

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

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

German copyright law applies.

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

Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotische Resistenz und die Osmoregulation der decapoden Garnele *Crangon crangon* L.¹⁾

VON HANSJÜRGEN FLÜGEL

I. Einleitung

Von besonderer Bedeutung für die aus dem Meer in das Brackwasser der Flußmündungsgebiete eindringenden Organismen sind der Salzgehalt und die Temperatur des Mediums. Sie setzen der Ausbreitung der Arten Grenzen und wirken auf verschiedene Weise zusammen. In ihrem Einfluß auf die Stoffwechselintensität und Resistenz der Lebewesen können sie sich gegenseitig verstärken und abschwächen.

Die Stabilität der Protoplasmakolloide und damit die Resistenz der Gewebe ist u. a. von ihrem Wassergehalt und Quellungsgrad abhängig, die beide vom niedrigen Salzgehalt des Brackwassers beeinflußt werden. Erhöhte Wasseraufnahme, wie sie in der Regel bei Einwanderung mariner Arten in Brackwasser auftritt, hat eine Stabilitätsverminderung zur Folge (SCHLIEPER und KOWALSKI 1956, SCHLIEPER 1958).

Unklar ist aber noch, worin die besondere physiologische Wirkung der Temperatur auf die in das Brackwasser eindringenden homoiosmotischen marinen Formen besteht. Im allgemeinen führt ja eine Erhöhung der Temperatur zu einer Intensivierung des Stoffwechsels und zu einer Resistenzverminderung. Niedrige Temperaturen dagegen bewirken eine Drosselung der Lebenstätigkeit und erhöhen die osmotische Resistenz, wie zuerst LOEB und WASTENEYS (1912) gezeigt haben. Dieses Zusammenwirken von Temperatur und Salzgehalt und die sich daraus ergebenden Folgen für das Leben der Brackwasserbewohner beschäftigt heute noch die physiologische Forschung (SCHLIEPER 1958²⁾, 1959). Trotz umfangreicher Arbeiten auf diesem Spezialgebiet ist es bisher nicht gelungen, die Mechanismen der Resistenz brackwasserlebender Organismen gegenüber den wechselnden Umweltbedingungen vollständig zu analysieren. Um einen Beitrag zur Lösung dieses Problems zu liefern, soll es daher das Ziel der vorliegenden Arbeit sein, den Einfluß der Temperatur auf die osmotische Resistenz und die Osmoregulation der decapoden Garnele *Crangon crangon* L. (syn. *C. vulgaris*) in Brack- und Meerwasser zu studieren. Frühere Beobachtungen von BROEKEMA (1942) haben bereits gezeigt, daß diese Art sich besonders als Versuchsobjekt bei der experimentellen Analyse des genannten Problems eignet.

II. Material und Methoden

1. Beschaffung und Hälterung der Versuchstiere

Die Versuchstiere wurden am Westufer der Kieler Innenförde im flachen Wasser erbeutet. Als Fanggerät diente ein Schiebebehmen. Mit diesem Gerät wurden die Ver-

¹⁾ Die Arbeit ist die gekürzte Fassung der Dissertation des Verfassers (Kiel, Phil. Fak. 1959).

²⁾ mit einem ausführlichen Literaturverzeichnis.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

Abb. 1: Die Anzahl überlebender, ca. 2jähriger *Crangon crangon* in Medien von 15, 25, 35 und 45‰ S nach Adaptation an 22°C (Nach M. M. M. Broekema 1942).

Abb. 2: Die Anzahl überlebender, ca. 2jähriger *Crangon crangon* in Medien von 15, 25, 35 und 45‰ S nach Adaptation an 3–5°C (Nach Broekema 1942).

Abb 1 Die Anzahl überlebender Crangon crangon (ca. 2 jährig) in Medien von 15, 25, 35 und 45‰ S nach Adaptation an 22°C. (Nach MMM Broekema 1942).

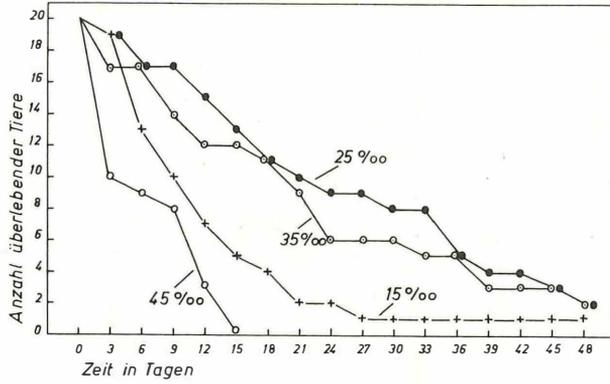
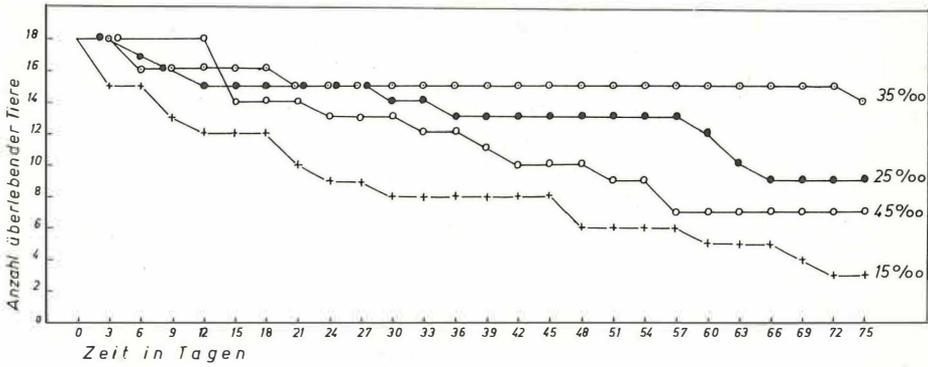


Abb 2 Die Anzahl überlebender Crangon crangon (ca. 2 jährig) in Medien von 15, 25, 35 und 45‰ S nach Adaptation an 3-5°C. (Nach MMM Broekema 1942).



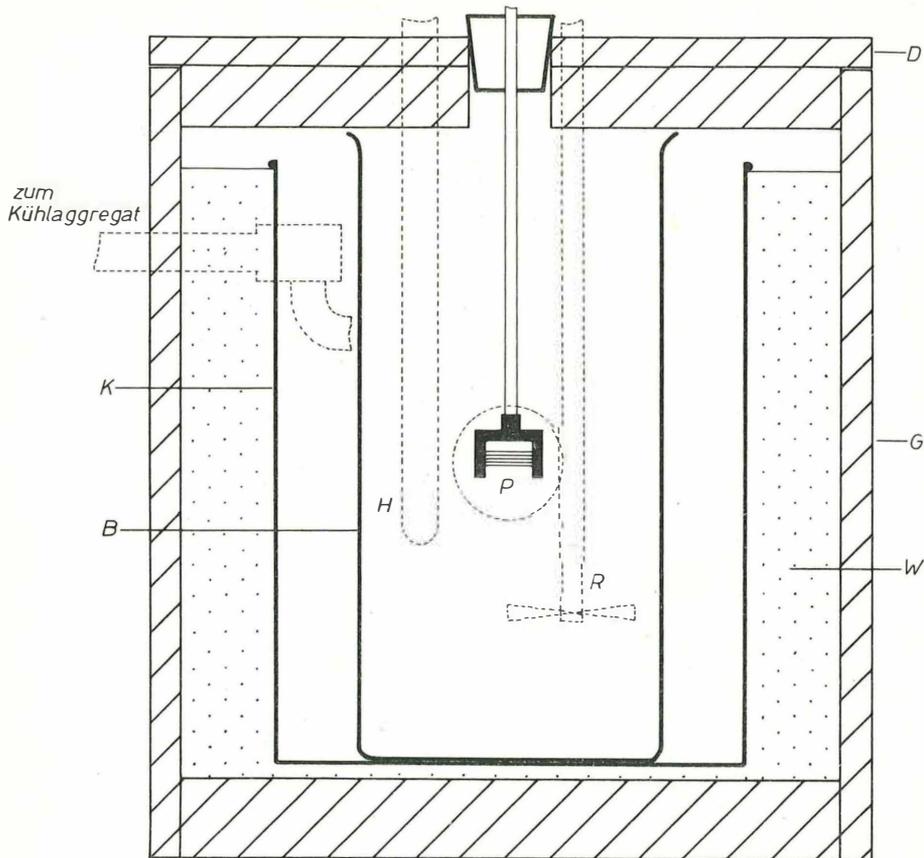


Abb.3 Längsschnitt. B Becherglas, D Deckel, G Gehäuse, H Heizung, K Kühlkammer, P Probenhalter, R Propeller, W Glaswolle.

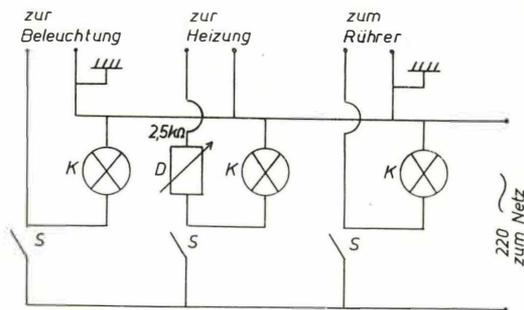


Abb.4 Schaltskizze der benutzten mikrokryoskopischen Apparatur. D Drehwiderstand, K Kontrollampe, S Schalter.

