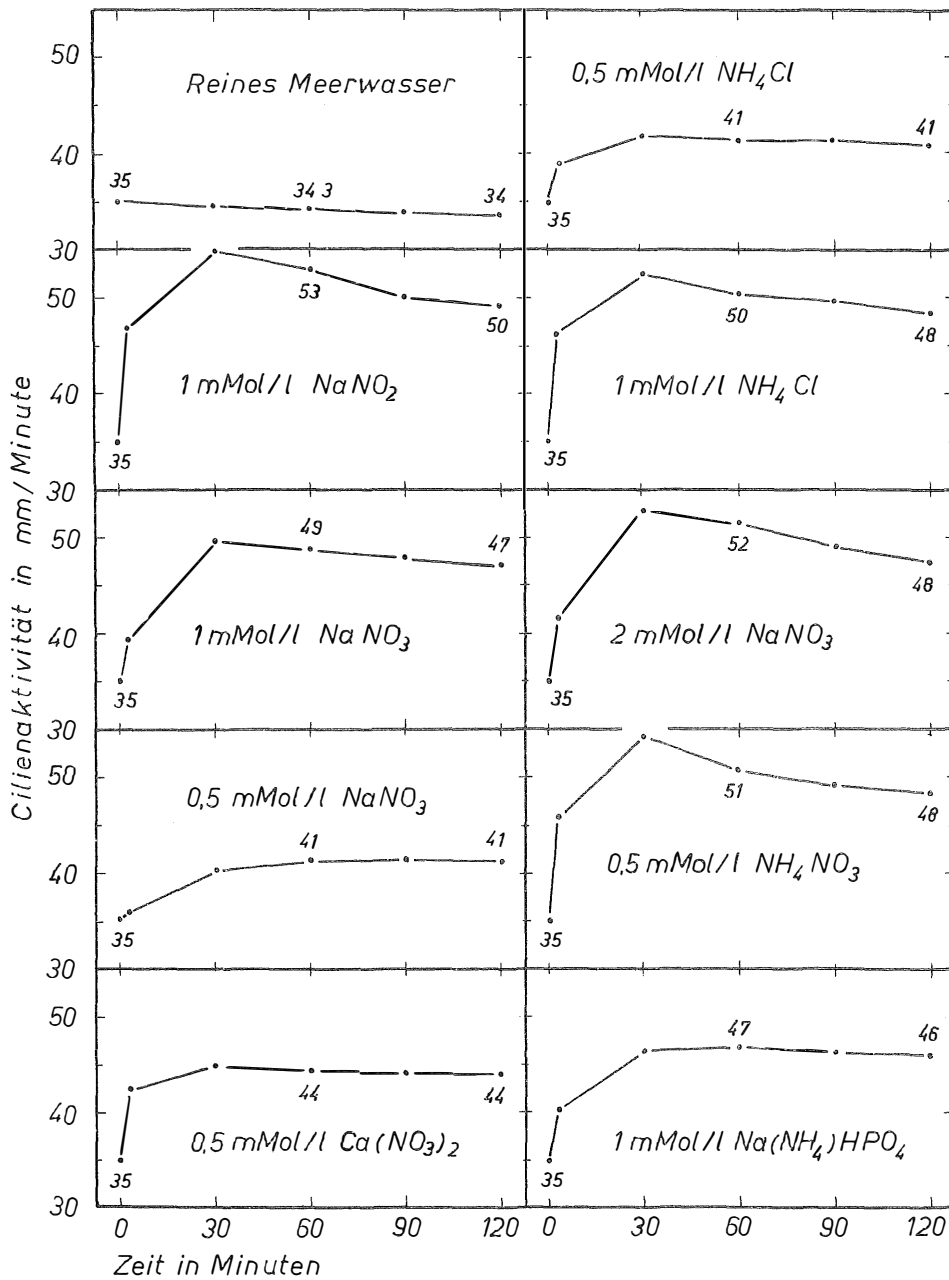
Die Wirkung von Natriumammoniumphosphat ist ebenfalls beträchtlich, wenn auch deutlich geringer als die von Ammoniumchlorid (vergl. Abb. 9). Nach einem langsamen Anstieg der Cilientätigkeit während der ersten 30 Minuten wurde dann aber das erreichte Niveau (etwa 135%) längere Zeit ziemlich konstant erhalten. Eine zur Kontrolle untersuchte Lösung von sekundärem Natriumphosphat (Dinatriumhydrogenphosphat, $\text{Na}_2\text{HPO}_4 + 2 \text{H}_2\text{O}$, Mol.-Gew. = 178,00) in Meerwasser hatte bei einer Konzentration von 1 mMol/l demgegenüber keinerlei Einfluß auf die Cilienaktivität. Die in diesem Medium erhaltenen Werte stimmten auch bei längerer Versuchsdauer fast genau mit den an anderen Kiemenstücken in unverändertem Meerwasser beobachteten Befunden überein.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung 9 (Tafel 10)

Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke in Meerwasser mit Zusatz von N-haltigen anorganischen Verbindungen.

