

# 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.

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven, Laboratorium  
Strenzke

## Die Analyse limitierender Ionenwirkungen bei Meeres- und Süßwassertieren mit Hilfe ökologischer, physiologischer und züchterischer Methoden<sup>1)</sup>

Von DIETRICH NEUMANN<sup>2)</sup>

Dem Gedenken an Professor Dr. Karl Strenzke gewidmet.

**Zusammenfassung:** Bei der Analyse der ökologisch-physiologischen Differenzierung aquatischer Tiere ist zu fragen, ob die Verbreitung der Meeres- und Süßwassertiere neben dem Salzgehaltsfaktor auch durch die spezifische Wirkung bestimmter Ionen oder Ionenrelationen begrenzt wird. Limitierende Ionenwirkungen sind in solchen Medien zu erwarten, in denen eine Tierart nicht über die notwendigen ionenregulatorischen Mechanismen verfügt, um einen Mangel oder ein Überangebot eines Ions kompensieren und in seinen Zellen ein definiertes Ionengleichgewicht aufrechterhalten zu können. Da sich im Freiland zwei unterschiedlich besiedelte Standorte stets in mehreren physiographischen Bedingungen unterscheiden, ist die deskriptiv und vergleichend arbeitende ökologische Methode im allgemeinen überfordert, um ohne die Hilfe experimenteller Untersuchungen limitierende Ionenwirkungen bestimmen zu können. Die Befunde, die vorwiegend während des letzten Jahrzehnts mit physiologischen und züchterischen Methoden erarbeitet wurden, eröffnen nunmehr einen Einblick in die komplexe Struktur des Mineralhaushaltes der Tiere und ermöglichen — im Rahmen ökologisch-physiologischer Fragestellungen — Rückschlüsse auf die Freilandbedingungen. Neben den mit der Isotopenmethode durchgeführten Messungen über die aktive Ionenaufnahme bieten hierbei besonders Zuchtversuche den wesentlichen Vorteil, die Ionenwirkungen über den gesamten Individualzyklus prüfen und gleichzeitig die über die Nahrung erfolgende Ionenaufnahme mitberücksichtigen zu können. Die bisher durchgeführten Untersuchungen lassen erkennen, daß limitierende Ionenwirkungen besonders im Süßwasserbereich, daneben aber vermutlich auch im oligohalinen Brackwasserbereich sowie in binnenländischen Brackgewässern und in vereinzelt Fällen — wie die Analyse der Kupferwirkungen belegt — auch im Meerwasser die unterschiedliche ökologische Einnischung von Wassertieren mitbestimmen.

**Analysis of limiting ionic effects concerning marine and fresh-water animals by ecological, physiological and breeding methods (Summary):** With the analysis of the ecologic-physiological differentiation of aquatic animals the question arises, to what extent — in addition to effects of salinity — the distribution of species is limited by the specific effect of certain ions or ionic ratios. Limiting ionic effects are to be expected in such external mediums, in which a species doesn't possess the necessary mechanisms for ionic regulation, in order to compensate either deficiency or excessive supply of certain ions and to keep a defined salt balance in its cells. As in the field two differently settled locations are always to be distinguished by several physiographical conditions, the describing and comparing ecological method is generally overcharged, in defining the limiting ionic effects without the aid of experimental researches. Results, which have been found by physiological and breeding methods, are permitting a view at the complex structure of the salt balance of animals. Within ecologic-physiological questioning these results thus allow conclusions concerning the conditions in the field. Together with measurements about active absorption of ions breeding experiments have shown the significant advantage, in testing the ionic effects in the course of the whole individual development, as well as the uptake of ions in connection with food. Researches performed uptill now show that specific ionic effects limit the range of several fresh-water animals. Further more ionic effects may be stated in oligohaline brackish-waters as well as in inland saline waters and in few cases even in the sea as the effect of copper ions has proved.

<sup>1)</sup> Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

<sup>2)</sup> Neue Anschrift: Würzburg, Zoologisches Institut.

## I. Einleitung

Der Salzgehalt des Wassers, d. h. die Gesamtkonzentration der gelösten anorganischen Bestandteile, ist für die ökologische Differenzierung der aquatischen Organismen einer der limitierenden Außenfaktoren. Seine Wirkungen werden seit langem an Vertretern aus nahezu allen systematischen Gruppen eingehend analysiert. Bei der Analyse von Salzgehaltswirkungen ist jedoch zu beachten, daß 1. infolge der grundsätzlich unterschiedlichen relativen Ionenzusammensetzung von Meer- und Süßwasser beim Übergang vom marinen zum limnischen Bereich — und umgekehrt — neben den Änderungen des Salzgehaltes gleichzeitig Verschiebungen der Ionenrelation auftreten und daß 2. in Süßgewässern und damit auch im oligohalinen Brackwasserbereich deutliche Differenzen in der relativen Ionenzusammensetzung vorliegen. Es ist daher zu fragen, ob der Verbreitungsraum der Meeres- und Süßwassertiere auch durch die spezifische Wirkung bestimmter Ionen oder Ionenrelationen modifiziert oder sogar vorwiegend bestimmt werden kann. Auf diese ökologisch-physiologische Fragestellung soll dieses Referat ausgerichtet sein.

In einer Vielzahl von Laboratoriumsuntersuchungen sind bereits die Wirkungen anorganischer Ionen auf ausgewählte Entwicklungs- und Altersstadien des Gesamtorganismus sowie auf isolierte Organe und ihre Funktionen analysiert worden. Untersuchungen in Einsalzlösungen und überhöhten Konzentrationen von Spurenelementen erlauben jedoch nur eine beschränkte oder überhaupt keine Übertragung auf die Freilandbedingungen. Im Rahmen unseres Themas können in erster Linie nur die Untersuchungen einen Beitrag liefern, in denen das lebende Material ionalen Situationen gegenübergestellt wurde, wie sie auch unter natürlichen Bedingungen auftreten. Zu Beginn sei daher zunächst die Variabilität der Ionenzusammensetzung in natürlichen Medien skizziert. Anschließend werden anhand einer Auswahl der bisher vorliegenden Freiland- und Laboratoriumsuntersuchungen die angewendeten Methoden für die Analyse limitierender Ionenwirkungen referiert und ein Überblick über die bisherigen Ergebnisse sowie die sich abzeichnenden Ansatzpunkte für weitere Analysen gegeben.

## II. Die Variabilität der relativen Ionenzusammensetzung in natürlichen Gewässern

Das Meerwasser besitzt in den offenen Weltmeeren eine sehr konstante relative Zusammensetzung seiner ionalen Hauptbestandteile (Na, K, Mg, Ca, Cl, Br,  $\text{SO}_4$ ,  $\text{HCO}_3$ ). In den Süßgewässern bestehen hingegen in Abhängigkeit von der jeweiligen geologischen Beschaffenheit und geographischen Lage des Wassereinzugsgebietes mannigfache Differenzen in der relativen Ionenzusammensetzung. Zwar konnten zuerst CLARKE (1924) anhand der Ionenzusammensetzung von Flüssen und Seen aus aller Welt und späterhin RODHE (1949) für schwedische Gewässer nachweisen, daß sehr viele Süßgewässer trotz Unterschieden in der Gesamtkonzentration relativ einheitliche Ionenverhältnisse besitzen. Die von ihnen errechnete „Standardzusammensetzung“ des Süßwassers, die sich vorwiegend durch ihren hohen relativen Calciumbicarbonatgehalt vom Meerwasser unterscheidet, gilt in erster Linie für kalk- und elektrolytreiche Gewässer. Sie tritt innerhalb zahlreicher Flußsysteme besonders in den Niederungsgebieten auf, in denen sich die geologisch und geographisch bedingten Unterschiede zwischen den einzelnen primären Wassereinzugsgebieten verwischen. Für die zahlreichen Abweichungen von der Standardzusammensetzung des Süßwassers kann an dieser Stelle nur eine beschränkte Anzahl von Beispielen aufgeführt werden. Eine durch den atmosphärischen Transport von Meeressalzen bedingte positive NaCl-Anomalie von meeresnahen elektrolytarmen Gewässern ist an der irischen, englischen und schwedischen Küste

nachgewiesen worden (GORHAM 1957, 1958; MALMER 1960). Andersartige Anomalien finden sich in den elektrolytarmen Gewässern der Moore und der Urgesteinsgebiete. Abweichungen von der Standardzusammensetzung liegen jedoch nicht nur in zahlreichen elektrolytarmen Gewässern vor (Tab. 1). So besitzen in Norddeutschland einige elektrolytreiche Seen, wie der Plöner See, eine positive NaCl-Anomalie, die — abgesehen von Abwassereinflüssen — in erster Linie durch Randwasser der tiefgelegenen Salzlagerstätten bedingt wird. Eine gleichartige, aber noch stärkere Verschiebung der Ionenrelation findet sich im Grundwasser der Geest von Friesland (Feldhausen-Wasser). Dagegen zeigen viele Seen der Ostalpen — wie z. B. der Lunzer Untersee — eine extrem negative Chloridanomalie (die alpinen Seen im Salzkammergut und Traunsee besitzen auf Grund anstehender salzführender Schichten höhere Chloridwerte und eine dem Standardsüßwasser angeglichenere Zusammensetzung; RUTTNER 1938).