Tafel 2 (zu H. Flügel)

suchstiere zu jeder Jahreszeit gefangen. Für die Experimente wurden männliche und weibliche Tiere von etwa 3—6 cm Länge verwendet. Eiertragende Weibchen befanden sich nur selten in den Fängen. Der Salzgehalt in der Kieler Förde schwankte während der Ausführung der experimentellen Untersuchungen zwischen 14 und 18‰. Die Temperatur stieg im Sommer auf über 18°C an und fiel im Winter auf 1,8 bis 2,0°C.

Bis zum Versuchsbeginn wurden die Tiere in einem Stufenbecken des Institutsaquariums gehalten. Der Boden des Beckens war mit einer 4 cm hohen Sandschicht bedeckt, die den Tieren das Eingraben ermöglichte. Das fließende, stets belüftete Seewasser von 15—17‰ S stand 15 cm hoch in dem Becken. Die Temperatur schwankte je nach Jahreszeit zwischen 10° und 17°C. Blieben die Tiere länger als 14 Tage bis zur Aufarbeitung im Stufenbecken, so mußten sie mit Miesmuschelfleisch und *Enteromorpha* gefüttert werden, um Verluste durch Kannibalismus möglichst zu vermeiden. Während der Versuche unterblieb die Fütterung. Geschädigte Tiere, die auf mechanische Reize nicht normal reagierten oder nicht mehr zur Farbanpassung fähig waren, kamen nicht zur Verwendung. Für Vergleichsuntersuchungen wurden auch Tiere aus dem nordfriesischen Wattenmeer (Büsum) bezogen. Unter den im Juli/August gefangenen Tieren befanden sich zum größten Teil eiertragende Weibchen von 6—8 cm Länge, außerdem wurde aber noch mit kleineren männlichen Tieren (4—6 cm) experimentiert. Die Halterung erfolgte in belüfteten Aquarien in Meerwasser von etwa 30‰ S.

2. Methodik der Resistenzversuche

Die Untersuchung des Einflusses der Temperatur auf die osmotische Resistenz geschah auf folgende Weise: In Ostseewasser von 15‰ S an verschiedene Temperaturen angepaßte Garnelen wurden in die Versuchsmedien überführt und dann die Anzahl der überlebenden Tiere bei den genannten Adaptationstemperaturen nach 24 Stunden oder 10 Tagen bestimmt. Die Überführung in die Konzentrationen von 1—5‰ S erfolgte direkt aus Ostseewasser, die in 30—90‰ S nach vorheriger 3-tägiger Anpassung an 30‰ S. Die Versuche wurden in den temperaturkonstanten Räumen des Institutes, im Institutsaquarium und in einem Kühlschrank durchgeführt. Je 5 Garnelen befanden sich in einer Kunststoffschale von 361 cm² Bodenfläche, die bei einem Wasserstand von 1—2 cm mindestens 361 cm³ Versuchswasser enthielt. In der Wärme (15° und 20°C) wurde das Wasser täglich, bei den niedrigen Temperaturen alle 2 Tage gewechselt. Die Konzentrationen von 1—5‰ S wurden durch Verdünnen von Ostseewasser mit Aqua destillata oder Leitungswasser, die Konzentrationen von 30—90‰ S durch Aufsalzen mit Büsumer Meersalz hergestellt.

3. Methodik der kryoskopischen Bestimmungen

Die osmotische Konzentration der Körperflüssigkeiten und das jeweilige Außenmedium wurden mit einem eigenen Kryoskop nach der zuerst von DRUCKER und SCHREINER (1913) beschriebenen Methode bestimmt (vgl. Abb. 3 u. 4). Dabei wird die zu unter-

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

Abb. 3: Längsschnitt durch das benutzte Kryoskop. B Becherglas, welches mit einem Methanol-Wasser-Gemisch 1 : 3 gefüllt ist; D hölzerner Verschlußdeckel; G hölzernes Gehäuse; H 25 W-Aquarienheizung; K Kühlkammer; P Probenhalter mit fünf eingeklebten Kapillaren, der punktierte Kreis zeigt die Lage des Beobachtungs- bzw. Beleuchtungsfensters in Vorder- und Rückwand des Kryoskopes an; R Propeller, der für eine homogene Temperatur des Methanol-Wasser-Gemisches sorgt; W Glaswolle; links punktiert der Anschluß zum Kühlaggregat.

Abb. 4: Schaltskizze des Kryoskopes. D 2,5 k Ω Drehwiderstand, K Kontrollampen, S Schalter.

suchende Probe zunächst in feine Glaskapillaren aufgenommen und eingefroren und dann durch langsames Erwärmen in einem Flüssigkeitsbad aufgetaut. Das schmelzende Eis wird in einem Mikroskop im polarisierten Licht beobachtet. Die Temperatur, die beim Tauen des letzten Eiskristalles abgelesen wird, entspricht dem Gefrierpunkt der Lösung. Dieses Verfahren wurde in den letzten Jahrzehnten durch CAPELLETTI (1939), MOSEBACH (1940), RAMSAY (1949), HARGITAY et al. (1951), KINNE (1952a) und KESSELER (1958) verbessert. Die genannten Autoren experimentierten mit Flüssigkeitsmengen von 10^{-1} mm³ und weniger. RAMSAY gibt für Proben von 10^{-5} bis 10^{-4} mm³ einen Fehler von 1,5% an. HARGITAY et al. ermittelten einen Fehler von 0,3% in Proben von 10^{-4} bis 10^{-3} mm³. KESSELER fand bei gleichen Probenvolumina einen Fehler von 0,5 bis 1,0%. Der bei unserem Gerät ermittelte relative Fehler betrug bei der Bestimmung von 1 und 2%iger NaCl-Lösung 1,0 bis 1,5%¹⁾.

III. Die experimentellen Untersuchungen

1. Bestimmung der osmotischen Resistenz

a) Vorversuche²⁾

Zunächst wurde der Resistenzbereich von *Crangon* an 2—5 cm (meist 4 cm) langen Individuen bestimmt. Je 10 Tiere wurden direkt aus Ostseewasser in die Versuchsmedien von 1—90‰ S ($t = 10,8^{\circ}$ — $12,0^{\circ}$ C) überführt. Nach 24 Stunden und selbst nach 10 Tagen lebten in dem Bereich von 3—40‰ S noch mehr als 50% der Versuchstiere (vgl. Tab. 1). Um die Bedeutung einer vorherigen Temperaturadaptation zu prüfen, wurden auch Ostseetiere im Fundortmedium zunächst 10 Tage an 10° C angepaßt und dann erst stufenweise in 5‰ überführt. Das Fundortmedium hatte einen Salzgehalt von 18‰ und eine Temperatur von etwa $4,5^{\circ}$ C. Kein Tier dieser Serie war in diesem Fall während der Versuchsdauer von 4 Wochen gestorben. Gleichzeitig ohne vorherige Temperaturadaptation untersuchte Tiere wiesen dagegen eine Sterblichkeit von 90% auf.

b) Die Resistenz in stark verdünnten Medien (1—5‰)

Je 10 Garnelen wurden nach Anpassung an 5° , 15° und 20° C in 1, 2, 3, 4 und 5‰ Salzgehalt überführt. Die Tiere bewegten sich nach dem Einsetzen einige Zeit lebhaft, kamen jedoch bald zur Ruhe und zeigten normales Verhalten. Schon nach 24 Stunden überlebten in der Kälte (5° C) mehr Tiere als in der Wärme (15° und 20° C).

Noch deutlicher zeigen die 10 Tage-Versuche die ungünstige Wirkung der hohen Temperaturen. Bei 5° C lebten nach Abschluß des Versuches in den Konzentrationen 5, 4, 3 und 2‰ S mehr als 50%, in 1‰ S war die Sterblichkeit sehr viel größer (vgl. Abb. 5). Niedrige Salzgehalte werden also am besten bei relativ tiefen Temperaturen

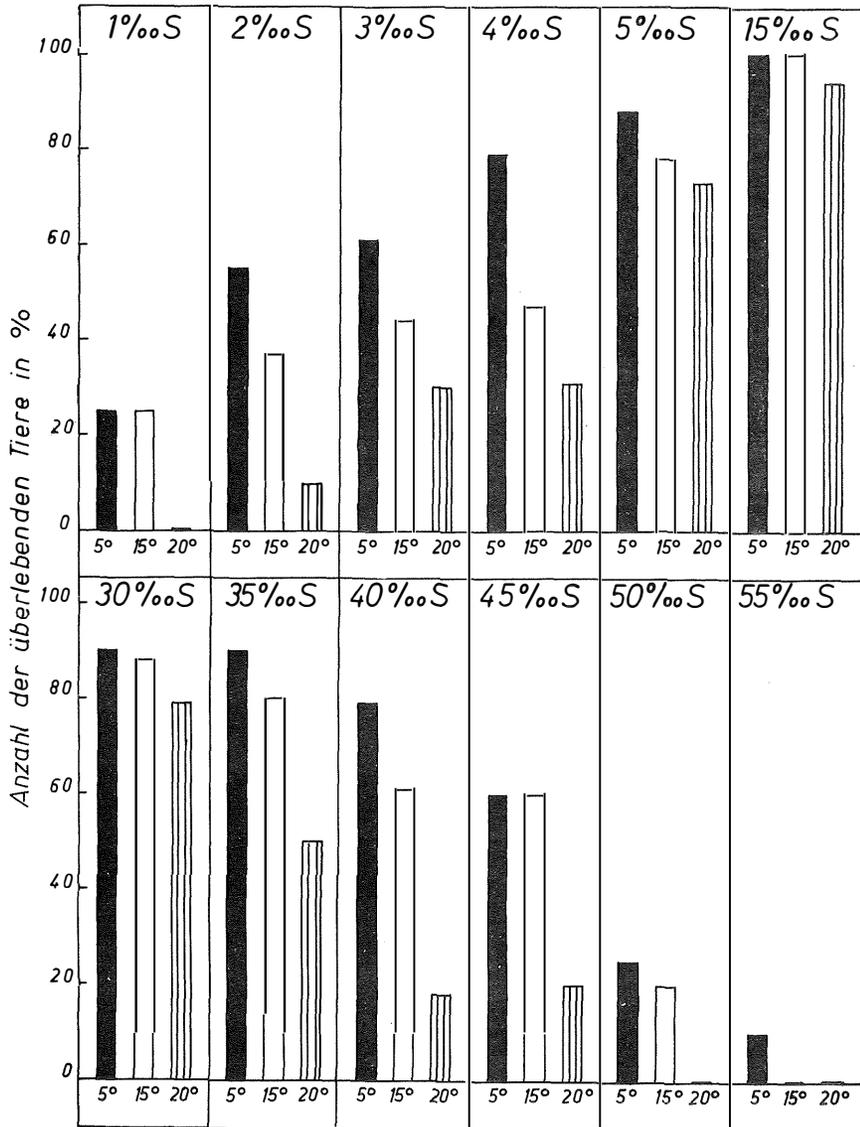
¹⁾ Eine genaue Beschreibung des benutzten Kryoskopes und seiner Bedienung enthält die Dissertation des Verf. (Kiel, Phil. Fak. 1959).