Abb. 9:

Mytilus-Kiemenstücke in reinem Meerwasser und nach Zusatz von N-haltigen anorganischen Verbindungen



Tafel 10

Abb.10:

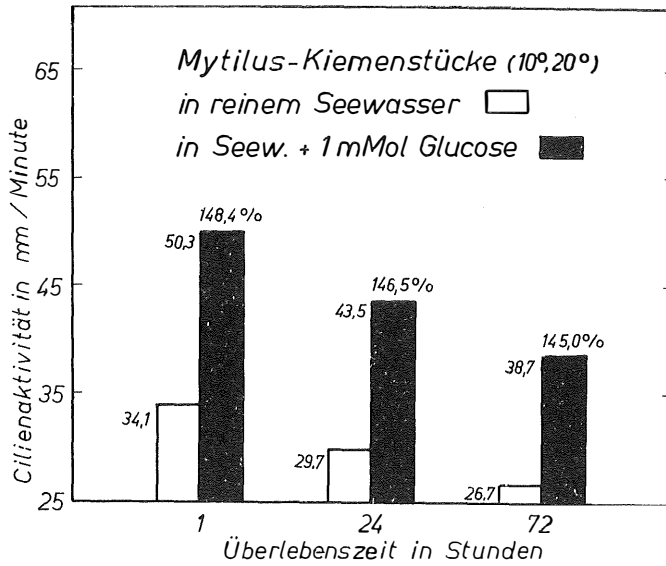
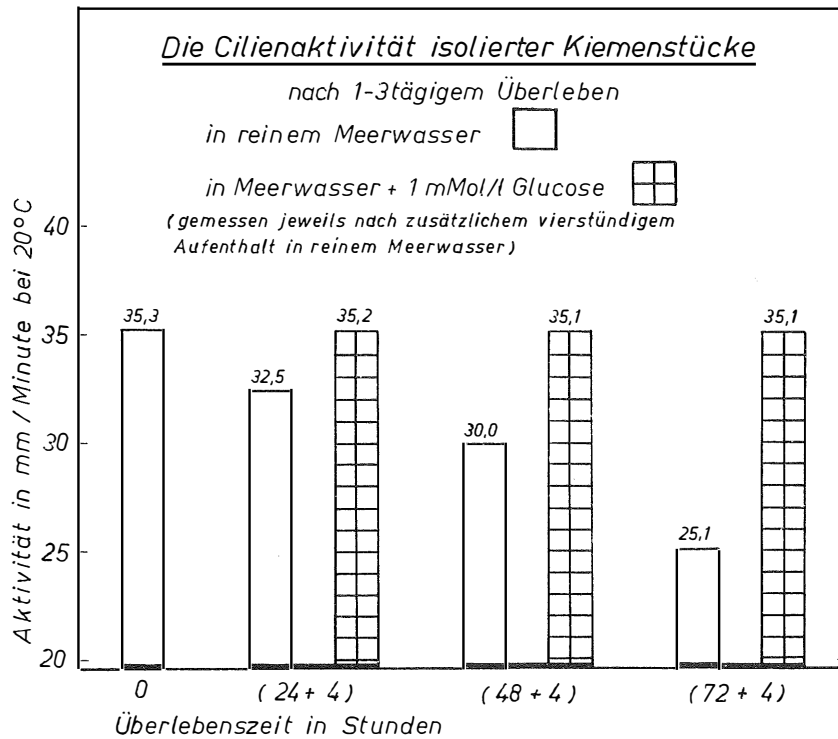


Abb.11:



Tafel 11

7. Der Wirkungsmechanismus der untersuchten Verbindungen

Der Cilienschlag der untersuchten isolierten Kiemenstücke ist als Arbeitsleistung eines hungernden Gewebes zu betrachten. Hierzu sei betont, daß die benutzten Miesmuscheln vor dem Versuchsbeginn jeweils 2—4 Tage ohne Fütterung in filtriertem Meerwasser bei 10°C gehalten worden waren. Eine beträchtliche Speicherung organischer Reservestoffe ist im Kiemengewebe von *Mytilus* nicht nachweisbar (vergl. auch GRAY 1928). Nach der Isolierung vom Gesamttier zeigt das in reinem Meerwasser überlebende Kiemengewebe eine langsam abnehmende Cilienaktivität, die am ersten Tag nur noch etwa 92%, am zweiten Tag 85%, am dritten Tag 72⁰/₁₀ und am siebenten Tag etwa noch 67% des Anfangswertes beträgt. Es fragt sich, wie weit dieser Aktivitätsrückgang durch Mangel an Brennstoff, d. h. durch einen verringerten Nachschub von Betriebsenergie zu erklären ist. Möglicherweise spielt bei diesem langsamen Nachlassen der Aktivität auch ein Abbau lebenswichtiger, nicht energetisch funktionierender Zellbestandteile eine Rolle. Diese, zuletzt genannte Annahme trifft vielleicht zu, denn nachträgliche Zugabe von Glucose zum Außenmedium genügt, wie bereits oben erwähnt (vgl. S. 116) nicht, um die mechanische Leistung des Cilienschlages wieder auf die anfängliche maximale Stärke (= Leistung frisch isolierter Kiemenstücke in Meerwasser mit Glucosezusatz) zu erhöhen (siehe Abb. 10). Anders verhält sich dagegen ein Kiemengewebe, das dauernd in Meerwasser mit Glucosezusatz gehalten wird. In diesem Falle nimmt die in reinem Meerwasser gemessene Cilienaktivität auch im Laufe von drei Tagen nicht nennenswert ab (vergl. Abb. 11 und Abb. 12). Nur die Ansprechbarkeit (das Reaktionsvermögen) des Gewebes auf Glucosezufuhr hat abgenommen. Man könnte dieses Ergebnis etwa folgendermaßen zu deuten versuchen: Durch die ständige Zufuhr von Glucose ist der mit dem Cilienschlag des überlebenden Gewebes verbundene Energieverbrauch einigermaßen gedeckt worden. Ebenso sind auch andere für die Aufrechterhaltung des Cilienschlages notwendige Zellbestandteile etwa in gleichem Maße neugebildet worden. Allein die für die Überführung der Glucoseenergie in die Bewegungsenergie der Cilien notwendigen Zellbestandteile sind nicht in ausreichendem Maße regeneriert worden, da ja, wie gesagt, das Reaktionsvermögen der Cilien auf Glucosezufuhr laufend abgenommen hat. Es fragt sich natürlich, wie weit diese Arbeitshypothese zutrifft. Solange nicht eine Entnahme von Glucose aus dem Außenmedium und ihre Verarbeitung im intermediären Zellstoffwechsel im einzelnen nachgewiesen worden ist (etc.), handelt es sich um hypothetische Überlegungen. Keineswegs ist auch etwa ein stimulativer Einfluß des Glucosezusatzes im Außenmedium auf den Cilienschlag von der Hand zu weisen, wenn auch ein derartiger Wirkungsmechanismus unseres Erachtens nicht ohne weiteres vorstellbar ist. Trotzdem muß auch eine solche Denkmöglichkeit geprüft werden, weil nicht nur organische Nährstoffe wie Glucose, sondern auch anorganische, stickstoffhaltige Verbindungen, wie Natriumnitrat, in langfristigen Versuchen ein Absinken der Cilienaktivität überlebender Kiemenstücke weitgehend verhindern. Wie soll man es sonst verstehen, daß in Meerwasser mit einem Zusatz von 1 mMol/l Natriumnitrat die Cilienaktivität auch bei dreitägiger Versuchsdauer kaum nennenswert abnimmt (vergl. auch Abb. 13 und 14)? Man könnte fast, auch im Falle von Natriumnitrat, eine „energetische Verwertung“ in den Bereich der-

Legenden zu der nebenstehenden Tafel 11

Abb. 10: Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke während mehrtägigen Aufenthaltes in reinem Meerwasser bei 10°C, jeweils untersucht in reinem Meerwasser und in Meerwasser mit 1 mMol/l Glucose (jeweils nach einstündiger Einwirkung bei 20°C).

Abb. 11: Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke nach 1—3 tägigem Überleben in reinem Meerwasser bzw. in Meerwasser + 1 mMol/l Glucose, gemessen jeweils nach einem zusätzlichen vierstündigen Aufenthalt in reinem Meerwasser bei 20°C.

Diskussionsmöglichkeit ziehen, denn in einigen Versuchen war die Cilienaktivität nach mehrtägiger Versuchsdauer (Einwirkung von Natriumnitrat) und anschließender Untersuchung der Gewebe in reinem Meerwasser sogar etwas gegenüber dem Anfangswert erhöht (siehe Tabelle 8).