Tabelle 1

Die relative Zusammensetzung der ionalen Hauptbestandteile (in val%) im Meerwasser und Standardsüßwasser sowie in einigen Süßgewässern

	Meerwasser	Standard-süßwasser	Gr. Plöner See (Holstein)	Feldhausen (Friesland)	Lunzer Untersee (Ostalpen)
Gesamtkonzentration (Durchschnitt) in S ‰	35‰	0,1—0,3‰	0,3‰	0,1‰	0,1‰
Ca <sup>++</sup> . . . . .	3,4	63,5	61,1	31,0	78,4
Mg <sup>++</sup> . . . . .	17,6	17,4	10,9	22,5	16,5
Na <sup>+</sup> u. K <sup>+</sup> . . . . .	79,0	19,1	28,0	45,5	5,1
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> . . . . .	0,4	73,9	65,4	20,0	97,2
Cl <sup>-</sup> . . . . .	90,3	10,1	26,3	63,0	0
SO <sub>4</sub> <sup>--</sup> . . . . .	9,3	16,0	8,3	17,0	2,8
Autor . . . . .		CLARKE 1924	OHLE 1959	STRENZKE & NEUMANN 1960	BREHM & RUTTNER 1926

Derartige Differenzen der Ionenrelation sowie hinzutretende Unterschiede in der Gesamtkonzentration, wie sie in Abhängigkeit von den geologischen, geographischen und metereologischen Bedingungen vorliegen, bedingen die weite Variabilität der Ionenzusammensetzung in Süßgewässern. Die für das Gebiet von Niedersachsen durchgeführte kartographische Bearbeitung der Ionenverteilungen (MÖLLER 1949) gibt hierfür ein anschauliches Beispiel. Die in den einzelnen Grundgewässern bestehenden Konzentrationsunterschiede reichen z. B. beim Calcium von < 10 mg bis 300 mg CaO/l, beim Chlorid von < 10 bis 1000 mg/l.

In dem Übergangsgebiet zwischen Meer- und Süßwasser, im Brackwasserbereich, beobachten wir aufgrund der unterschiedlichen Ionenrelation von Süß- und Meerwasser gleichfalls Differenzen in den Ionenrelationen, die sich infolge der geringen Gesamtkonzentration des Süßwassers vorwiegend bei niedrigen Salinitätsgraden auswirken. Die Relationsänderung betrifft in erster Linie das Ca/Mg-Verhältnis; bezogen auf die Äquivalentgewichte beträgt das Verhältnis im Meerwasser 1 : 5 und im Standardsüßwasser 3,5 : 1; bei der Mischung von Meerwasser und Standardsüßwasser ist es bei etwa 1‰ S (in bezug auf die Atomgewichte bei 2‰ S) ausgeglichen. Bei höheren

Salinitätsgraden dominiert im Brackwasser bereits die konstante Ionenrelation des Meerwassers. Da in Süßgewässern Gesamtkonzentration und Ionenrelation differieren, resultiert im oligo- und mesohalinen Brackwasser eine von der geographischen Lage abhängige unterschiedliche Ionenrelation bei gleichem Salinitätsgrad. So nehmen in den norwegischen Fjorden mit elektrolytarmen Zuflüssen, die Alkalinität und der Calciumgehalt nahezu linear mit der Verdünnung ab. Ähnliche Verhältnisse sind nach den hydrographischen Angaben von HOLMBERG (1935) über die elektrolytarmen Süßwasserzuflüsse Finnlands an der finnischen Ostseeküste zu erwarten. In der südlichen Ostsee mit ihren elektrolyt- und kalkreichen Zuflüssen erreicht dagegen die Alkalinität und der Calciumgehalt anomal hohe Werte (WITTIG 1940, vgl. SCHLIEPER 1958).

Eine Sonderstellung nehmen die binnenländischen Brackgewässer mit abnormen Ionenrelationen ein. So besitzen beispielsweise der Aral- und Balkashsee in Südrußland (vgl. SCHLIEPER 1958) sowie die Werra in Mitteldeutschland (SCHMITZ 1956) gegenüber dem Meerwasser einen erheblich erhöhten Kaliumgehalt.

Die anhand der ionalen Hauptbestandteile aufgeführten Unterschiede des freien Mediums lassen sich noch in vier weiteren Punkten erweitern: 1. bei Berücksichtigung der ionalen Nebenbestandteile und Spurenelemente; 2. bei Hinzuziehen der Wasserstoffionenkonzentration; 3. bei Beachtung der an kolloidalen Humusstoffen ablaufenden Ionenadsorptionen sowie 4. bei Einbeziehung der ionenaustauschenden und mineralreichen, von zahlreichen Tieren besiedelten Sedimente.

Zu den Nebenbestandteilen und Spurenelementen sind die Schwermetallionen, wie Fe, Mn, Cu, zu zählen. Die Variabilität des Fe-Gehaltes veranschaulicht die kartographische Darstellung für Niedersachsen; der Fe-Gehalt reicht hier von  $< 0,1$  mg bis 30 mg/l (MÖLLER 1949). Die Cu-Konzentration schwankt im Meerwasser zwischen 0,001—0,01 mg/kg und in Süßgewässern können Werte über 0,2 mg im Liter auftreten (HARRY, CUMBIE & MARTINEZ de JESUS 1957). Außerdem sind an dieser Stelle der Phosphor-, Stickstoff- und Silikatgehalt zu erwähnen, welche in den einzelnen Wasserkörpern beträchtlichen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen sein können. Niedrige pH-Werte finden sich im allgemeinen zusammen mit Elektrolytarmut und einem hohen Gehalt an gelösten Humusstoffen. Die an kolloidalen Humusstoffen und Sedimenten ablaufenden Ionenaustauschprozesse und Ionenbindungen können zu erheblichen Relationsverschiebungen der frei gelösten Bestandteile führen. Wie OHLE (1955, 1959) an holsteinischen Seen belegen konnte, greifen derartige abiogene Prozesse aktiv in den Elektrolyt-Haushalt eines Gewässers ein; sie dürfen bei der Analyse des Mineralhaushaltes der Tiere und bei der Frage nach den limitierenden Ionenwirkungen nicht unberücksichtigt bleiben.

### III. Methoden zur Analyse von limitierenden Ionenwirkungen

Der Überblick über die Variabilität der Ionenzusammensetzung führt auf die eigentliche Frage: Können die im Freiland bestehenden Differenzen in der relativen Ionenzusammensetzung des Mediums — unabhängig von gleichzeitig gegebenen Differenzen der Gesamtkonzentration — einen limitierenden Einfluß auf die Existenzgrenzen der Tiere ausüben? Auf Grund der allgemein erwiesenen physiologischen Tatsache, daß in jeder funktionstüchtigen Zelle ein definiertes Gleichgewicht zwischen den einzelnen anorganischen Bestandteilen gewahrt ist, können wir auf diese Frage allgemein antworten: Limitierende Ionenwirkungen sind für einen Organismus in einem solchen ionalen Milieu zu erwarten, in dem er nicht über die notwendigen ionenregulatorischen Mechanismen verfügt, um das Überangebot oder den Mangel eines Ions zu kompensieren und in seinen Zellen ein für die Aufrechterhaltung aller lebensnotwendigen Stoffwechselprozesse erforderliches Ionengleichgewicht einzuhalten. Es gilt daher zu prüfen, welche Methoden im einzelnen vorliegen, um die ionenregulatorischen Potenzen und den Mineralhaushalt der einzelnen Tierarten kennen zu lernen. Da unsere Fragestellung auf eine Deutung der Freilandverteilung der Meeres- und Süßwassertiere ausgerichtet ist, wollen wir mit den im Freiland anwendbaren ökologischen Methoden beginnen.