²⁾ Für die Überlassung der unter a, b und c beschriebenen Versuchsergebnisse schulde ich Frl. cand. phil. I. RUDOLF Dank.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 3)

Abb. 5: Der Einfluß der Temperatur auf die osmotische Resistenz von *Crangon*. Die Anzahl der überlebenden Tiere nach 10 Tagen. Die Tiere wurden vorher 7 Tage in 15‰ S bzw. 30‰ S an die jeweilige Temperatur adaptiert. (Nach I. Rudolf).

Abb.5 Der Einfluß der Temperatur auf die osmotische Resistenz von Crangon. Die Anzahl der überlebenden Tiere nach 10 Tagen. Die Tiere wurden vorher 7 Tage in 15‰ S bzw. 30‰ S an die jeweilige Temperatur adaptiert (nach J.Rudolf).



Tafel 3 (zu H. Flügel)

Abb.6: Die elektrische Leitfähigkeit des Blutes von *Crangon crangon* in einem Bereich von 15-35‰ S bei Temperaturen von 3-5°C und 20-22°C. Gezeichnet nach M.M.M. Broekema (1942)

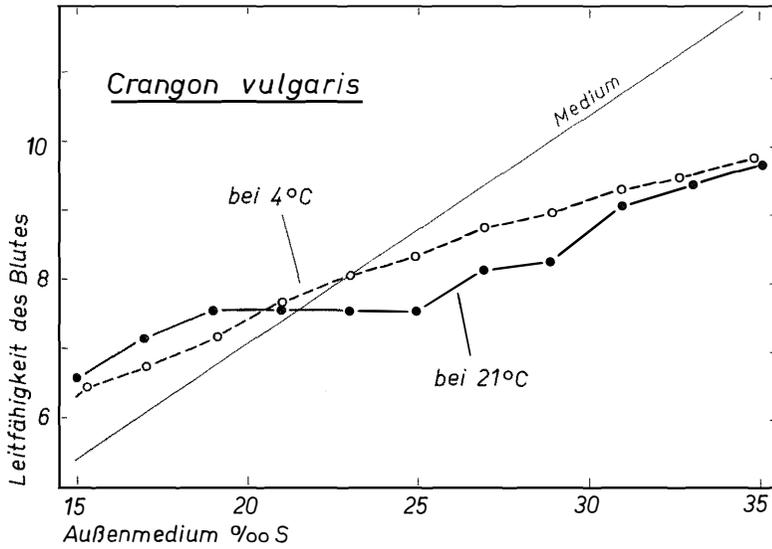
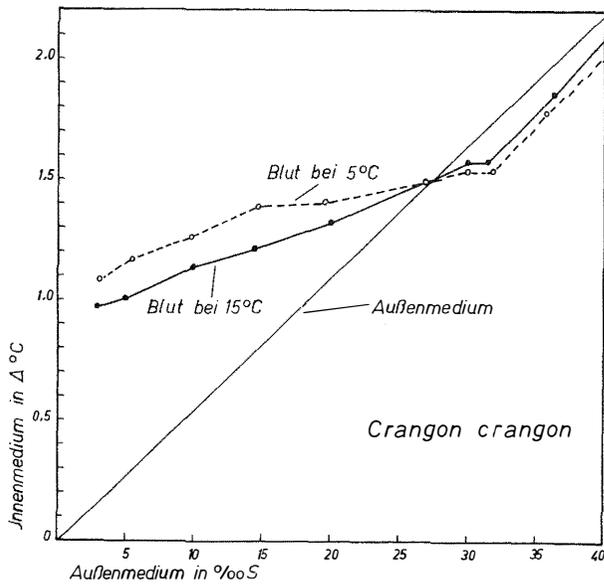


Abb.7 Die Blutkonzentration von *Crangon* in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Außenmediums nach 5tägiger Adaptation an 5° und 15°C.



Tafel 4 (zu H. Flügel)

Tabelle 1

Die Toleranzgrenzen für *Crangon crangon* bei direkter Überführung aus Ostseewasser ($S = 15,4\text{‰}$; $t = 4,2\text{°C}$) in die Versuchsmedien von $1\text{—}90\text{‰}$ S ($t = 10\text{—}12\text{°C}$) (nach RUDOLF)

Versuchsdauer	Versuchstemp.	Anzahl der überlebenden Tiere									
		1‰	2‰	3‰	5‰	15‰	30‰	40‰	50‰	60‰	90‰
Tage	t°C										
0	10,8	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
1	11,0	2	6	10	10	10	10	8	4	0	0
2	11,6	2	5	8	9	10	10	7	4	0	0
5	11,4	0	5	7	9	10	9	6	2	0	0
10	12,3	0	3	5	9	10	9	6	1	0	0

ertragen, während die gleichen niedrigen Konzentrationen bei hohen Temperaturen letal wirken.

Als letale untere Salzgehaltsgrenzen wurde nach 10-tägiger Versuchsdauer bei 20°C eine Konzentration von 4‰ S, bei 5°C jedoch ein Salzgehalt von nur 1‰ ermittelt.¹⁾

c) Die Resistenz in konzentrierten Medien ($30\text{—}90\text{‰}$ S)

Die oberen letalen Salzgehaltsgrenzen wurden nach vorheriger Anpassung an 5° , 15° und 20°C in den Konzentrationen $30\text{—}90\text{‰}$ S ermittelt. Nach der Überführung in $50\text{—}90\text{‰}$ S bewegten sich die Garnelen zuerst krampfartig, bei 5°C wurde das Verhalten der Tiere bald normal. Bei den höheren Temperaturen lagen sie bis zum Exitus meist bewegungslos am Boden der Schalen.

Bei den 24-Stunden-Versuchen sind nur in den höchsten Konzentrationen ausgeprägte Unterschiede zwischen den kaltadaptierten und warmadaptierten Tieren zu beobachten. So waren in 90‰ S bei 20°C schon nach 3 Stunden alle Tiere abgestorben, bei 5°C dagegen lebten zu diesem Zeitpunkt noch 40% . Den Prozentsatz der überlebenden Tiere nach 10 Tagen zeigt Abb. 5. Während bei 5°C die überwiegende Zahl der Tiere Konzentrationen von $30\text{—}45\text{‰}$ S überlebte und die Sterblichkeit erst von $50\text{—}90\text{‰}$ S stärker zunimmt, ertrugen bei 20°C die meisten Tiere Konzentrationen über 35‰ S nicht. Als obere letale Salzgehaltsgrenze wurde unter diesen Bedingungen bei 5°C eine Konzentration von 50‰ S und bei 20°C ein Salzgehalt von nur 35‰ ermittelt. Wie schon bei den Versuchen in verdünnten Medien gezeigt werden konnte, begünstigen Temperaturen um 5°C das Ertragen extremer Salzgehalte.

d) Die Resistenz bei Temperaturen unter 5°C

Wie aus Abb. 11 hervorgeht, überlebten alle Tiere bei 5°C die Versuchsdauer in 5 , 15 und 30‰ S. Bei $2,5\text{°}$ und 1°C nahm die Sterblichkeit jedoch zu. Während bei $2,5\text{°C}$

¹⁾ Als letal galten die Konzentrationen in denen nach Abschluß der Versuche mindestens 50% der Tiere gestorben waren.

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 4)

Abb. 6: Die elektrische Leitfähigkeit des Blutes von *Crangon crangon* in einem Bereich von $15\text{—}35\text{‰}$ S bei Temperaturen von $3\text{—}5\text{°C}$ und $20\text{—}22\text{°C}$. Gezeichnet nach M. M. M. Broekema (1942).

Abb. 7: Die Blutkonzentration in $\Delta\text{°C}$ von *Crangon crangon* in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Außenmediums nach 5-tägiger Adaptation an 5° und 15°C .

noch eine größere Anzahl der Tiere nach 10 Tagen lebte, stieg die Sterblichkeit bei 1°C in 5‰ und 30‰ S stark an. Die Kombination hoher Salzgehalt und tiefe Temperatur (1°C) ertrug kein Tier 10 Tage. Lediglich in 15‰ S waren bei allen drei Temperaturen nach Versuchsschluß mehr als 50% der Tiere am Leben. Alle Versuche zeigten aber eine deutlich herabgesetzte Resistenz der Garnelen bei Temperaturen unter 5°C.