Wir haben nicht die Absicht, die aufgeworfenen Fragen in dieser Arbeit im einzelnen zu diskutieren. Dazu reichen die mitgeteilten Versuchsergebnisse nicht aus. Man muß auch den Mechanismus der Aufnahme der betreffenden Verbindungen in das Zellinnere, d. h. ihre Permeation, im einzelnen verfolgen. Es soll hier genügen, daß nachgewiesen worden ist, welch' großen Einfluß die benutzten organischen und anorganischen Verbindungen auf die Cilienaktivität der Miesmuschelkiemen haben. Schon diese Beobachtungen zeigen ja, daß der für die Ventilation und die Nahrungsaufnahme wichtige Atemwasserstrom der Miesmuschel von dem Gehalt des Außenmediums an organischen Nahrungstoffen und anorganischen stickstoffhaltigen Abbauprodukten abhängig ist bzw. durch sie gesteuert wird. Unsere Ergebnisse besagen also sehr wahrscheinlich, daß die Kiemencilien der Miesmuschel gar nicht ständig mit voller Kraft schlagen, sondern erst dann maximal arbeiten, wenn der Zellstoffwechsel, sei es durch Aufnahme von Nahrungstoffen oder andersartig, stimuliert worden ist.

Wir haben die Absicht, die aufgeworfenen Fragen schrittweise durch weitere Versuchsreihen zu analysieren.

Tabelle 8

Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von *Mytilus edulis* sofort nach der Isolierung in reinem Meerwasser = Kiemenstück I, nach viertägigem Überleben in reinem Meerwasser = Kiemenstück II, und nach drei Tagen in Meerwasser + 1 mMol/l Natriumnitrat bzw. 1 mMol/l Ammoniumchlorid und einem weiteren Tag in mehrfach gewechseltem reinem Meerwasser = Kiemenstück III

Schalenlänge der untersuchten Muscheln = 61—66 mm; Salzgehalt des Meerwassers = 16⁰/₀₀ S; Wassertemperatur = 20,0—20,8°C

a) Natriumnitrat-Versuch:

Untersuchungszeit in Minuten	Cilienaktivität in mm/Minute		
	Kiemenstück I	Kiemenstück II	Kiemenstück III
0—2	35,5	24,6	38,0
30	35,1	24,3	37,7
60	34,7	24,2	37,3
90	34,5	24,0	37,0
120	34,1	23,7	36,6

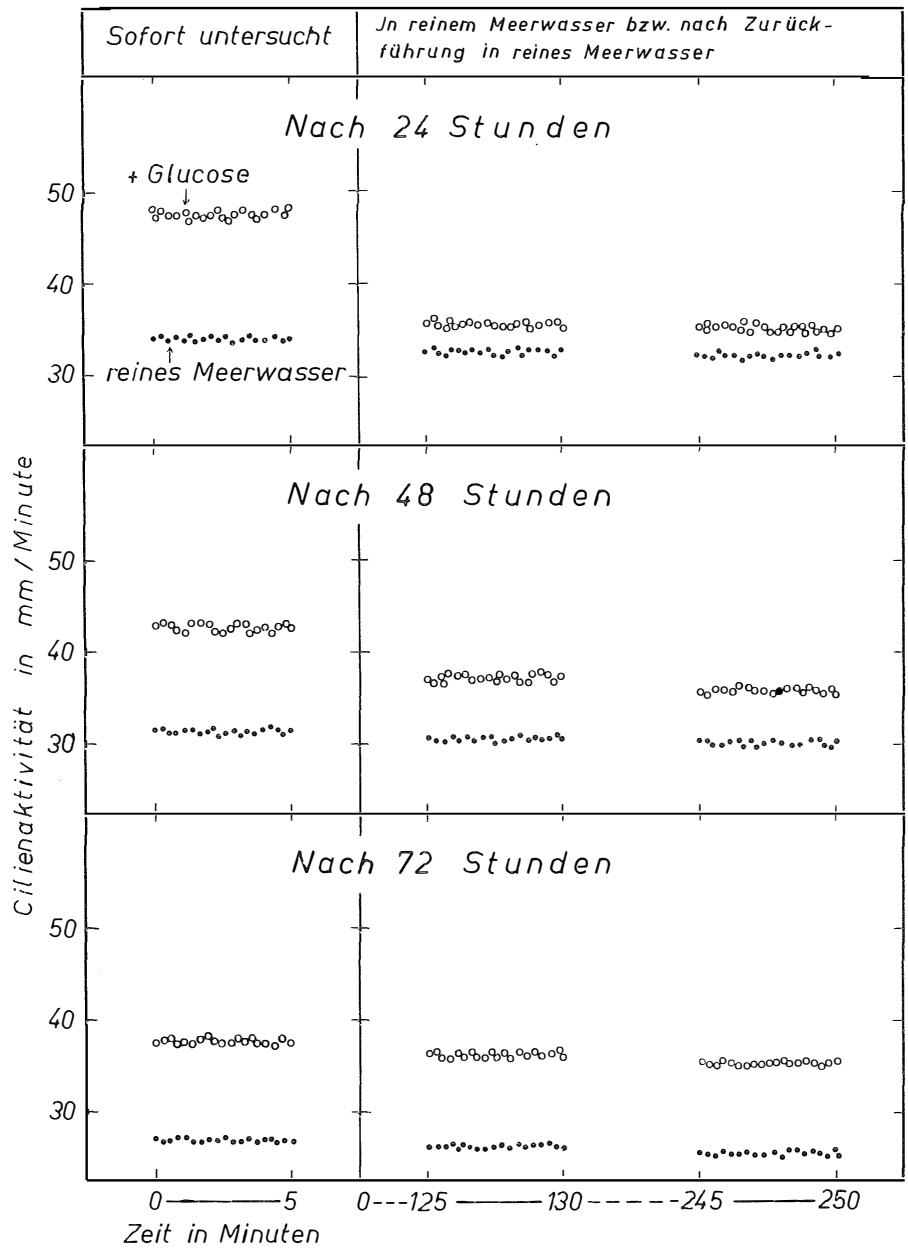
b) Ammoniumchlorid-Versuch:

Untersuchungszeit in Minuten	Cilienaktivität in mm/Minute		
	Kiemenstück I	Kiemenstück II	Kiemenstück III
0—2	35,3	24,4	35,7
30	35,1	24,1	35,5
60	34,9	23,8	35,3
90	34,5	23,7	34,9
120	34,3	23,6	34,5

Legende zu der nebenstehenden Abbildung 12 (Tafel 12)

Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke bei mehrtägiger Aufbewahrung in reinem Meerwasser und in Meerwasser mit Zusatz von 1 mMol/l Glucose, in vierundzwanzigstündigen Intervallen untersucht in reinem Meerwasser, in Meerwasser + Glucose und nach Zurückführung in reinem Meerwasser (20°C).

Abb.12: Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von *Mytilus* nach 1-3 tägiger Aufbewahrung in reinem Meerwasser und in Meerwasser + 1 mMol/l Glucose.



Tafel 12

Abb.13:

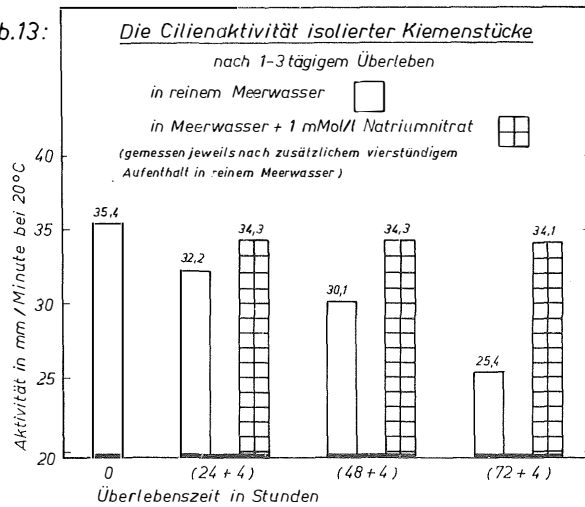
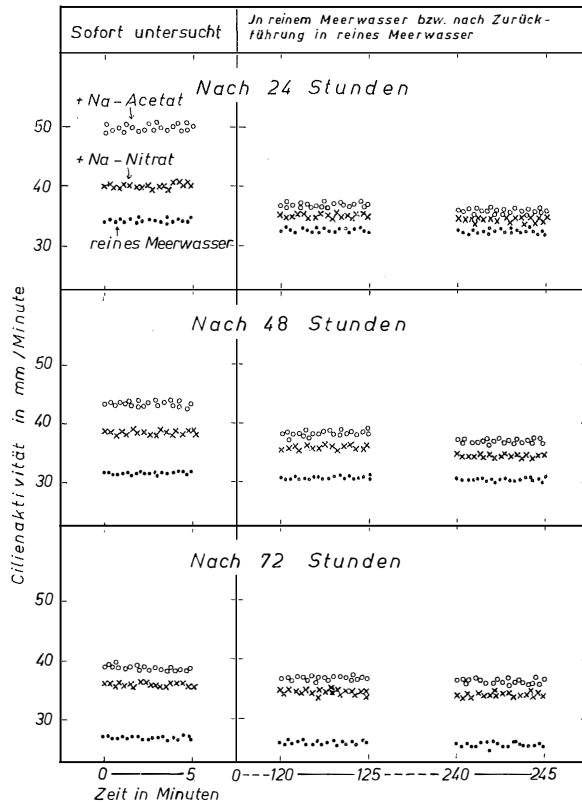