## 1. Die ökologische Methode

Die ökologische Methode kann sich in ihrer ersten Phase, in der die physiologischen Potenzen einer Tierart noch unbekannt und experimentell nicht analysiert sind, allein auf Freilandbeschreibungen stützen. Derartige Beschreibungen sollen neben der faunistischen — möglichst qualitativ und quantitativ erfaßten — Zusammensetzung eines Gewässers alle wesentlichen physiographischen, biologischen und geographischen Standortangaben enthalten. Man durfte zunächst erwarten, daß sich aus dem Vergleich zahlreicher Standortsbeschreibungen Korrelationen zwischen der Artenzusammensetzung oder dem Auftreten einer Art und bestimmten Standortfaktoren ergeben und damit auch klare Hinweise auf mögliche limitierende Ionenwirkungen einstellen können. Wie kürzlich MACAN (1961) in einem übersichtlichen und kritischen Referat über die limitierenden Einnischungsfaktoren bei Süßwassertieren klarlegte, sind in dieser Weise zahlreiche, aber — was die chemischen Faktoren anbelangt — meistens fruchtlose Bemühungen unternommen worden. Damit wird jedoch noch nicht in Frage gestellt, ob die Freilandverteilung der Süßwassertiere überhaupt in Beziehungen zur relativen Ionenzusammensetzung des Mediums steht. Bei den Mollusken z. B. bestehen im Süßwasser Beziehungen zum Kalkgehalt und es können wenigstens zwei Gruppen unterschieden werden; die eine Gruppe bevorzugt hartes Wasser und ist in Gewässern mit weniger als 20 mgCa/l anzutreffen; die zweite Gruppe besiedelt bevorzugt kalkarme Gewässer (BOYKOTT 1936). Aber die in verschiedenen geographischen Gebieten gewonnenen Ergebnisse sowie die daran geknüpften Deutungen und Auffassungen der einzelnen Autoren weichen vielfach voneinander ab (vgl. MACAN 1961). Das liegt nicht zuletzt mit daran, daß in vielen Fällen neben den aufgefundenen Korrelationen zum Ca-Gehalt ein Einfluß anderer ionaler Komponenten nicht beachtet wurde oder — infolge mangelnder hydrographischer Unterlagen — nicht berücksichtigt werden konnte. Auch die Beziehungen zur Wasserstoffionenkonzentration des Wassers konnten aufgrund der Freilandverteilung nicht geklärt werden, da niedrige Wasserstoffionenkonzentrationen häufig mit Calcium- und Chloridarmut oder allgemeiner Salzarmut sowie mit einem hohen Gehalt an Humusstoffen kombiniert sind (vgl. STRENZKE 1956, MACAN 1961). So ergaben sich auch bei Berücksichtigung sämtlicher Ionenbestandteile bisher keine klaren Befunde. EDMONDSON (1944) untersuchte die Freilandverteilung von sessilen Rotatorien, MACKERETH, LUND & MACAN (1957) prüften die Verbreitung von Süßwasseralgen, Corixiden (Hemiptera) und Süßwasserschnecken im Lake District von England, ohne limitierende Ionenwirkungen eindeutig bestimmen zu können. Da sich zwei unterschiedlich besiedelte Standorte wohl stets in mehreren ökologisch wirksamen physiographischen Bedingungen unterscheiden, die darüber hinaus noch mehr oder weniger zufälligen sowie jahreszeitlich gebundenen Schwankungen unterworfen sein können, ist die deskriptiv und vergleichend arbeitende ökologische Methode einfach überfordert, wenn man allein mit ihrer Hilfe exakte Aussagen über limitierende Ionenwirkungen sucht. Das Fehlen eindeutiger positiver Nachweise darf daher noch nicht zu der Folgerung führen, daß limitierende Ionenwirkungen im Freiland keine Bedeutung haben. Nur mit Hilfe des Experimentes wird eine befriedigende kausale Klärung erreicht werden können. Damit kann und darf die Notwendigkeit sowie der Wert der ökologischen Methode nicht bestritten werden. Sie ist die unersetzliche Vorbedingung für das Laboratoriumsexperiment, in dem sie den ersten notwendigen Einblick in die mannigfaltigen Umweltbeziehungen der Arten vermittelt, möglicherweise physiographische und historisch bedingte Unterschiede bereits voneinander trennt und Fragestellungen sowie Ansatzpunkte für die experimentelle Analyse liefert.

Darüberhinaus wird der ökologischen Methode in einer zweiten Phase, in der die physiologischen Potenzen einer Tierart bekannt und die korrespondierenden limi-

tierenden Außenfaktoren gefaßt sind, die wesentliche Aufgabe zu kommen, anhand der Freilandverteilung nun die Existenzspanne gegenüber dem betreffenden Faktor zu überprüfen und beim Vorliegen größerer Diskrepanzen zwischen Freiland- und Laboratoriumsbefunden auf weitere bisher unberücksichtigte Faktoren aufmerksam zu machen.

## 2. Die experimentellen Methoden

Mit dem für eine Analyse ökologisch-physiologischer Fragestellungen unumgehbaren Laboratoriumsexperiment wenden wir uns den physiologischen Methoden zu. Mit ihrer Hilfe können die Wirkungen nur eines Außenfaktors durch quantitative Abstufung bei sonst konstant gehaltenen Bedingungen bestimmt und — soweit die Reproduzierbarkeit der Versuche gewährleistet ist — klarere Ergebnisse erzielt werden. Es ist zweckmäßig und üblich zwischen den auf relativ kurzfristige Laboratoriumsexperimente gestützten „physiologischen Methoden“ im engeren Sinne und den — eine Sonderstellung einnehmenden — „züchterischen Methoden“ zu unterscheiden. Eine wesentliche Vorbedingung für sämtliche Laboratoriumsversuche ist eine genetische Einheitlichkeit des Lebendmaterials. Da die auf morphologischen Merkmalen beruhende taxonomische Signifikanz vielfach beschränkt ist und eine physiologische Differenzierung an den verschiedenen Standorten einer Art niemals vorher ausgeschlossen werden kann, muß die genaue Herkunft der Versuchstiere berücksichtigt werden.

### a) Die physiologischen Methoden

Resistenzversuche. Bei der Analyse der osmotischen Resistenz aquatischer Tiere wird die Überlebensdauer der Tiere in Medien unterschiedlicher Gesamtkonzentration geprüft und der tolerierte Salzgehaltsbereich festgestellt. Gleichartige Versuche können auch in Medien mit verschiedener relativer Ionenzusammensetzung durchgeführt werden. Mit dieser Methode konnten bei mehreren Tieren spezifische Ionenwirkungen erfaßt werden.

Der in Ästuaren lebende euryhaline Turbellar *Gunda ulvae* toleriert eine vorübergehende völlige Aussüßung des Mediums nur bei hohem Calcium-Gehalt des Süßwassers. Im calciumarmen Süßwasser sowie im calciumarmen Brackwasser von niedriger Salinität erfolgen eine starke Wasseraufnahme und ein unbeschränkter Salzverlust (PANTIN 1931, WEIL & PANTIN 1931). Auch bei marinen Fischen führt ein Calciummangel zu einer Einengung der Salzgehaltstoleranz (BREDER 1933). — Bei Überführung des Süßwasseramphipoden *Nikerogammarus haemobaphus* in Aralwasser von 12‰ S überlebten mehr als 50% der eingesetzten Tiere, während bei Überführung in Balkashseewasser von 9,5‰ S nach 6 Tagen sämtliche Tiere abgestorben waren — wahrscheinlich infolge der höheren Kaliumkonzentration des Balkashwassers (BIERSTEIN & BELLAEV 1946). Die vermutete limitierende Wirkung der hohen Kalium-Konzentration binnenländischer Brackgewässer bestätigen auch die Versuche mit der Mysidee *Mesomysis kowalevskyi*, die im Balkashseewasser nur einen Salinitätsbereich von 0 bis 1,5‰ S gegenüber einem Bereich von 0—10‰ S im Aralwasser toleriert (KARPEVICH 1958). — Mit Hilfe von Resistenzversuchen konnten auch die einzigen, bisher vorliegenden Nachweise für die limitierende Wirkung der Wasserstoff- bzw. Hydroxylionen-Konzentrationen erbracht werden. Der Ciliat *Spirostomum ambiguum* ist allein im pH-Bereich von 6,0—7,6 lebensfähig (SAUNDERS 1924). Die untere pH-Grenze für den Lachs, die See- und die Bachforelle liegt im Alter von 7 bis 30 Tagen bei pH 6,0—6,2, die obere Grenze liegt etwa bei pH 9 (BISHAI 1960).