2. Die Untersuchung der osmotischen Konzentration des Innenmediums

a) Vorversuche¹⁾

Zunächst wurde die osmotische Konzentration des Blutes einiger männlicher und weiblicher Tiere etwa gleicher Größe aus der Kieler Förde ($S = 15,4\text{‰}$, $t = 9,0\text{°C}$) kryoskopisch bestimmt. Die Versuchstiere wiesen eine fast übereinstimmende im Verhältnis zum Außenmedium hypertensive Blutkonzentration auf.

Dann wurde die Wirkung verschiedener Temperaturen auf die Konzentration des Innenmediums in einem weiteren Vorversuch untersucht. Je 8 Garnelen²⁾ wurden 14 bis 18 Tage an etwa 5° und etwa 16°C in 16,4‰ S angepaßt. Die Innenmedien aller Tiere waren wiederum gegenüber dem Außenmedium ausgeprägt hypertensiv, jedoch war die Hypertonie der kaltangepaßten Garnelen wesentlich größer als die der warmangepaßten.

Zur Umrechnung von $\Delta\text{°C}$ in Atmosphären diente die Formel (aus Sverdrup et al., Seite 67, 1942)

$$\text{OD } t^{\circ} = -12,08 \cdot \Delta\text{°C} \frac{273 + t^{\circ}}{273} \quad (\text{vgl. Abb. 8})$$

b) Die Bedeutung der Größe und Aktivität der Versuchstiere für die Osmoregulation

Bei der Untersuchung der osmotischen Resistenz konnte kein Einfluß der Größe der Versuchstiere auf die Überlebenszeit festgestellt werden. Die kryoskopischen Messungen ergaben aber, daß große Tiere in der Regel eine leistungsfähigere Osmoregulation besaßen als kleine Individuen. Differierte die Länge der Tiere, die vom Rostrum bis zum Telson gemessen wurde, aber nur um einige Millimeter, so lagen die Unterschiede der Blutkonzentrationen meistens innerhalb der natürlichen Schwankungsbreiten. Diese Feststellung mußte bei der Beschaffung der Versuchstiere im Winter beachtet werden, weil in der kalten Jahreszeit überwiegend kleine Tiere gefangen wurden. Für die Hauptversuche kamen aber nur Tiere mittlerer Größe (d. h. 3 bis 6 cm Länge) zur Bearbeitung. Vor jeder Blutentnahme wurde außerdem die Aktivität der Tiere geprüft. Gesunde Individuen reagierten auf Berührungsreize mit schnellen Fluchtbewegungen, der Um-drehreflex war normal. Geschädigte Tiere, die oft schon durch den Verlust der Farb-anpassung auffielen, lagen meistens bewegungslos am Boden der Aquarien. Wurden sie auf den Rücken gewendet, so kehrten sie nur langsam in die Normallage zurück. Berührungsreize beantworteten sie nur mit unrhythmischen Pleopodenschlägen. Die bei derartigen Tieren ermittelten Werte wurden nicht in die Endergebnisse einbezogen. In den Protokollen wurden „normale“ Tiere mit +++ bezeichnet, „geschädigte“ mit +. Die osmoregulatorische Leistung, d. h. die Differenz der Gefrierpunkte von Innen- und Außenmedium, ist bei der +-Reihe mehr oder weniger herabgesetzt. Kurz vor dem Tode eines Tieres kann das Blut dem Außenmedium isotonisch sein.

¹⁾ Die Ergebnisse der unter a und b geschilderten Vorversuche enthält die Dissertation des Verf. (Kiel, Phil. Fak. 1959).

²⁾ Die Tiere waren im Herbst 1957 in der Kieler Förde ($S = 16,8\text{‰}$, $t = 15,2\text{°C}$) gefangen worden.

Tabelle 3

Vergleich der Gefrierpunktniedrigungen ($\Delta^{\circ}\text{C}$) des Außen- und Innenmediums von *Crangon* aus der Ostsee nach 1, 3, 5 und 7-tägiger Adaptation an etwa 5°, 10°, 15°, und 20°C in Brackwasser von 14,8‰ S.

Salz- gehalt ‰	T°	1. Tag			3. Tag		
		Außen- medium	Innen- medium	Diffe- renz	Außen- medium	Innen- medium	Diffe- renz
14,8	4,8	0,78	1,32	+0,54	0,78	1,38	+0,60
	9,6	0,79	1,23	+0,44	0,78	1,31	+0,53
	14,2	0,78	1,31	+0,53	0,77	1,23	+0,46
	21,6	0,79	1,25	+0,46	0,77	1,22	+0,45
		5. Tag			7. Tag		
14,8	4,8	0,78	1,38	+0,60	0,79	1,36	+0,57
	9,6	0,77	1,28	+0,51	0,79	1,24	+0,45
	14,2	0,77	1,21	+0,44	0,79	1,21	+0,42
	21,6	0,82	1,20	+0,38	0,79	1,16	+0,37

Der Grad der Hypertonie nimmt bei noch höheren Außenkonzentrationen schnell ab. Die Blutflüssigkeit von *Crangon* ist in diesem Bereich einem Meerwasser von 27—28‰ S isotonisch. In 30—40‰ S ist die Blutflüssigkeit der kaltadaptierten wie auch der warmadaptierten Tiere gegenüber dem Außenmedium hypotonisch. Den Verlauf der Konzentrationskurven zeigen die Abbildungen 7 und 8. Von 15 bis 32‰ S steigt die Kurve der in der Kälte untersuchten Tiere nur ganz allmählich an. Unterhalb von 15‰ S fällt die Kurve steiler ab. Die Kurve der in der Wärme untersuchten Tiere verläuft von 3—31‰ S fast gradlinig. Erst bei Salzgehalten des Außenmediums über 32‰ S steigen die Werte des Innenmediums steil an und folgen der Meerwasserkurve in einigem Abstand fast parallel.

Schon die Vorversuche hatten ergeben, daß die Blutkonzentration der in etwa 16‰ S untersuchten Tiere bei 5°C höher war als bei 15°C. Diese günstige Wirkung der tiefen Temperaturen bestätigte sich auch in den Hauptversuchen. Sowohl im hypertonen Bereich (3—26‰ S) als auch im hypotonischen Bereich (über 30‰ S) waren die Konzentrationsdifferenzen zwischen Außenmedium und Innenmedium stets bei 5°C größer als bei 15°C. Die Blutkonzentrationen der an 10°C angepaßten Tiere lagen zwischen den bei 5° und 15°C ermittelten Werten oder deckten sich mit denen der 15°-Tiere (vgl. Abb. 9). Am geringsten war die osmoregulatorische Leistung der an 20°C angepaßten Tiere¹⁾. Bei dieser Temperatur wurde auch die größte Sterblichkeit während der Versuchsdauer beobachtet.

Zusammenfassend kann über den Einfluß der Temperatur auf die Osmoregulation von *Crangon crangon* gesagt werden, daß die Konzentration des Blutes in einem Bereich

¹⁾ Eine Tabelle, die sämtliche Werte enthält, befindet sich in der Dissertation des Verf. (Kiel, Phil. Fak. 1959).

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 5)

Abb. 8: Der osmotische Druck des Blutes von *Crangon crangon* in Atmosphären in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Außenmediums nach 5tägiger Adaptation an 5° und 15°C.

Abb. 9: Die osmoregulatorische Leistung von *Crangon* nach 5tägiger Adaptation an 5°, 10° und 15°C, gemessen an der Differenz zwischen den Gefrierpunkten des Innenmediums und denen des Außenmediums.

Abb.8 Der osmotische Druck des Blutes von Crangon in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Außenmediums nach 5 tägiger Adaptation an 5° und 15°C.

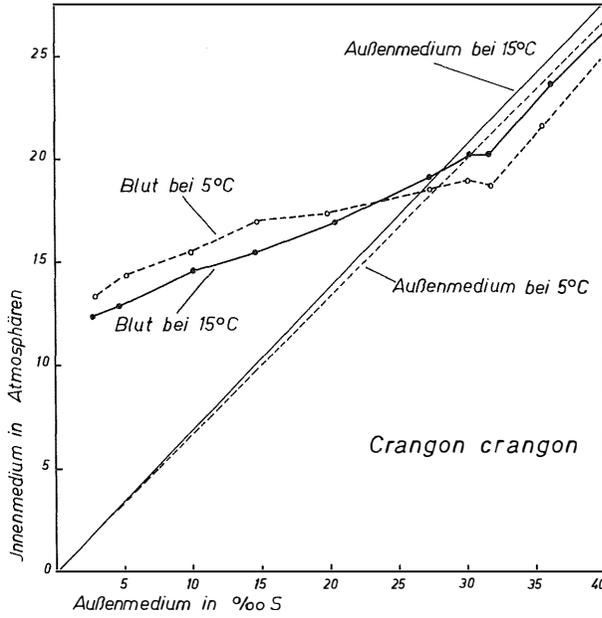
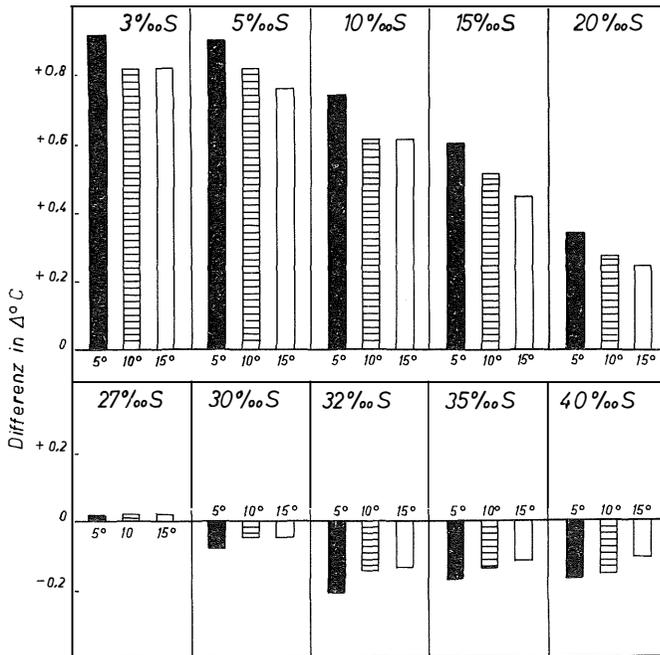


Abb.9 Die osmoregulatorische Leistung von Crangon crangon bei verschiedenen Temperaturen, gemessen an der Differenz zwischen den Gefrierpunkten des Innenmediums und denen des Außenmediums.