Abb.14: Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke von *Mytilus* nach 1-3 tagiger Aufbewahrung in reinem Meerwasser und in Meerwasser + 1 m*Mol/l* „Nahrstoff“



8. Zusammenfassung

a) Isolierte Kiemenstücke von *Mytilus edulis* überleben in reinem, filtriertem Meerwasser bei 10—20°C Wassertemperatur mindestens eine Woche. Während dieser Zeit schlagen die frontalen Cilien mit langsam abnehmender Aktivität. Als Maß dieser Aktivität wurde in der vorliegenden Untersuchung die Transportgeschwindigkeit leichter Partikel benutzt.

b) In früheren Publikationen wurde gezeigt, daß die so gemessene Cilienaktivität isolierter überlebender Kiemenstücke unter anderem von der Temperatur, dem Salzgehalt, der Wasserstoffionenkonzentration und der relativen Menge der einzelnen Kationen des Außenmediums beeinflusst wird.

c) Die in reinem Meerwasser an isolierten Kiemenstücken gemessene Cilienaktivität hat bei 20°C nur etwa $\frac{2}{3}$ der möglichen Höhe. Durch Zufügen geringer Mengen (1 mMol/l) löslicher Monosaccharide, Disaccharide oder Aminosäuren zum Außenmedium kann die „basale“ Aktivität des Cilienschlages innerhalb kurzer Zeit etwa um 50% gesteigert werden. Die gleiche Wirkung haben die wichtigeren Komponenten des Tricarbonsäurezyklus (Milchsäure, Natriumcitrat, Natriumacetat, Natriumsuccinat). Auch andere organische Nahrungsstoffe von größerem Molekularvolumen und kolloidaler Löslichkeit, wie zum Beispiel Glycogen, Stärke, Peptone und Hämoglobin verursachen eine langsame, aber ebenfalls beträchtliche Zunahme der Cilienaktivität.

d) Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke steigt etwa in gleichem Maße nach Zugabe tierischer und pflanzlicher organischer und anorganischer stickstoffhaltiger Abbauprodukte zum Außenmedium (Harnstoff, Natriumnitrat, Ammoniumchlorid etc.). Die Höhe der Aktivitätssteigerung hängt dabei im einzelnen wohl von der Menge des im Molekül vorhandenen Stickstoffs ab. Dementsprechend hat 0,5 mMol/l Ammoniumnitrat den gleichen Einfluß auf die mechanische Leistung der Kiemencilien wie 1 mMol/l Natriumnitrat oder Ammoniumchlorid.

e) Die im Laufe einer dreitägigen Überlebenszeit in reinem Meerwasser bei isolierten Kiemenstücken erfolgende langsame Abnahme der Cilienaktivität kann durch Zugabe von Glucose zum Außenmedium vollständig verhindert werden. Die gleiche Aufrechterhaltung der Cilienaktivität überlebender Kiemenstücke wird aber auch durch Zugabe von Natriumnitrat oder Ammoniumchlorid zum Außenmedium bewirkt!

f) Der Wirkungsmechanismus der erwähnten organischen und anorganischen Verbindungen auf die Cilienaktivität muß im einzelnen noch analysiert werden. Die mitgeteilten Beobachtungen machen es auf jeden Fall wahrscheinlich, daß der für die Ventilation und Nahrungsaufnahme wichtige Atemwasserstrom der Miesmuschel von dem Gehalt des Außenmediums an organischen Nahrungsstoffen und anorganischen stickstoffhaltigen Abbauprodukten in seiner Intensität beeinflusst bzw. gesteuert wird. In reinem Meerwasser schlagen die Kiemencilien von *Mytilus* wohl nicht mit voller Kraft. Sie arbeiten jeweils erst dann maximal, wenn der Zellstoffwechsel des Kiemengewebes durch Zuführung von Nahrungsstoffen oder andersartig stimuliert worden ist.

Legenden zu der nebenstehenden Tafel 13

Abb. 13: Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke nach 1-3tägigem Überleben in reinem Meerwasser bzw. in Meerwasser + 1 mMol/l Natriumnitrat, gemessen jeweils nach einem zusätzlichen vierstündigen Aufenthalt in reinem Meerwasser bei 20°C.

Abb. 14: Die Cilienaktivität isolierter Kiemenstücke bei mehrtägiger Aufbewahrung in reinem Meerwasser und in Meerwasser mit Zusatz von je 1 mMol/l Natriumacetat oder -nitrat, in vierundzwanzigstündigen Intervallen untersucht, in reinem Meerwasser, in Meerwasser + je 1 mMol/l Natriumacetat oder Natriumnitrat und nach Zurückführung in reinem Meerwasser (20°C).