Kupfer-Konzentrationen von 1 mg pro Liter Süßwasser töten die Schnecke *Australorbis glabratus* innerhalb weniger Stunden. Da in einigen Süßgewässern von Puerto Rico Konzentrationen von 0,2 bis 3 mg pro Liter auftreten, konnte das Fehlen der Schnecke in diesen Gewässern auf den hohen Kupfergehalt zurückgeführt werden (HARRY, CUMBIE & MARTINEZ DE JESUS 1957). Über die toxische Wirkung der Kupferionen im Meerwasser sind bei Seeigellarven sehr genaue Angaben gewonnen worden. Bei 15  $\gamma$  Cu im Liter Meerwasser ist die Larvalentwicklung von *Paracentrotus lividus* bereits deutlich verzögert, bei 25  $\gamma$  Cu wird sie geschädigt (BOUGIS 1959). Da diese Konzentrationen innerhalb des natürlichen Variabilitätsbereiches des Meerwassers liegen, konnte BOUGIS hierdurch die Befunde von WILSON & ARMSTRONG (1958) deuten. Diese Autoren stellten eine Störung der Seeigelentwicklung (*Echinus esculentus*) in bodennahem Wasser aus bestimmten Meeresgebieten fest, in dem nach BOUGIS Kupferkonzentrationen bis 25  $\gamma$ /l auftreten. Da WILSON & ARMSTRONG in

den von ihnen geprüften Meerwasserproben mit „schädigender“ (hoher Cu-Gehalt) bzw. „nicht schädigender“ (geringer Cu-Gehalt) Wirkung gleichzeitig unterschiedliche Planktonpopulationen fanden, die durch die Leitformen *Sagitta setosa* bzw. *Sagitta elegans* charakterisiert waren, ist mit dem Kupferion vermutlich ein wichtiger limitierender chemischer Faktor im Rahmen der marinen Planktonökologie festgestellt worden.

In anderen Fällen konnte nur die schädigende Wirkung natürlicher Medien konstatiert werden, ohne daß der betreffende chemische Faktor bisher gefaßt werden konnte. So zeigte HARNISCH (1929) die abtötende Wirkung des Moorwassers bei Mollusken, Turbellarien, Cladoceren und anderen moorfremden Süßwassertieren.

Die Anwendbarkeit der Resistenzversuche ist jedoch beschränkt. In zahlreichen Fällen reichten die zu prüfenden Unterschiede der Ionenzusammensetzung nicht aus, um eine letale Wirkung innerhalb weniger Stunden oder Tage zu erzielen. Die aus derartigen negativ verlaufenden Versuchen häufig abgeleitete Schlußfolgerung einer fehlenden ökologisch-physiologischen Bedeutung der unterschiedlichen Ionenzusammensetzung dürfte jedoch einer Überprüfung mit anderen physiologischen Methoden nicht unbedingt standhalten. Dies sei an zwei Beispielen belegt. Die bereits erwähnte Schnecke *Australorbis glabratus*, die in Süßgewässern von Puerto Rico niemals unter  $0,15\text{‰}$  S vorkommt, übersteht einen absoluten Ionenmangel im destillierten Wasser immerhin 14 Tage, obwohl gerade die Mollusken durch ihre große Oberfläche einem steten Ionenverlust besonders ausgesetzt sind (HARRY u. a. 1957). In Zuchtversuchen mit der Schnecke *Theodoxus fluviatilis* zeigte sich, daß im Brackwasser ein zu hoher relativer Gehalt sowohl an Mg-Ionen als auch an K-Ionen das Wachstum reversibel hemmt, obwohl an den Tieren über mehrere Wochen keinerlei sichtbare Vitalitätsminderung zu beobachten war (NEUMANN 1959). So muß bei kurzfristigen Resistenzversuchen an herausgegriffenen Altersstadien häufig ungeklärt bleiben, in welchem Umfang spezifische Ionenwirkungen überhaupt vorhanden sind. Außerdem erschweren unterschiedliche Vorbehandlung und mögliche Adaptationen die Auswertung. Momentane Schockwirkungen können potentiell mögliche Kompensationsprozesse oder Adaptationen verhindern. So konnten z. B. Paramecien an normalerweise letale Konzentrationen einer  $\text{CaCl}_2$ -Lösung durch Vorbehandlung mit subletalen Konzentrationen adaptiert werden (BRUTKOWSKA 1959). Bei der komplexen Struktur des Mineralhaushaltes, den wir noch bei keinem Wassertier vollständig überschauen, dürfen an einfache Resistenzversuche keine allzu hohen Erwartungen geknüpft werden.

Analyse einzelner Stoffwechselleistungen bei poikilosmotischen Tieren. Bei der Untersuchung einzelner Stoffwechselleistungen können feinere Beziehungen zwischen der Ionenzusammensetzung des Mediums und dem Organismus festgestellt werden. Einen geeigneten Ansatzpunkt bieten im Brackwasserbereich die Gewebe poikilosmotischer Tiere, bei denen Veränderungen im Aussenmedium infolge mangelnder osmo- und ionenregulatorischer Potenzen unmittelbar auf das Innenmedium übergreifen.

Als geeignetes Modellbeispiel für zellphysiologische Untersuchungen erwies sich das isolierte Kiemengewebe der Miesmuschel *Mytilus edulis*. Hier konnten SCHLIEPER u. KOWALSKI (1956) zahlreiche spezifische Ionenwirkungen beobachten, indem sie in verdünntem Meerwasser die Konzentration einzelner Hauptbestandteile variierten. So wird die Hitzetoleranz bei  $35^\circ\text{C}$ , die sich als Maß für die Stabilität der plasmatischen Strukturen des Kiemengewebes bewährte, durch einen Zusatz von 100% Ca oder 100% Mg zu 50%igem Meerwasser erhöht und zwar auf den gleichen Wert wie er in 100%-Meerwasser beobachtet wurde. Ein Zusatz von 100% Kalium zu 50%-Meerwasser bewirkte hingegen eine Herabsetzung der Hitzetoleranz. In anderer Weise wird die Transportleistung der frontalen Kiemencilien, die sich als Maß für die mechanische Aktivität des Kiemengewebes bewährte, beeinflusst. Ein K-Zusatz bewirkte hier eine Aktivitätserhöhung, Ca- und Mg-Zusatz eine Erniedrigung.

Ein Einfluß der relativen Ionenzusammensetzung zeigte sich bei der Schnecke *Theodoxus fluviatilis*, die Salzgehalte bis  $24\text{‰}$  S toleriert (NEUMANN 1960). Bei Tieren aus einer binnenländischen Brackwasserpopulation wird die Farbmustervariabilität im Salzgehaltsbereich um  $4\text{‰}$  S, in dem sich die



Schnecke bereits poikilosmotisch verhält, durch Verschiebungen im Ca/Mg-Verhältnis des Mediums modifiziert (NEUMANN 1959). Diese Änderungen in der Ionenzusammensetzung des Mediums lösen einen spezifischen Wechsel der im Mantelrandgewebe der Schnecke determinierten Mustergliederungen und damit einen Farbmusterumschlag auf dem Schalenzuwachs aus. Obwohl diese Farbmusteruntersuchungen nur an wachsenden Tieren durchführbar sind, können wir diese Befunde unter die kurzfristigen Laboratoriumsversuche einreihen, da der reversible Einfluß der Ionenzusammensetzung bereits innerhalb weniger Tage auf dem Schalenzuwachs sichtbar wurde.

Bei dem Polychäten *Nereis diversicolor*, der sich im Brackwasserbereich oberhalb von 15‰ S weitgehend poikilosmotisch verhält (SMITH 1955), wurden im Meerwasser die Regenerationsleistungen der Caudalregion in Abhängigkeit vom Calciumgehalt des Mediums geprüft (STÉPHAN-DUBOIS 1958). Das Regenerationsvermögen wird bei verminderten Calciumkonzentrationen, die 50% und weniger des Normalwertes betragen, gehemmt. In calciumfreiem Meerwasser sind Regeneration, Bewegung sowie Nahrungsaufnahme unterbunden und die Tiere überleben durchschnittlich nur 5 Tage.