Tafel 5 (zu H. Flügel)

Abb.10 Die Anzahl überlebender Crangon nach Adaptation an 3-5° und 22°C in Medien von 15 und 45‰ S. Gezeichnet nach den Werten von Broekema 1942.

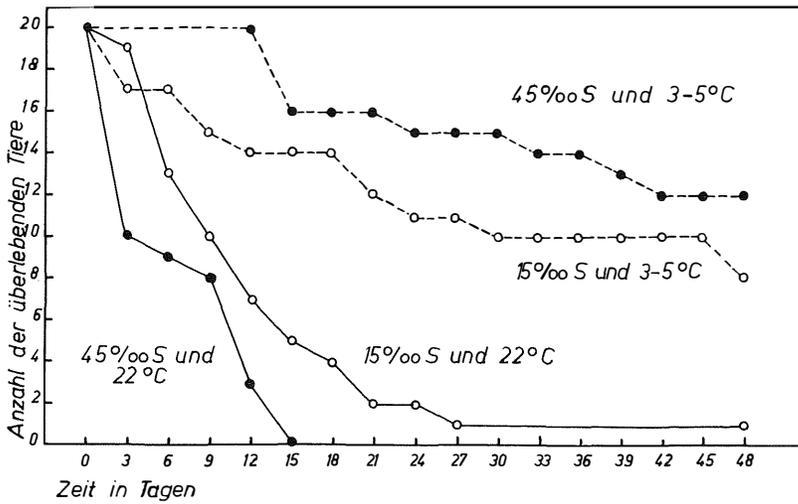
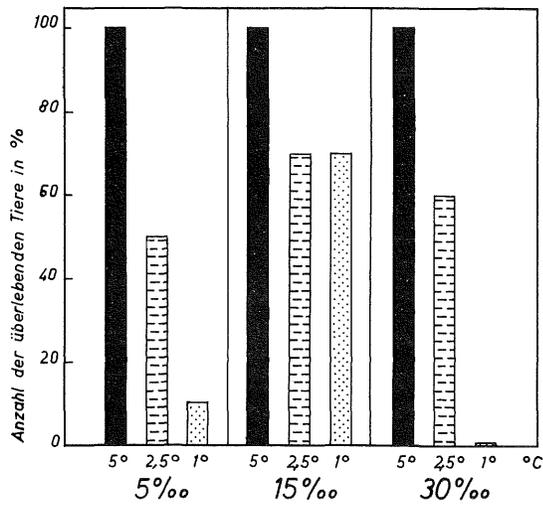


Abb.11 Das Überleben von Crangon in Meer- und Brackwasser bei niedrigen Temperaturen nach 10 Tagen. Die Versuchstiere (je 10 Exemplare) waren vorher in Brackwasser von 15‰ S an 1°, 2,5° und 5°C je 5 Tage adaptiert worden.



Tafel 6 (zu H. Flügel)

von 3—40‰ stets bei niederen Temperaturen (5°C) besser konstant bzw. unabhängig vom Außenmedium erhalten wird, als bei höheren Temperaturen (15°—20°C).

Tabelle 4

Die Blutkonzentrationen von *Crangon* aus der Ostsee nach 5-tägiger Adaptation an etwa 5°C, 2,5°C und 1,0°C in Brackwasser von 5, 15 und 30‰ S (je 3 Tiere)

Salz- gehalt ‰	5,0°C			2,5°C			1,0°C		
	Außen- medium Δ°C	Innen- medium Δ°C	Diffe- renz Δ°C	Außen- medium Δ°C	Innen- medium Δ°C	Diffe- renz Δ°C	Außen- medium Δ°C	Innen- medium Δ°C	Diffe- renz Δ°C
5	0,27	1,17	+0,90	0,27	1,07	+0,80	0,25	1,00	+0,75
15	0,78	1,38	+0,60	0,84	1,45	+0,61	0,81	1,38	+0,57
30	1,62	1,54	—0,08	1,64	1,60	—0,04	1,62	1,57	—0,05

f) Die osmoregulatorische Leistung bei Temperaturen unter 5°C

Andere Ostsee-Individuen wurden 5 Tage in 5, 15 und 30‰ S in der Kälte bei etwa 1° bzw. 2,5°C untersucht, und die Blutkonzentrationen dabei fortlaufend bestimmt. Ein großer Teil der Versuchstiere starb während der ersten 3 Adaptationstage. Die Bestimmungen wurden aber nur an überlebenden gesunden Tieren vorgenommen. Während bei den in 15‰ und 30‰ gehaltenen Tieren nur eine geringe Beeinträchtigung der osmoregulatorischen Leistung mit dem Absinken der Temperatur zu bemerken war, fielen die Konzentrationsdifferenzen zwischen Innen- und Außenmedium bei den in 5‰ untersuchten Tieren stärker ab (vgl. Tab. 4). Bei sehr tiefen Temperaturen wird also sowohl die osmotische Resistenz (vgl. Abb. 11) wie auch die osmoregulatorische Leistung herabgesetzt.

g) Untersuchungen an Nordseeindividuen

Um zu prüfen, ob sich Nordseegarnelen der gleichen Art physiologisch anders als Ostseetiere verhalten, wurden auch Garnelen aus Büsum (Nordsee) untersucht. In Tab. 5 sind die Blutkonzentrationswerte in Δ°C von ♂-Tieren aus der Ostsee und aus der Nordsee eingetragen. Die Tiere wurden 14 Tage an 15‰ bzw. 30‰ S angepaßt. Die Blutentnahme erfolgte nach 5-tägiger Temperaturadaptation. Sowohl bei den in 30‰ S als auch bei den in 15‰ S untersuchten Tieren wurden keine wesentlichen Unterschiede beobachtet. Auch vergleichsweise untersuchte eiertragende Weibchen aus der Nordsee wiesen ein übereinstimmendes Verhalten auf.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 6)

Abb. 10: Die Anzahl überlebender *Crangon* nach Adaptation an 3—5° und 22°C in Medien von 15 und 45‰ S. Gezeichnet nach den Werten von M. M. M. Broekema (1942).

Abb. 11: Das Überleben von *Crangon* in Meer- und Brackwasser bei niedrigen Temperaturen nach 10 Tagen. Die Versuchstiere (je 10 Exemplare) waren vorher 5 Tage in Brackwasser von 15‰ S an 1°, 2,5° und 5°C adaptiert worden.

Tabelle 5

Vergleich der Blutkonzentrationen von Ost- und Nordseetieren nach 5-tägiger Adaptation an etwa 5°, 10° und 15°C in Brack- und Meerwasser von 15‰ bzw. 30‰ S.

	Salz- gehalt ‰	T°	Außen- medium Δ°C	Innen- medium Δ°C	Diffe- renz Δ°C
Ostseetiere	15	5,4	0,80	1,30	+0,50
		10,5	0,80	1,24	+0,44
		15,6	0,77	1,20	+0,43
	30	4,8	1,62	1,54	—0,08
		10,0	1,63	1,58	—0,05
		14,4	1,63	1,58	—0,05
Nordseetiere	15	4,0	0,80	1,27	+0,47
		10,1	0,80	1,23	+0,43
		14,9	0,81	1,20	+0,39
	30	4,9	1,63	1,54	—0,09
		10,1	1,63	1,56	—0,07
		14,7	1,63	1,57	—0,06

IV. Diskussion der Ergebnisse

Die Untersuchung der osmotischen Resistenz von *Crangon crangon* bei verschiedenen Temperaturen ergab also, daß das Ertragen extremer Salzgehalte (1—90‰) durch Temperaturen um 5°C begünstigt wird, höhere Temperaturen (15° und 20°C) setzen dagegen die Resistenz herab. Ein entsprechendes Verhalten konnte schon früher für die meisten der bisher untersuchten wasserlebenden Arten nachgewiesen werden (vgl. z. B. GRESENS 1928, KINNE 1952b, McLEESE 1956).