9. Summary

a) Isolated gill pieces of *Mytilus edulis* survive in pure filtered sea water at a water temperature between 10—20°C at least a week. During this time the frontal cilia pulsate with slowly decreasing activity. To measure this mechanical activity we have investigated the rate of movement of light particles by the frontal cilia.

b) In earlier publications it was shown that the measured ciliary activity of isolated surviving gill pieces depends among other things on the temperature, the salinity, the hydrogen ion concentration, and the relative mass of individual cations in the external medium.

c) The measured ciliary activity of isolated gill pieces, in pure sea water at 20°C, has only about $\frac{2}{3}$ of the possible rate. By adding small quantities (1 mmol/l) of soluble mono- and disaccharids or aminoacids to the external medium, the basic activity in the beat of the cilia can within a short time be raised about 50%. The more important compounds of the tricarbonic acid cycle (lactic acid, sodium citrate, sodium acetate, sodium succinate) have the same effect. Other organic foodstuffs with greater molecular volume and colloidal solubility, for example glycogen, starch, peptones and haemoglobin, also cause a slow, but nevertheless considerable increase of the ciliary activity.

d) The ciliary activity of isolated gill pieces increases roughly to the same extent after the addition of organic and inorganic nitrogen-containing protein breakdown products (urea, sodium nitrate, ammonium chloride etc.) to the external medium. The level of the increase depends on the amount of available nitrogen in the molecules. With reference to this, 0,5 mmol/l ammonium nitrate has the same influence on the mechanical activity of the cilia as 1 mmol/l of sodium nitrate or ammonium chloride.

e) The slow decrease of the ciliary activity in the course of a prolonged period of survival can be completely prevented by adding glucose to the external medium. The same effect on the ciliary activity can be obtained by the addition of sodium nitrate or ammonium chloride to the external medium.

f) The working mechanism of the aforementioned organic and inorganic compounds on the ciliary activity must be further analysed in detail. Our observations make it seem probable in each case, that the pumping rate of the mussel is influenced by the amount of organic foodstuffs and inorganic nitrogen-containing protein breakdown products in the external medium. In pure sea water the frontal cilia in the gills of *Mytilus edulis* probably do not beat at full speed. They only beat at full power if the metabolism of the ciliated cells is stimulated by the application of foodstuffs or by other means.

Literaturverzeichnis

- COE, W. R.: Nutrition, environmental conditions, and growth of marine bivalve molluscs. Journ. mar. Res. 7, 586—601, 1948. — COLE, H. A. and B. T. HEPPER: The use of neutral red solution for the comparative study of filtration rates of lamellibranchs. Journ. du Cons. Intern. pour l'exploration de la mer. Vol. XX, Nr. 2, 197—203, 1954. — COLLIER, A., RAY, S. M., MAGNITZKY, A. W. and I. O. BELL: Effect of dissolved organic substances on oysters. Fish. Bull. U.S. 84, 165—185, 1953. — FOX, D. L.: The habitat and food of the California sea mussel. Bull. Scripps Inst. of Ocean., Techn. Ser. 4, 1—64, 1936. — FOX, D. L. and W. R. COE: Biology of the California sea mussel (*Mytilus californianus*). II. Nutrition, metabolism, growth and calcium deposition. Journ. Exp. Zool., 93, 205—249, 1943. — FOX, D. L., SVERDRUP, H. U. and J. P. CUNNINGHAM: The rate of water propulsion by the California mussel. Biol. Bull., 72, 417—438, 1937. — GRAY, J.: Ciliary movement. Cambridge University Press, 1928, 162 pp. — JODREY, L. H. and K. M. WILBUR: Studies on shell formation. IV. The respiratory metabolism of the oyster mantle. Biol. Bull., 108, 346—358, 1955. — JØRGENSEN, C. B.: On the water transport through the gills of bivalves. Acta Physiol. Scand., 5, 297—304, 1943. — JØRGENSEN, C. B.: The rate of feeding by *Mytilus* in different kinds of suspension. Journ. Mar. Biol. Assoc. Unit. Kingd., 28, 333—344, 1949. — JØRGENSEN, C. B.: On the relation between water transport and food requirements in some marine filter feeding invertebrates. Biol.