Derartige zellphysiologische und entwicklungsphysiologische Analysen ermöglichten bei poikilosmotischen Tieren den Nachweis spezifischer Ionenwirkungen, wie sie auch im Freiland in Brackwassern mit unterschiedlicher Ionenrelation (s. S. 41) zu erwarten sind. Es bleibt zu hoffen, daß sich eines Tages Methoden erarbeiten lassen, um hierbei auch für den Gesamtorganismus quantitative Aussagen über die limitierenden Ionenkonzentrationen gewinnen zu können.

Analyse des Mineralhaushaltes bei homoiosmotischen Tieren. Die homoiosmotischen Tiere verfügen über osmo- und ionenregulatorische Mechanismen, mit deren Hilfe sie in hypotonischen und — soweit sie auch die Fähigkeit zur Hypotonieregulation besitzen — in hypertonischen Medien einen mehr oder weniger gut ausgewogenen Mineralhaushalt aufrechterhalten können. Limitierende Ionenwirkungen sind hier sowohl im unteren als auch im oberen Grenzbereich ihrer Existenzspanne dann zu erwarten, wenn der Mangel oder das Überangebot eines bestimmten Ions nicht mehr durch die Regulationsprozesse behoben werden kann. Die Gesamtbilanz des Mineralhaushaltes der homoiosmotischen Tiere ist von zahlreichen physiologischen Eigenschaften abhängig. Neben den Permeabilitätseigenschaften und den Regulationsprozessen, die den Wasserhaushalt bestimmen, wird das ionale Gleichgewicht des Innenmediums in hypotonischen Medien bedingt: 1. durch eine aktive Ionenaufnahme direkt aus dem Medium über besonders differenzierte Bezirke der Körperhaut, 2. durch eine Ionenaufnahme aus der Nahrung über den Darm, 3. durch eine Rückresorption von Ionen in den Exkretionsorganen oder in dem Enddarm, 4. durch Diffusions- und Exkretionsverluste. Bei einer Hypotonieregulation treten noch weitere physiologische Eigenschaften hinzu. Außerdem ist zu beachten, daß in der Bilanz des Mineralhaushaltes die einzelnen anorganischen Komponenten getrennt zu betrachten sind. Die hiermit angedeutete komplexe Struktur des Mineralhaushaltes macht es verständlich, daß wir bis heute noch von keiner Tierart ein vollständiges Bild besitzen. Und sie macht gleichzeitig deutlich, wie schwierig es im einzelnen ist, limitierende Ionenwirkungen auch mit experimentellen Methoden exakt zu fassen.

In der letzten Zeit wird von physiologischer Seite der aktiven Ionenabsorption und den ihr zugrundeliegenden Mechanismen besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Da hierbei auch deren Abhängigkeit von der Ionenkonzentration des Mediums eingehende Beachtung findet, sind diese Untersuchungen im Rahmen unseres Themas von großer Wichtigkeit.

Es sind zwei Methoden angewendet worden. Die ältere ist von KROGH (1939) und seiner Schule entwickelt worden und beruht auf der Möglichkeit, bei aquatischen Tieren durch anhaltendes Spülen in destilliertem Wasser den Chloridgehalt des Blutes ohne Schädigungen vorübergehend herabsetzen zu können. Nach Überführung der chloridarmen Tiere in chloridhaltige Medien unterschiedlicher Konzentration kann dann die aktive Chloridaufnahme durch Messung des ansteigenden Blutchloridspiegels bzw. der abnehmenden Chloridkonzentration des Außenmedium bestimmt werden. Wie

bereits von anderen Autoren nachgewiesen oder vermutet wurde, bestätigten diese Versuche, daß viele aquatische Tiere, wie Mollusken, Krebse und Fische, in der Lage sind, Chlorid an bestimmten Bezirken der Körperhaut aktiv aufzunehmen. Weiterhin konnten bei diesen Arten erstmals untere Grenzkonzentrationen des Mediums bestimmt werden (Tab. 2), unterhalb derer die ausreichende aktive Absorption des Chlorides nicht mehr möglich ist und die Tiere auf die Dauer einem letalen Chloridverlust ausgeliefert sind, soweit nicht eine zusätzliche Chloridaufnahme über die Nahrung gewährleistet wird.

Tabelle 2

Untere Grenzkonzentrationen (in mMol/l) für die Aufrechterhaltung eines ausbalancierten Natrium-, Kalium- und Chloridhaushaltes bei Wassertieren

Spezies	Na mMol/l	K mMol/l	Cl mMol/l	Autor	
Mollusca			} 0,1	KROGH	1939
<i>Limnaea stag.</i>					
<i>Paludina vivip.</i>					
<i>Dreissensia polym.</i> <i>Unio pictorum</i>					
Crustacea					
<i>Gammarus duebeni</i>	0,2			SHAW & SUTCLIFFE	1961
<i>Asellus aquaticus</i>	0,09			LOCKWOOD	1960
<i>Gammarus pulex</i>	0,06			SHAW & SUTCLIFFE	1961
<i>Potamon niloticus</i>	0,05	0,07		SHAW	1959
<i>Astacus fluviatilis</i>	0,05			KROGH	1939
<i>Astacus pallipes</i>	0,04		0,03	SHAW	1960
<i>Potamon johnstoni</i> (?)	0,01—0,02			SHAW	1959
Pisces					
<i>Gasterosteus acul.</i>			0,2—0,4	KROGH	1939
<i>Perca flu.</i>			} 0,1—0,2	WIKGREN	1953
<i>Leuciscus rutilus</i>				KROGH	1939
<i>Petromyzon flu.</i>			0,05	WIKGREN	1953

Die zweite, modernere und genauere Methode zur Bestimmung der aktiven Ionenaufnahme bedient sich der Isotopentechnik. Mit ihrer Hilfe ist in der letzten Zeit vorwiegend mit markiertem Natrium ein klares Bild über den Natriumhaushalt zahlreicher Crustaceen gewonnen worden. Es sind hier vor allem die sorgfältigen und umfangreichen Untersuchungen von SHAW (1961) zu erwähnen. Sie belegen, daß die beiden Hauptfaktoren für die Anpassung der Crustaceen an das Süßwasser erstens eine Reduktion der Körperhautpermeabilität sowie zweitens die Erwerbung der aktiven Ionenaufnahme mit zunehmender Ionenaffinität der Transportmechanismen sind. Bei den einzelnen Arten wurden verschiedene untere Grenzkonzentrationen, bis zu denen der artspezifische Na-Gehalt noch aufrecht erhalten werden kann, festgestellt (Tab. 2). Bei diesen Grenzkonzentrationen ist die Rate der aktiven Ionenaufnahme allerdings recht gering. Sie nimmt jedoch mit steigender Außenkonzentration bis zum Erreichen eines oberen Grenzwertes zu. Vergleicht man bei den untersuchten Arten die Außenkonzentrationen, bei denen der Aufnahmemechanismus zu 50% gesättigt ist, so treten die artspezifischen Leistungsunterschiede noch deutlicher hervor (Tab. 3).

Mit diesen Befunden gewinnen wir gleichzeitig sehr genaue Ansatzpunkte für die Frage nach dem Bestehen limitierender Ionenwirkungen im Süßwasserbereich. Da im Süßwasser gerade der relative Anteil an Alkali- und Chloridionen recht unterschiedlich sein kann (S. 39/40), müßten sich auf diese Weise limitierende Ionenwirkungen im

Tabelle 3

Die Natriumkonzentrationen des Mediums, bei denen der Transportmechanismus verschiedener Crustaceen für die aktive Natriumaufnahme zu 50% gesättigt ist (n. SHAW 1961)

Spezies	Na-Konzentration mMol/l	Autor
<i>Carcinus maenas</i> . . . . .	ca. 20	SHAW 1961
<i>Eriocheir sinensis</i> . . . . .	ca. 1,0	SHAW 1961
<i>Gammarus duebeni</i> . . . . .	1,5	SHAW & SUTCLIFFE 1961
<i>Astacus pallipes</i> . . . . .	0,2—0,3	SHAW 1959, 1960
<i>Gammarus pulex</i> . . . . .	0,15	SHAW & SUTCLIFFE 1961

Freiland aufdecken lassen. Noch ist allerdings eine ökologische Verallgemeinerung der ermittelten Grenzkonzentrationen verfrüht, da in diesen Untersuchungen die über die Nahrung erfolgende Ionenaufnahme nicht berücksichtigt werden konnte. Außerdem fehlen noch ergänzende Freilanduntersuchungen in ausreichendem Maße.