Ebenfalls mit *Crangon* experimentierten schon CAUDRI (1937) und BROEKEMA (1942). Da die Resistenzversuche CAUDRIS in der Wärme (18,9°C) infolge Kannibalismus der Garnelen mißlingen, ist kein Vergleich mit der zweiten bei 3,6°C durchgeführten Versuchsreihe möglich. BROEKEMA fand bei gleichartigen langfristigen Resistenzversuchen in einem Salzgehaltsbereich von 15—45‰ eine Erhöhung der Resistenz ihrer Versuchstiere in der Kälte bei 3—5°C, die gleichzeitig bei 20—22°C gehaltenen Individuen starben schneller ab (vgl. Abb. 10). Beide Forscher versuchten, durch ihre Experimente auch die günstigsten Salzgehalte bei verschiedenen Temperaturen zu ermitteln, d. h. herauszufinden, bei welchen Salzgehalten des Außenmediums die Garnelen in der Kälte (4°C) und in der Wärme (20—22°C) am besten überlebten. CAUDRI beobachtete die geringste Sterblichkeit bei 3,6°C in 30 und 35‰ S. Er schätzte dementsprechend den günstigsten Salzgehalt bei dieser Temperatur auf 33—35‰.

BROEKEMA glaubt, aus ihren Versuchsergebnissen folgendes herauslesen zu können (Seite 49): „The salinity optimum for shrimps of about 2 years old is ca. 33‰ at a temperature of 3—5°C, and 28—29‰ at 20—22°C. In other words: with increasing temperature the salinity optimum shifts towards the less saline water“. Wie aus den in Abb. 1 und 2 wiedergegebenen Werten BROEKEMAS hervorgeht, ist es jedoch kaum möglich, auf Grund derartiger Versuche so genaue Angaben über die „optimalen Salzgehalte“, d. h. über Resistenzmaxima in Abhängigkeit von Temperatur und Salzgehalt, zu machen. BROEKEMAS Experimente erlauben aber nur die Feststellung, daß bei 3—5°C in 25‰ und 35‰ S die geringste Sterblichkeit auftrat. Schwieriger ist es, auf

Grund der Ergebnisse von BROEKEMA sichere Aussagen über ein Resistenzmaximum bei 22°C zu machen. Hier liegen die Sterblichkeitskurven für 15, 25, 30 und 35‰ S in allen vier Versuchsreihen dicht beieinander, nur ein Salzgehalt von 45‰ erwies sich eindeutig als ungünstigste Konzentration.

Der in unseren Kieler Experimenten ermittelte osmotische Resistenzbereich von *Crangon* erstreckt sich nach 10-tägiger Versuchsdauer bei 5°C von 1 bis 50‰ S, bei 15°C von 4 bis 50‰ S und bei 20°C von 4 bis 35‰ S.

BROEKEMA dagegen möchte annehmen, daß die Überlebensfähigkeit im hypotonischen und im hypertonen Medium in der Wärme größer sei als in der Kälte („... the salinity range in which the shrimp is able to live has a greater extension on both sides at a high temperature than at a low“, S. 74). Eine genaue Analyse ihrer Daten ergibt jedoch, daß dieser Schluß auf Grund ihrer eigenen Ergebnisse keineswegs zwingend ist. BROEKEMA gibt zu, daß *Crangon* in der Kälte besser überlebt. Sie glaubt aber aus ihren Werten eine relative Verschiebung des Salzgehaltsbereiches, bei welchem *Crangon* am besten überlebt, herauslesen zu können. Diesen Bereich nennt sie den „optimalen Salzgehalt“. Auch fragt es sich, ob ein derartiger Begriff, der aus der ökologischen Forschung stammt und für die in der freien Natur lebenden Individuen angewandt wird, überhaupt in der experimentellen Physiologie benutzt werden kann.

Unterhalb von 15‰ S führte BROEKEMA keine Resistenzversuche durch. Einen Beweis für ihre Ansicht, „that extremely high salinities are slightly better endured when temperature is high than when it is low“ sieht sie in den Ergebnissen eines Versuches mit Meerwasser von 49 bis 53‰ S; in dieser hohen Konzentration sind bei BROEKEMA die in der Kälte (3–5°C) gehaltenen Versuchstiere schneller gestorben. Da bei unseren eigenen Versuchen mit Meerwasser der gleichen Konzentrationen aber die 5°-Tiere besser als die bei 15–20°C untersuchten Individuen überlebten (vgl. Abb. 5), möchte ich eher annehmen, daß die größere Sterblichkeit von BROEKEMAS 4°-Tieren durch zu schnelle Überführung, ungenügende Voradaptation oder durch vorübergehendes Absinken der Temperatur unter 4°C verursacht worden ist. In diesem Zusammenhang sei nun auf die eigenen Experimente bei Temperaturen unter 5°C hingewiesen. Die Resistenz von *Crangon* war bei diesen Versuchen in Meerwasser von 5, 15 und 30‰ S bei 1° und 2,5° geringer als bei 5°C. Ähnliche Beobachtungen machte übrigens GRESENS (1928), als er die osmotische Resistenz verschiedener Süßwasserevertebraten in Brackwasser untersuchte. Er fand, daß die Resistenz seiner Versuchstiere bei Temperaturen in Gefrierpunktnähe geringer als bei 5°C war. Auch SMITH (1958) konnte bei *Neanthes lighti* dieselbe Erscheinung beobachten.

Wie auch meine kryoskopischen Untersuchungen zeigen, ist *Crangon* begrenzt homoiosmotisch, d. h. die Blutkonzentration ist nicht völlig von der Konzentration des Außenmediums unabhängig. Das Blut meiner Versuchstiere war gegenüber einem Außenmedium von 27–28‰ S isotonisch. In niedrigeren Salzgehalten war das Blut hypertenisch, in höheren Konzentrationen hypotonisch. Einen ähnlichen Verlauf der Blutkonzentrationskurven gab schon PANIKKAR (1941) für nahe verwandte Arten an (*Leander serratus*, *Leander squilla* u. *Palaemonetes varians*). Für *Crangon* liegen bereits von BROEKEMA (1942) erstmalige Untersuchungen der Elektrolytkonzentration des Blutes vor. Sie bestimmte die Leitfähigkeit des Blutes von *Crangon* in einem Bereich von 15–45‰ S. In einem Versuchsmedium mit einem Salzgehalt von 21–23‰ hatte das Blut der von ihr untersuchten Tiere den gleichen Elektrolytgehalt wie das Außenmedium. BROEKEMAS Versuchstiere hatten also einen anderen Isotoniewert als die meinigen. Die Ursache dieses Unterschiedes könnte einerseits in der verschiedenen Bestimmungsmethode (Gefrierpunkt, Leitfähigkeit) und andererseits in einem verschiedenen physiologischen Verhalten der Versuchstiere vermutet werden.

Während die von uns untersuchten Individuen in einem Bereich von 3—41‰ S stets bei niedrigen Temperaturen besser als bei höheren Temperaturen in der Lage waren, die Konzentration des Innenmediums relativ konstant zu halten, hat BROEKEMA bei ihren Versuchstieren eine gegenteilige Temperaturwirkung gefunden. Meine Versuchstiere zeigten erst bei Temperaturen unterhalb von 5°C und in Gefrierpunktnähe eine Abnahme der osmoregulatorischen Leistung in Brackwasser. Zur Erklärung der Differenzen zwischen BROEKEMAS und unseren Ergebnissen könnte man nur annehmen, daß BROEKEMA in der Kälte vorwiegend bei Temperaturen unter 5°C (3—4°C) gearbeitet hat, so daß diese Versuche schon in den Temperaturbereich hineinfielen, in dem die Osmoregulation bereits geschädigt war. Dem widersprechen aber die Ergebnisse einiger anderer Einzelversuche BROEKEMAS, bei denen bei konstantem Salzgehalt im Medium, die Temperatur, z. B. von 15° auf 5°C, gesenkt worden ist. BROEKEMA fand hier die gleichen Beziehungen zwischen Temperatur und Salzgehalt, wie bei ihren Versuchsserien mit konstanter Temperatur. Wenn diese Beobachtungen zutreffen, bleibt nur die Erklärung, daß BROEKEMA die elektrische Leitfähigkeit gemessen hat, ich aber den Gefrierpunkt bestimmt habe und daß alle Unterschiede unserer Ergebnisse durch die verschiedene Methodik bedingt sind. Sicher ist aber, daß nur die von mir gemessenen Gefrierpunktwerte ein Maß für die gesamtosmotische Konzentration des Blutes von *Crangon* bilden. Die Lage beispielsweise des Isotoniepunktes von *Crangon* kann nur durch Messung der gesamten osmotisch wirksamen Stoffe ermittelt werden.

Das unterschiedliche Verhalten von BROEKEMAS und unseren Versuchstieren könnte vielleicht auch durch die Annahme der Existenz verschiedener physiologischer Rassen erklärt werden, die verschiedene „Temperaturoptima“ haben. In diesem Zusammenhang sei aber auf meine Experimente mit Nordseetieren aus Büsum hingewiesen. Wie Tab. 5 zeigt, wiesen die Nordseetiere im wesentlichen die gleiche osmoregulatorische Leistung auf wie die Ostseetiere.