Bull., 103, 356—363, 1952. — JØRGENSEN, C. B. and E. D. GOLDBERG: Particle filtration in some ascidians and lamellibranchs. Biol. Bull. Woods Hole, 105, 477—489, 1953. — KORRINGA, P.: More light upon the problem of the oyster's nutrition? Bijdragen Tot de Dierkunde, 28, 237—248, 1949. — LOOSANOFF, V. L. and J. B. ENGLE: Effect of different concentrations of micro-organisms on the feeding of oysters (*O. virginica*). U.S. Dept. Int. Fish. & Wildl. Serv., Fish. Bull. 51, 31—57, 1947. — MALOEUF, N. S.: The energy source of the mussel (*Mytilus edulis*) during oxygen lack. Z. vergl. Physiol., 25, 47—56, 1938. — MANSOUR-BEK, J. J.: Extracellular proteolytic and lipolytic enzymes of some lamellibranchs. Nature (London), 158, 378—379, 1946. — MARONEY, S. P. and R. R. RONKIN: Cholinesterase and ciliary activity in the gill of *Mytilus*. Biol. Bull. Woods Hole, 105, 378, 1953. — NELSON, T. C.: Water filtration by oyster and a new hormone effect upon the rate of flow. Proc. Soc. Exper. Biol. & Med., 34, 189—190, 1936. — McELROY, W. D. and BENTLEY GLASS: A symposium on inorganic nitrogen metabolism. Function of metallo-flavoproteins. The John Hopkins Press, Baltimore, 1956. — RAO, K. P.: Rate of water propulsion in *Mytilus californianus* as a function of latitude. Biol. Bull., 104, 171—181, 1953. — RAO, K. P.: Tidal rhythmicity of rate of water propulsion in *Mytilus*, and its modifiability by transplantation. Biol. Bull., 106, 353—359, 1954. — RONKIN, R. R.: The uptake of radioactive phosphate by the excised gill of the mussel *Mytilus edulis*. Journ. Cell. Comp. Physiol., 35, 241—260, 1950. — SCHLIEPER, C.: Über die physiologischen Wirkungen des Brackwassers (Nach Versuchen an der Miesmuschel *Mytilus edulis*). Kieler Meeresf., 11, 22—33, 1955. — SCHLIEPER, C.: Praktikum der Zoophysologie. Zweite neubearbeitete und erweiterte Auflage, Verlag Gustav Fischer, Stuttgart, 1955. — SCHLIEPER, C.: Comparative study of *Asterias rubens* and *Mytilus edulis* from the North Sea (30 per 1,000 S) and the western Baltic Sea (15 per 1,000 S). Ann. Biol., 33, 117—127, 1957. — SCHLIEPER, C.: New observations on the physiology of ciliated cells. XV. Intern. Congress of Zoology, London, 1958 (in press). — SCHLIEPER, C. and R. KOWALSKI: Quantitative Beobachtungen über physiologische Ionenwirkungen im Brackwasser. Kieler Meeresf., 12, 154—165, 1956. — SCHLIEPER, C. and R. KOWALSKI: Weitere Beobachtungen zur ökologischen Physiologie der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf., 13, 3—10, 1957. — SCHLIEPER, C. and R. KOWALSKI: Ein zellulärer Regulationsmechanismus für erhöhte Kiemenventilation nach Anoxybiose bei *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf., 14, 42—47, 1958. — SCHLIEPER, C., R. KOWALSKI and P. ERMAN: Beitrag zur ökologisch-zellphysiologischen Charakterisierung des borealen Lamellibranchiers *Modiolus modiolus* L. Kieler Meeresf., 14, 3—10, 1958. — SOSKIN, S.: The blood sugar: Its origin, regulation and utilization. Physiol. Rev., 21, 1, 140—193, 1941. — TRAGER, W.: The nutrition of invertebrates. Physiol. Rev., 21, 1—35, 1941. — VERWEY, J.: On the ecology of distribution of cockle and mussel in the Dutch Waddensea, their role in sedimentation and the source of their food supply with a short review of the feeding behaviour of bivalve mollusks. Arch. Néerland de Zool., Tome X, 2e Livraison, 171—239, 1952. — VOGEL, BERTA: Über die Beziehung zwischen Süßgeschmack und Nährwert von Zuckern und Zuckeralkoholen bei der Honigbiene. Z. vergl. Physiol., 14, 273—347, 1931. — WHEDON, W. F.: The digestive system of *Mytilus californianus* Conrad. Z. vergl. Physiol., 25, 509—522, 1938. — WHEDON, W. F. and H. SOMMER: Respiratory exchange of *Mytilus californianus*. Z. vergl. Physiol., 25, 523—528, 1938. — WIGGELSWORTH V. B.: The utilization of reserve substances in *Drosophila* during flight. Journ. Exper. Biol. 26/27, 1949—1950. — WILLEMSEN, J.: Quantities of water pumped by mussels (*Mytilus edulis*) and cockles (*Cardium edule*). Arch. Néerl. de Zool., 10, 153—160, 1952. — YONGE, C. M.: Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth, 14, 295—386, 1926. — YONGE, C. M.: The absorption of glucose by *Ostrea edulis*. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. Kingd., 15, 643—653, 1928. — YONGE, C. M.: Feeding mechanisms in the invertebrates. Biol. Rev., 3, 21—76, 1928.