Ein überzeugendes Beispiel für die ökologische Bedeutung der ermittelten Grenzkonzentrationen erwähnt aber bereits SHAW (1959). So fehlt die ostafrikanische Süßwasserkrabbe *Potamon niloticus* in dem Flußgebiet unterhalb der Sezibwa-Fälle, in welchem das Wasser 0,11 mMol Na und nur 0,02 mMol K enthielt. Die Kaliumkonzentration ist für die Aufrechterhaltung des Kaliumgleichgewichts von *Potamon niloticus* (vgl. Tab. 2) zu gering. In diesem Flußgebiet lebt dagegen eine andere Süßwasserkrabbe (vermutlich *Potamon johnstoni*), bei der die untere Grenzkonzentration für das Natriumgleichgewicht — und damit vermutlich auch für das Kaliumgleichgewicht — wesentlich niedriger bei 0,01 bis 0,02 mMol liegt.

Eine Überprüfung der von KROGH und seinen Mitarbeitern für die Chloridaufnahme angegebenen unteren Grenzkonzentrationen bei Fischen in chloridarmen finnischen Gewässern durch WIKGREN (1953) ließen keine Übereinstimmung zwischen Laboratoriumsbefunden und Freilandverteilung erkennen. Auch KROGH vertrat für Fische und für den Flußkrebs die Auffassung, daß bei diesen in elektrolytarmen Gewässern der Ionenbedarf möglicherweise über die Nahrung gedeckt werden kann. Die Befunde müssen jedoch noch an weiterem Material überprüft und dürfen sicher nicht für andere Süßwassertiere verallgemeinert werden.

Zu dem geäußerten Einwand, ob eine unzureichende aktive Ionenaufnahme aus dem Medium über die Nahrung kompensiert werden kann, geben die mit der züchterischen Methode durchgeführten Untersuchungen eingehendere Anhaltspunkte.

#### b) Die züchterische Methode

Der Zuchtversuch soll sich nach Möglichkeit über den gesamten Individualzyklus einer Tierart, einschließlich der Fortpflanzung, erstrecken. Mit seiner Hilfe kann die Potenz einer Tierart gegenüber einem einzelnen Außenfaktor unter Einschluß sämtlicher Stoffwechsel- und Wachstumsprozesse geprüft werden. Diese Methode kann naturgemäß nur in beschränktem Umfang angewendet werden. Sie verlangt Tierarten von geeigneter Größe und Entwicklungsdauer sowie eine fundierte Kenntnis der Biologie dieser Arten und sie erfordert vor allem eine hinreichende Standardisierung möglichst aller Außenfaktoren. Bei der Analyse von Ionenwirkungen ist besonders auf eine definierte und unveränderliche Ionenzusammensetzung des Mediums sowie auf den Mineralgehalt der Nahrung zu achten. Da für den Mineralhaushalt der Tiere durch die Nahrung und ihre Remineralisation schwer kontrollierbare Bedingungen gegeben sind, bietet ein Experimentieren mit den autotrophen Algen und höheren Pflanzen wesentliche Vorteile. Werden jedoch genau analysierte oder synthetische Medien verwendet, das Medium häufig gewechselt und die verfütterte Nahrungsmenge und -art berücksichtigt, so kann auch in Tierversuchen eine ausreichend gute Einstellung kontrollierter

Zuchtbedingungen erreicht werden. Ich möchte 4 Beispiele anführen, bei denen mit der züchterischen Methode limitierende Ionenwirkungen untersucht wurden. Drei Beispiele beziehen sich auf Untersuchungen an limnischen homoiosmotischen *Chironomus*-Larven, das vierte Beispiel bezieht sich auf Versuche an der Süß- und Brackwasserschnecke *Theodoxus fluviatilis*.

1. Chloridhaushalt der Larve von *Chironomus thummi*. Bei Aufzucht der Larven von *Chironomus thummi thummi* in einem natürlichen und synthetischen Alpenseewasser, welches durch einen extremen Chloridmangel gekennzeichnet war (s. S. 40), konnten STRENZKE u. NEUMANN (1960) zeigen, daß die Analpapillen dieser Art stark vergrößert werden, und zwar in einer Größenordnung, wie sie auch bei der alpinen Art *Chironomus alpestris* sowie bei den in chloridarmen Moorgewässern beheimateten *Chironomus*-Arten festgestellt wurde. Da die Analpapillen der *Chironomus*- und Culicidenlarven nach den Untersuchungen von KOCH (1938) der aktiven Chloridaufnahme aus hypotonischen Medien dienen, darf angenommen werden, daß die unter dem Einfluß des Chloridmangels stark hypertrophierten Analpapillen die Chloridaufnahme in chloridarmen Medien erleichtern und biologisch sinnvoll sind. Im Zusammenhang mit der Hypertrophie der Analpapillen wurde im Zuchtversuch zusätzlich eine Wachstums- und Vitalitätsminderung der *thummi*-Larven beobachtet. Bei akutem Chloridmangel starben die Larven mit maximal hypertrophierten Analpapillen im Verlauf des letzten (IV.) Larvenstadiums. Dieser Befund ist von besonderem ökologischen Interesse und zeigt, daß diese Art die entwicklungshemmenden Wirkungen des weitgehend chloridfreien Mediums trotz der hypertrophierten Analpapillen und trotz der Verfütterung von Brennesselblättern mit 0,04% Chlorid im Trockengewicht (NEUMANN, l. c.) nicht zu kompensieren vermag. Durch Vergleich mit faunistischen Angaben von THIENEMANN (1950) aus dem Alpengebiet konnte belegt werden, daß das Fehlen dieser Art in den alpinen Almtümpeln der Umgebung von Lunz/Österreich allein durch den Mangel eines ionalen Bestandteiles, und zwar des Chlorides, erklärt werden kann. *Chironomus alpestris* kann unter diesen Bedingungen noch gut existieren und ist in der Lage, geringste Chloridspuren, die ohne Zweifel in den Almtümpeln der Lunzer Umgebung vorhanden sind (auch wenn die Analysenwerte vielfach mit 0 angegeben werden), noch auszunutzen. Analog zu den Crustaceen-Befunden (S. 46) darf angenommen werden, daß sich bei den *Chironomus*-Arten anhand der unteren Grenzkonzentration, bis zu der der artspezifische Chloridhaushalt noch aufrecht erhalten werden kann, zahlreiche Fragen der unterschiedlichen Freilandverteilung der Arten und ihrer unterschiedlichen ökologischen Einnischung erklärt werden können. In einem gewissen Grenzbereich verfügen die *Chironomus*-Arten durch die Hypertrophie der Analpapillen über Kompensationsmöglichkeiten.

Die Befunde gelten nicht nur für die chloridarmen alpinen Standorte, sondern ebenso für andere chloridarme Standorte, wie z. B. viele Moorgewässer. Es konnte somit belegt werden, daß die vielfach vertretene Meinung, der Chloridkonzentration komme im Süßwasser keine Bedeutung als limitierender ökologischer Faktor zu, nicht richtig ist.

Gleichartige Ergebnisse ergaben sich in Zuchtversuchen mit *Chironomus thummi* sowohl bei Natrium- als auch bei Kaliummangel (STRENZKE u. NEUMANN 1960, NEUMANN l. c.). Die aktive Ionenaufnahme beider Ionenarten über die Analpapillen bewies erstmals RAMSAY (1953). Da auch die Konzentration dieser beiden Ionen im Süßwasserbereich sehr unterschiedlich sein kann und *Chironomus thummi* den Mangel dieser Ionen im Medium nicht über die Nahrung kompensieren kann, dürfen Beziehungen zwischen den unterschiedlichen Natrium- und Kaliumkonzentrationen in Süßgewässern und der Freilandverteilung der *Chironomus*-Arten wie bei den Crustaceen erwartet werden.