In seiner Studie „A Plea for the study of temperature influence on osmotic regulation“ benützt VERWEY (1957) die von BROEKEMA angenommenen „optimalen Salzgehalte“ bei 4° und 21°C und die elektrischen Leitfähigkeitswerte, um als neuen Gesichtspunkt den osmotischen Druck in Atmosphären des Blutes bei *Crangon* zur Diskussion zu stellen. Er berechnet ihn nach einer von MIYAKE (1939) ermittelten Formel ($OD = 1,240 \cdot Cl + 0,00454 \cdot Cl \cdot t^0$). VERWEY findet dabei, immer auf Grund der Werte von BROEKEMA, daß das Blut von *Crangon* in Meerwasser von 33‰ S bei 4°C und 21°C den gleichen osmotischen Druck aufweist. Seine Folgerung (Seite 134) „one gets the impression that the animals, as a result of temperature change, does nothing else but change its osmotic concentration so that the osmotic pressure expressed in atmospheres remain the same“, steht aber im Gegensatz zu unseren auf Grund von kryoskopischen Messungen durchgeführten entsprechenden Berechnungen. Abb. 8 zeigt, daß in unseren Experimenten die Konzentrationsdifferenzen zwischen Blut und Außenmedium bei 5°C stets größer als bei 10°—20°C sind, einerlei ob sie in Gefrierpunktwerten oder osmotischen Drucken (atm) berechnet werden. Es erscheint mir also zweifelhaft, daß die Leitfähigkeit des Blutes von *Crangon* in jedem Fall als Maß für die osmotische Konzentration desselben und für die osmoregulatorische Leistung der Garnele benutzt werden kann. Es ist m. E. keineswegs bewiesen, daß die von VERWEY nach der Formel von MIYAKE berechneten Werte für die osmotische Konzentration des *Crangon*blutes in Atmosphären den wirklichen Verhältnissen entsprechen. Es ist wohl möglich, auf Grund von Leitfähigkeitsmessungen beim Meerwasser den Salzgehalt, den Chloridgehalt und auch die osmotische Konzentration in Atmosphären zu berechnen, da zwischen diesen Faktoren feste Beziehungen bestehen. Dieses gilt aber nicht für das Blut von *Crangon*. Hier bieten die durch Leitfähigkeitsmessungen gewonnenen Daten nur ein Maß für den Elektrolytgehalt

des Blutes. Die osmotische Konzentration des Crangonblutes wird aber nicht durch Elektrolyte allein bestimmt. Es ist nicht sicher, daß eine feste Beziehung zwischen dem Elektrolytgehalt und der in dem Blut vorhandenen Menge an gelösten organischen Stoffen, welche nicht durch Leitfähigkeitsmessungen erfaßt werden, besteht. Es ist durchaus denkbar, daß gerade bei *Crangon* nach Überführung in salzarmes Brackwasser relativ die Menge organisch gelöster Stoffe zunimmt, ähnlich wie DRILHON-COURTOIS (1934) eine Zunahme der im Blut vorhandenen Proteine bei *Carcinus* in Brackwasser gefunden hat. Dagegen bestehen keinerlei Bedenken, die osmotische Konzentration des Blutes von *Crangon* in Atmosphären auf Grund von Gefrierpunktsbestimmungen zu berechnen. Die Gefrierpunktserniedrigung gilt ebenso wie die Siedepunktserhöhung als ein Maß für die Gesamtmenge der im Blut vorhandenen gelösten anorganischen und organischen Stoffe.

Bei der Diskussion des optimalen Salzgehaltes im Außenmedium von *Crangon* stellt auch VERWEY die Frage, welche osmotische Blutkonzentration (vgl. Abb. 6 und Abb. 7) für die Garnele optimal sei? Er vertritt dabei die Auffassung: „In the case of full-grown *Crangon* it is certain that a part of the range is optimal in which the blood is hypotonic. Where the blood reaches isotonicity conditions become bad and they are very bad when the blood has reached hypertonicity.“ Für Ostseetiere treffen m. E. diese Ansichten nicht zu. Die eigenen Experimente zeigen vielmehr, daß für den *Crangon* der Ostsee ein größerer Salzgehaltsbereich relativ optimale Bedingungen bietet. Dieser Bereich erstreckt sich unter günstigen Temperaturbedingungen etwa von 15—31‰ Salzgehalt. Gerade hier ist aber die Blutkonzentration im Verhältnis zum Außenmedium überwiegend hypertonisch und verläuft mehr oder weniger waagrecht (vgl. Abb. 7). Auch bei anderen euryhalinen Crustaceen z. B. *Gammarus duebeni* und *Heteropanope tridentatus* verläuft die Konzentrationskurve des Blutes im Bereich der günstigsten Salzgehalte des Außenmediums fast waagrecht (vgl. KINNE 1952b und KINNE u. ROTTHAUWE 1952).

Schon KINNE (1952b) und SCHLIEPER (1958) wiesen darauf hin, daß für das Ertragen salzarmen Wassers das artspezifische Temperaturareal entscheidend sei, innerhalb dessen es den Tieren allein gelingt, ihre Blutkonzentration konstant zu halten. Für *Crangon* liegen 5° und 10°C sicher innerhalb des artspezifischen Areals. Fraglich ist aber, ob *Crangon* noch an Temperaturen in Gefrierpunktsnähe angepaßt ist. Hiergegen spricht auch die Angabe von SEGERSTRALE (1957, S. 775 und mündliche Mitteilung), daß *Crangon* im salzarmen Brackwasser der finnischen Küsten während der langen dortigen Winter nicht lebensfähig sei.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Die Resistenz erwachsener Exemplare von *Crangon crangon* L. ist gegenüber niedrigen Salzkonzentrationen im Außenmedium (1—5‰ S) bei 5° höher als bei 15° und 20°C.

Ebenso ist die Resistenz von *Crangon* gegenüber hohen Salzkonzentrationen im Außenmedium (30—90‰ S) bei 5° höher als bei 15° und 20°C.

2. Der durch die oberen und unteren letalen Salzgehaltsgrenzen bestimmte osmotische Resistenzbereich von *Crangon* erstreckt sich bei 5°C von 1—50‰ S, bei 15°C von 4—50‰ S und bei 20°C von 4—35‰ S.

3. Die Resistenz von *Crangon* (gemessen an dem Prozentsatz der Überlebenden innerhalb von 10 Tagen) ist in Meerwasser von 5, 15 und 30‰ S bei 1°C und 2,5°C geringer als bei 5°C.

4. *Crangon* ist begrenzt homoosmotisch, d. h. die Blutkonzentration ist nicht völlig von der Konzentration des Außenmediums unabhängig, sie ist in einem Meerwasser

von 27—28⁰/₀₀ S dem Außenmedium isotonisch. In Meerwasser von 3—26⁰/₀₀ S ist das Blut von *Crangon* gegenüber dem Außenmedium hypertonisch. Bei 30—40⁰/₀₀ S ist das Blut von *Crangon* hypotonisch zum umgebenden Meerwasser. Dieses Verhalten zeigen sowohl an 5°C als auch an 15°C adaptierte Tiere.

5. Die osmoregulatorische Leistung, gemessen an der Differenz zwischen der osmotischen Konzentration des Innenmediums und des Außenmediums, ist stets, einerlei ob man die Konzentrationen in Gefrierpunktwerten oder osmotischen Drucken in Atmosphären ausdrückt, bei den an 5°C angepaßten Tieren größer als bei den an 10⁰—20°C angepaßten Individuen.

6. Bei Temperaturen unter 5°C, zwischen 2,5⁰ und 0⁰, nimmt jedoch die Leistungsfähigkeit des osmoregulatorischen Apparates wieder ab. Sie kann bei längerer Versuchsdauer in Brackwasser von 1°C noch geringer als in solchem von 15°C sein. Aus diesem Grunde ist *Crangon* im salzarmen Brackwasser bei Temperaturen in der Nähe des Nullpunktes auf die Dauer nicht lebensfähig.

7. Das Geschlecht der Garnelen hat anscheinend keinen Einfluß auf die Osmoregulation. Die osmoregulatorische Leistung kleiner Individuen (2,1 cm) war geringer als die größerer Exemplare (4,9 cm).

8. Frischgehäutete und geschädigte Tiere wiesen stets eine kleinere Differenz zwischen Innen- und Außenmedium auf.

9. Das osmotische Verhalten von Nordseeindividuen entsprach nach gleicher Vorbehandlung dem der Ostseetiere, einerlei, ob es sich um Weibchen oder Männchen handelte.

The influence of the temperature on the osmotic resistance and the osmoregulation on the decapod shrimp *Crangon crangon*

Summary

1. The resistance of adult *Crangon* against low and high salinities in the external medium (1—5⁰/₀₀ S and 30—90⁰/₀₀ S) is higher at 5°C than at 15°C and 20°C.

2. *Crangon* lives in a 10 day-experiment at 5°C in a range from 1—50⁰/₀₀ S, at 15°C from 4—50⁰/₀₀ S and at 20°C from 4—35⁰/₀₀.

3. The osmotic resistance in seawater of 5, 15 and 30⁰/₀₀ at 1°C and 2,5°C is lower than at 5°C as indicated by the survival rate after 10 days.

4. The homoiosmotic character of *Crangon* is not perfect, since the concentration of blood is not entirely independent of the concentration of the external medium. It is isotonic to seawater of 27—28⁰/₀₀ S. Between 3 and 26⁰/₀₀ S the body fluid is hypertonic and between 30 and 40⁰/₀₀ g it is hypotonic. This holds for animals adapted to 5°C as well as to 15°C, whether the osmotic pressure of blood is expressed by degrees of freezing point depression or by atmospheres.

5. The efficiency of osmoregulation is always higher in individuals which are adapted to 5°C than in individuals which are adapted to 10—20°C.

6. The efficiency of osmoregulation decreases at temperatures below 5°C, e.g. between 2,5⁰ and 0°C. In an extended experiment of more than 10 days it was found that the efficiency of osmoregulation is lower at 1°C than at 15°C. Thus, it can be understood that in the northern Baltic Sea *Crangon* is not capable to live in brackish water of low salinity at temperatures near the freezing point.