2. Calciumhaushalt der Larven von *Chironomus thummi*. Die Frage nach dem Einfluß des Mineralgehaltes der Nahrung muß für jede Ionenart getrennt geprüft werden. Dieses ließ sich bereits in Versuchen mit *Chironomus thummi* belegen, in denen die Larven in calciumfreien Medien aufgezogen wurden (STRENZKE u. NEUMANN 1960). Hier verlief das Analpapillenwachstum und die Entwicklung der Larven völlig normal. Auch die osmoregulatorischen Potenzen der Larven waren durch den Calciummangel des Mediums wie durch mikrokryoskopische Blutbestimmungen festgestellt wurde — in keiner Weise beschränkt. Die Calciumaufnahme erfolgte ausschließlich über den Darm aus dem Futter. Der Calciumgehalt des Brennesselfutters muß mit 4% im Trockengewicht für die Larven völlig ausreichend sein. Es mag hinzukommen, daß das Calcium im Organismus fester als die leicht in destilliertem Wasser herauszuspürenden Alkali- und Chloridionen gebunden wird. Der Calciumgehalt des Mediums hat also keinen unmittelbaren Einfluß auf die Entwicklung der *Chironomus*-Larven. Dieses zweite Beispiel zeigt für das Calciumion, welchen entscheidenden Einfluß der Mineralgehalt der Nahrung auf den Mineralhaushalt eines Süßwassertieres ausüben kann.

3. Eisenhaushalt der Larven von *Chironomus thummi*. Der Einfluß, der dem Mineralgehalt der Nahrung zuzusprechen ist, ließ sich auch bei der Analyse des Eisenhaushaltes der *Chironomus*-Larven feststellen (NEUMANN 1961). Werden die Larven von *Chironomus thummi thummi* mit Brennesselpulver gefüttert, so sind die Larven wie im Freiland kräftig rot gefärbt. Bei Fütterung mit Erlenblatt-

pulver blieb das Larvenblut dagegen blaßrosa oder im Extrem sogar farblos (Tab. 4). Durch Zugabe von löslichen und unlöslichen Eisensalzen konnte eine normale Hämoglobin-Synthese jederzeit

Tabelle 4

Die Hämoglobinkonzentration der Larven von *Chironomus th. thummi* in Abhängigkeit vom Eisengehalt des Futters nach Aufzucht unter optimalen O<sub>2</sub>-Bedingungen (NEUMANN 1961)

Art	Futterangebot	
	Fe-Gehalt der Trockensubstanz	Hb-Konzentration in gHb/100 ml Blut
Brennessel . . . . .	0,17 %	2,2
Erle . . . . .	0,014%	0,5

wieder eingeleitet werden. Die Analyse der Aschenstoffe beider Futterarten ergab, daß das Erlenblattpulver gegenüber dem Brennseelpulver sehr eisenarm ist (Tab. 4). Die Zuchtversuche bei erhöhtem Eisenangebot und die Futteranalysen zeigen daher, daß der Einfluß des Erlenblattfutters auf die Hb-Synthese durch seine Eisenarmut zu erklären ist. Zucht- und Resistenzversuche mit den Hb-armen Larven bestätigten den Befund anderer Autoren, daß das *Chironomus*-Hämoglobin allein bei niedrigen O<sub>2</sub>-Partialdrücken respiratorisch wirksam ist. Da die *Chironomus*-Larven im Freiland jedoch stets an die Sedimentschicht der Gewässer gebunden sind, in der stets Sauerstoffarmut auftritt, ist ein optimaler Eisenstoffwechsel und eine uneingeschränkte Hb-Synthese ein unerläßlicher ökologischer Faktor für die ökologische Einnischung der *Chironomus*-Larven. Wie die Fütterungsversuche mit Erlenblättern belegen, ist der niedrige Eisengehalt in den Blättern zahlreicher Laubbäume, die im Freiland vielfach die Hauptnahrung der Larven darstellen, für die normale Hb-Synthese nicht ausreichend. Es darf daher erwartet werden, daß das Eisen zum limitierenden Faktor für die Verbreitung der *Chironomus*-Larven werden kann, wenn keine anderweitigen Eisenquellen zur Verfügung stehen. Bisher ist diese Möglichkeit für die limnologisch wichtige Gattung *Chironomus* im Freiland nicht eingehender überprüft und analysiert worden. Da aber in Süßgewässern ein akuter Eisenmangel herrschen kann, darf die Bedeutung des Eisens als Minimumfaktor nicht unterschätzt werden. Allerdings darf bei einer Untersuchung des zur Verfügung stehenden Eisenangebotes nicht allein der im Medium vorliegende Eisengehalt berücksichtigt werden. Im neutralen und alkalischen Bereich kann es z. B. im Sediment zur Anreicherung von unlöslichem Eisensulfid kommen, welches dort den Larven zur Verfügung steht. Der gesamte Eisenhaushalt eines Gewässers ist daher bei der Analyse zu berücksichtigen. Es darf aber festgehalten werden, daß innerhalb der Verwandtschaftsgruppe der aquatischen Chironomiden die ökologisch-physiologische Differenzierung der *Chironomus*-Larven zu einer euroxybionten Lebensweise, die an die Reduktion des Tracheensystems und den Besitz von Hämoglobin gekoppelt ist, nur in dem Freilandbereich möglich war, in dem die Larven ein ausreichendes Eisenangebot vorfanden. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die an *Chironomus thummi* gewonnenen Ergebnisse, auch auf andere hämoglobinhaltige Süßwasserwirbellose, wie *Daphnia* und *Planorbis*, übertragen werden können.

Dieses dritte Beispiel zeigt, daß mit dem Eisen ein weiterer anorganischer Bestandteil erfaßt ist, der die Freilandverteilung einiger aquatischer Organismen regulieren kann. Die Versuche machen darauf aufmerksam, daß neben der Mediumzusammensetzung auch der unterschiedliche Mineralgehalt der Futterpflanzen und der Sedimente mitberücksichtigt werden muß.

4. Wachstum der Schnecke *Theodoxus* im oligohalinen Brackwasser. Bei Zuchtversuchen mit der Süß- und Brackwasserschnecke *Theodoxus fluviatilis* (NEUMANN 1959, 1960) konnten sich die Tiere aus der Werra, einer binnenländischen Brackwasserpopulation, in einem standardisierten Brackwasser bis zu Salzgehalten von 10‰ S uneingeschränkt entwickeln und fortpflanzen. Das standardisierte Brackwasser war durch Mischung von natürlichem Meerwasser und synthetischem Standardsüßwasser von 0,2‰ S bereitete worden. Im Werrawasser, welches sich in seiner relativen Ionenzusammensetzung von der des standardisierten Brackwassers durch einen höheren Kaliumanteil unterschied, trat dagegen auch bei Salzgehalten unter 10‰ S bereits eine Wachstumshemmung auf. Diese verringerte Salzgehaltspotenz konnte auf den relativ hohen Kaliumanteil des Werrawassers zurückgeführt werden. In anderen Versuchen mit einer überhöhten relativen Mg-Konzentration wurde die Schalenbildung der Tiere gestört. Trotz der gestörten Wachstumsleistungen war die Vitalität der Tiere in beiden Versuchen nicht eingeschränkt.

Dieses vierte Beispiel zeigt, daß sich mit der züchterischen Methode nicht nur Mangelerscheinungen bestimmter Ionen im Süßwasser prüfen lassen; mit ihrer Hilfe können bei poikilosmotischen Tieren im Brackwasser limitierende Ionenwirkungen analysiert werden, die sich mit anderen Methoden bisher nicht fassen ließen.

So bietet die züchterische Methode gerade für die Behandlung ökologisch-physiologischer Fragestellungen entscheidende Vorteile. Aber auch ihr sind Grenzen gesetzt, da sie ohne Hilfe anderer Methoden — wenigstens im Rahmen der Untersuchungen an homoiosmotischen Tieren — keine ausreichenden Angaben über die genaue Lage der wirksamen Grenzkonzentrationen liefern kann.

#### IV. Schlußbetrachtung

Abschließend sei ein zusammenfassender Überblick über die erarbeiteten Befunde und sichtbar gewordenen Ansatzpunkte gegeben. Unter den nachgewiesenen limitierenden Ionenwirkungen können drei Möglichkeiten unterschieden werden.