7. No difference between males and females was found in the osmoregulation. The osmoregulatory performance of small individuals (2,1 cm) was lower than that of bigger ones (4,9 cm).

8. In newly moulted and in injured individuals the difference of the freezing points of internal and external mediums was always smaller than in normal individuals.

9. Adapted males and females from the North Sea showed the same efficiency as those from the Baltic Sea.

Die Arbeit wurde in den Jahren 1957—59 in der Zoologischen Abteilung des Institutes für Meereskunde angefertigt. Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. C. SCHLIEPER, danke ich herzlich für Anregung und Anleitung. Ferner danke ich dem Kapitän des Forschungskutters „Hermann Wattenberg“, Herrn H. OHL, und seiner Mannschaft für die Unterstützung bei der Beschaffung der Versuchstiere.

Literaturverzeichnis

- BALSS, H. (1926): Decapoda. — In: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. — BAUMBERGER, J. P., a. OLMSTEDT, I. M. D. (1928): Changes in the osmotic pressure and water content of crabs during the moult cycle. *Phys. Zool.* **1**, 531. — BRANDT, K. (1897): Die Fauna der Ostsee, insbesondere die der Kieler Bucht. *Vhd. Dt. Zool. Ges.*, 10—34. — BROEKEMA, M. M. M. (1942): Seasonal movements and the osmotic behaviour of the shrimp *Crangon crangon* L. *Arch. Néerland. de Zool.* **6**, 1—100. — BROEKHUYSEN, G. J. (1946): On development, growth and distribution of *Carcinides maenas* L. *Arch. Néerland. de Zool.* **2**, 257—399. — CAPELLETTI, C. (1939): L'impiego dell' anidride carbonica solida (ghiaccio secco) nella semimicro microscopia. *Nuovo giornale botanico italiana* **46**, pp 334—338. — CAUDRI, L. W. D. (1937): Einfluß der Temperatur und des Salzgehaltes auf die Sterblichkeit der Garnelen (*Crangon crangon* L.) *Arch. Néerland. de Zool.* **3**, 179—196. — DRILHON-COURTOIS (A.) (1934): De la régulation de la composition minérale de L'Hémolymphe des Crustacés. *Ann. de Phys. et de Physicochimie biol.*, **10**, 377. — DRUCKER, C. und SCHREINER, E. (1913): Mikrokryoskopische Versuche. *Biol. Zbl.* **33**, 99—103. — EHRENBAUM, E. (1890): Zur Naturgeschichte von *Crangon vulgaris* Fabr. *Dt. Fisch. Ver. Mitt. der Sekt. f. Küsten u. Hochseefisch.* — FLÜGEL, H. (1959): Zum Problem der Osmoregulation im tropischen Brackwasser. *Naturw.* **6**, 213. — GOMPEL, M., et LEGENDRE, R. (1928): Limits de temperature et de salure supportées par *convoluta roscoffensis*. *Compt. Rend. Soc. Biol. Paris* **98**, 572—573. — GRESENS, J. (1928): Versuche über die Widerstandsfähigkeit einiger Süßwassertiere gegenüber Salzlösungen. *Z. Morph. Ökol.* **12**, 707—800. — GUNTER, G.: (1956) Some relations of faunal distribution to salinity in estuarine waters. *Ecology*, vol. **37**, pp. 616—619. — GUNTER, G. (1957): Temperature, *Geol. Soc. America*, Vol. **1**, pp. 159—184. — HARGITAY, B. KUHN, W. und WIRZ, H. (1951): Eine mikrokryoskopische Methode für sehr kleine Lösungsmengen (0,1—1γ). *Experientia* (Basel) **7**, 276. — HAVINGA, B. (1930): Der Granat in den Holländischen Gewässern. *Journ. Cons. perm. intern. expl. mer.*, **5**, 57—97. — KESSELER, H. (1958): Eine mikrokryoskopische Methode zur Bestimmung des Turgors an Meeresalgen. *Kieler Meeresf.*, **14**, 23—41. — KINNE, OTTO (1952a): Ein neues Gerät zur Bestimmung der Gefrierpunkterniedrigung kleiner Flüssigkeitsmengen. *Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven* **1**, 47—51. — KINNE, OTTO (1952b): Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lillj., V.: Untersuchungen über Blutkonzentration, Herzfrequenz und Atmung. *Kieler Meeresforsch.*, **134**—150. — KINNE, OTTO (1956): Über Temperatur und Salzgehalt und ihre physiologische Bedeutung. *Biol. Zbl.* **5/6**, 314—327. — KINNE, O. und ROTHHAUWE, H.-W. (1952): Biologische Beobachtungen und Untersuchungen über die Blutkonzentration an *Heteropanope tridentatus* (Maitland). *Kieler Meeresf.* **8**, 212—217. — KOLLER, G. (1927): Über Chromatophorensystem, Farbensinn u. Farbwechsel bei *Crangon vulgaris*. *L. Zeitschr. f. vergl. Phys.* **5**, 191—246. — KROGH, A. (1939): Osmotic regulation in aquatic animals. *Cambridge Univ. Press.* — LLOYD, A. J. and YONGE, C. M. (1944): The biology of *Crangon vulgaris* in the Bristol Channel and Bevern estuary. *Journ. Mar. Biol. Assoc. Vol. XXVI*, 626—661. — LOEB, J. and WASTENEYS, H. (1912): On the adaptation of fish (*Fundulus*) to higher temperatures. *J. Exp. Zool.* **12**, 543—557. — MCLIESE, D. W. (1956): Effects of the temperature, salinity and oxygen on the survival of the american lobster. *J. Fish. Res. Board of Canada* **13**, 247—272. — MEREDITH, S. S. (1952): A study of *Crangon vulgaris* in the Liverpool Bay area. *Liverpool Biol. Soc. Vol. LVIII*, 75—109. — MIYAKE (Y) (1939): Chemical studies of the Western Pacific Ocean. III. Freezing point, Osmotic pressure, boiling point and vapour

pressure of sea water. Bull. Chem. Soc. Japan, 14, 58—62. — MOSEBACH, G. (1940): Ein Mikroverfahren zur kryoskopischen Untersuchung saftreicher Gewebe. Ber. dtsh. bot. Ges. 58, pp. 29—40. — OTTO, J. P. (1934): Über den osmotischen Druck der Blutflüssigkeit von *Heteropanope tridentata* (Maitland). Zool. Anz. 108, 130—135. — OTTO, J. P. (1937): Über den Einfluß der Temperatur auf den osmotischen Wert der Blutflüssigkeit bei der Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis*). Zool. Anz. 119, 98—105. — PANIKKAR, N. K. (1940): Influence of temperature on osmotic behaviour of some crustacea and its bearing on problems of animal distribution. Nature 146, 366—367. — PANIKKAR, N. K. (1941): Osmoregulation on some palaemonid prawns. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 25, 317—359. — PEARSE, A. S. and GUNTER, G. (1957): Salinity. Geol. Soc. Amerika, Vol. 1, pp. 129—158. — RAMSAY, J. A. (1949): A new method of freezing point determination for small quantities. J. Exp. Biol. 26, 57—64. — REMANE, A.: Ökologie des Brackwassers. — In: REMANE, A. und SCHLIEPER, C. (1958): Die Biologie des Brackwassers. Stuttgart. — RUDOLF, I. (1959): Der Einfluß der Temperatur auf die osmotische Resistenz der decapoden Crustaceen des Meeres unter besonderer Berücksichtigung von Crangon crangon L. Staatsexamensarbeit Phil. Fak. Universität Kiel. — SCHLIENZ, W. (1923): Verbreitung und Verbreitungsbedingungen der höheren Krebse im Mündungsgebiet der Elbe. Archiv f. Hydrobiol., Bd. XIV, 429—452. — SCHLIEPER, C. (1929): Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Z. vgl. Physiol. 9, 478—514. — SCHLIEPER, C. (1930): Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev. 5, 309—356. — SCHLIEPER, C. (1935): Neuere Ergebnisse und Probleme aus dem Gebiet der Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev. (Cambridge) 10, 334—360. — SCHLIEPER, C.: Physiologie des Brackwassers. In: REMANE, A. und SCHLIEPER, C. (1958): Die Biologie des Brackwassers. Stuttgart. — SCHLIEPER, C. (1959): The significance of temperature and salinity in sea water for the horizontal and vertical distribution of marine species. An attempt at physiological analysis of cells and organs. Int. Oceanograph. Congress. New York 1959. Reprints, p. 250—251. — SCHLIEPER, C. u. KOWALSKI, R. (1956): Über den Einfluß des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis*. L. Kieler Meeresforsch. 12, 37—45. — SEGERSTRÅLE, S. G. (1957): Baltic Sea, in: Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, Geol. Soc. America, Memoir 67: 1,751—800. — SMITH, A. U. (1958): The resistance of animals to cooling and freezing. Biol. Rev. Cambridge. Philos. Soc. 33, 197—253. — SVERDRUP, JOHNSON and FLEMING (1942): The Oceans, New York. — TIEWS, K. (1954): Die biologischen Grundlagen der Büsumer Garnelenfischerei-Berichte der Deutsch. Wiss. Komm. f. Meeresf. N. F., Bd. XIII, H. 3. — TIEWS, K. (1954): Einfluß der Gezeiten und der Wassertemperaturen auf die Garnelenfischerei. — Berichte der Deutsch. Wiss. Komm. f. Meeresf. N. F., Bd. XIII, H. 3. — VERWEY, J. (1957): A plea for the study of temperature influence on osmotic regulation. Ann. Biol. 33, 129—149.