1. Die Konzentration eines Ions sinkt unter das artspezifisch lebensnotwendige Minimum. Diese Möglichkeit ist ohne Zweifel in Süßgewässern verwirklicht und gilt für direkt aus dem Medium absorbierte Ionen, wie Natrium-, Kaliumionen und das Chlorid. Dieses belegen die mit *Chironomus*-Larven durchgeführten Zuchtversuche und mit großer Wahrscheinlichkeit die bei Mollusken und Crustaceen ausgeführten Messungen der aktiven Ionenaufnahme. Da hiernach die einzelnen Süßwasserarten über unterschiedliche ionenregulatorische Potenzen verfügen und dementsprechend die unteren Grenzkonzentrationen, bis zu denen sie den artspezifisch definierten Mineralgehalt ihres Innenmediums aufrechterhalten können, verschieden sind, darf erwartet werden, daß sich manche Fragen der unterschiedlichen Freilandverteilung der Süßwassertiere in Abhängigkeit von der weiten Variabilität der relativen Ionenzusammensetzung der Gewässer klären lassen. In zukünftigen Untersuchungen wird hierbei zusätzlich der mit der Nahrung über den Darm erfolgenden Ionenaufnahme besondere Aufmerksamkeit gezollt werden müssen. Da die vegetabilische Nahrung wesentlich größere Unterschiede im Mineralgehalt als die animalische aufweist und vielfach — vorwiegend an elektrolytarmen Standorten — einen recht geringen Mineralgehalt besitzt, wäre zu beachten, ob möglicherweise die carnivoren Tierarten bei einem bestimmten Ionenmangel im Wasser im Gegensatz zu den herbivoren Tierarten den fehlenden Bedarf über ihre mineralreichere Nahrung — wenigstens in gewissen Grenzen — decken können und in geringerem Umfang von der Ionenzusammensetzung des Wassers abhängig sind.

Schwieriger gestaltet sich bisher im Süßwasserbereich der eindeutige Nachweis limitierender unterer Grenzkonzentrationen bei den Erdalkalitionen Calcium und Magnesium. Wie die Zuchtversuche mit *Chironomus*-Larven zeigen, kann ihr Mangel im Medium über die Nahrung ausgeglichen werden. Dieser Befund darf sicher nicht verallgemeinert und auf die Freilandverhältnisse nicht ohne Einschränkungen übertragen werden. Es darf erwartet werden, daß der anhand der Freilanduntersuchungen bei mehreren Tiergruppen vermutete Einfluß des Calciumgehaltes im Süßwasser eines Tages durch eingehendere Untersuchungen ihres Mineralhaushaltes und durch Zuchtversuche gefaßt werden kann. Auch bei den marinen Brackwassertieren sind im oligohalinen Brackwasserbereich limitierende Ionenwirkungen zu erwarten. So kann anhand der bei *Mytilus edulis* und *Nereis diversicolor* durchgeführten experimentellen Untersuchungen vermutet werden, daß im oligohalinen Brackwasserbereich dem unterschiedlichen Calciumgehalt (S. 41) eine ökologische Bedeutung zugemessen werden muß. Die Befunde, die bei der Analyse des Eisenhaushaltes der *Chironomus*-Larven gewonnen wurden, deuten jedoch an, mit welchen komplexen Beziehungen zwischen der Ionen-

zusammensetzung des Mediums und dem Mineralhaushalt der Tiere in einzelnen Fällen gerechnet werden muß.

Es ist seit langem erwiesen, daß eine Reihe von anorganischen Nebenbestandteilen sowohl im Meer- als auch im Süßwasser Minimumstoffe sind. Es sind dieses in erster Linie die Stickstoff- und Phosphorverbindungen sowie das Silikat. Ihr Einfluß erstreckt sich primär auf die Produktivität der autotrophen Organismen. Da diese Bestandteile im pflanzlichen Organismus weitgehend fest eingebaut werden, wird bei ihrem vorübergehenden Mangel im Außenmedium vorwiegend nur der Aufbaustoffwechsel gehemmt. Für die heterotrophen Organismen haben diese Minimumstoffe keine direkte ökologische Bedeutung; sie können vermutlich nur indirekt über die pflanzliche Nahrung wirksam werden und beeinflussen gleichfalls in erster Linie die Individuendichte nicht aber das Verteilungsbild der Arten.

2. Die Konzentration eines Ions übersteigt das artspezifisch tolerierbare Maximum. Mit derartigen Ionenwirkungen ist sowohl im Meer- als auch im Süßwasser bei toxisch wirkenden Konzentrationen von Nebenbestandteilen und Spurenelementen zu rechnen. Die bei Seeigeln und bei Mollusken erfaßten schädigenden Kupferkonzentrationen liegen im Bereich der im Freiland auftretenden Konzentrationen. Hierher sind auch die in industriellen Abwässern auftretenden letalen Ionenwirkungen zu stellen. Weiterhin müssen hier die Wirkungen der Wasserstoff- und Hydroxylionenkonzentrationen erwähnt werden. Bei poikilosmotischen, aus dem limnischen Bereich stammenden Tieren können im Brackwasserbereich limitierende obere Grenzkonzentrationen erwartet werden. So wirkt sich bei der Schnecke *Theodoxus fluviatilis* ein gegenüber den Standardverhältnissen erhöhter Kalium- und Magnesiumgehalt hemmend auf das Wachstum aus. Untersuchungen an den homoiosmotischen *Chironomus*-Larven ergaben dagegen, daß die obere Grenze ihrer Salzgehaltspotenz im Brackwasserbereich durch Verschiebungen der relativen Ionenzusammensetzung, die im Bereich der natürlichen Variabilität des Brackwassers liegen, nicht modifiziert wird.

Anomal hohe Kalium-Konzentrationen in binnenländischen Brackgewässern limitieren vermutlich die Verbreitung von *Gammarus haemobaphus* und *Mesomysis kowalevskyi*. Da der Einfluß erhöhter Kaliumkonzentrationen möglicherweise auch durch antagonistisch wirkende Ionen kompensiert werden kann, sind diese Ionenwirkungen vielleicht bereits der dritten Möglichkeit zuzuordnen.

3. Die Relation zwischen zwei oder mehreren Ionen wirkt limitierend. Außer den erwähnten in binnenländischen Brackgewässern auftretenden Kaliumwirkungen (S. 43, 49) wird diese dritte Möglichkeit im oligo- und mesohalinen Brackwasserbereich vorwiegend für die poikilosmotischen Tiere von besonderer Wichtigkeit sein (S. 44), die in diesem Salzgehaltsbereich über keine ausreichenden osmo- und ionenregulatorischen Potenzen zwischen Außenmedium und Innenmedium verfügen und deren Gewebe und Zellen einer unterschiedlichen relativen Ionenzusammensetzung unmittelbar ausgesetzt werden.

Die noch vereinzelt dastehenden, bisher durchgeführten Untersuchungen lassen erkennen, daß limitierende Ionenwirkungen besonders im Süßwasserbereich, daneben aber auch im unteren Brackwasserbereich sowie in binnenländischen Brackgewässern und in vereinzelt Fällen — wie die Analyse der Kupfer-Wirkungen belegen — auch im Meerwasser die ökologische Einnischung der Tiere mitbestimmen. Ihr Nachweis kann im allgemeinen nicht allein durch vergleichende Freilanduntersuchungen oder kurzfristige Resistenzversuche erbracht werden. Die Analyse der limitierenden Ionenwirkungen erfordert einen möglichst quantitativen Einblick in den tierischen Mineral-

haushalt, dessen komplexe Struktur uns sowohl bei Meerestieren als auch bei Süßwassertieren noch in weiten Teilen unbekannt ist. Hierbei wird es nicht ausreichen, allein die Ionenregulatorischen Potenzen festzustellen. Es ist gleichzeitig nach den physiologischen Mechanismen zu fragen, um von einer letzten Endes zellphysiologischen Basis aus übersehen zu können, welche weiteren abiotischen Faktoren — wie z. B. Temperatur und O<sub>2</sub>-Gehalt — die Ionenregulatorischen Potenzen der Wassertiere hemmend oder fördernd modifizieren können. Bei einer in dieser Weise ausgerichteten experimentellen Analyse ökologisch-physiologischer Differenzierungen kommt einer günstigen Wahl von ergiebigen und methodisch aufschlüsselbaren Modellbeispielen besondere Bedeutung zu. Weiterhin ist zu beachten, daß auch die chemische Umgebung der Wassertiere eine komplexe Struktur aufweist, die selten mit einer einmaligen Wasseranalyse erfaßt werden kann. Die im Jahresablauf auftretenden Schwankungen, die unterschiedlichen Bedingungen in den einzelnen Regionen eines Gewässers und der indirekte Einfluß über die Futterorganismen müssen berücksichtigt werden. So erfordert eine ökologisch und physiologisch befriedigende Kausalanalyse limitierender Ionenwirkungen ein enges Zusammenwirken vielseitiger physiologischer, hydrographischer und ökologischer Untersuchungen.

#### Diskussion

H. W. JANNASCH (Göttingen): Zu den verschiedenen Abhängigkeiten der Salinitäts-optima möchte ich noch eine eigene — mir selbst nicht erklärbare — Beobachtung hinzufügen. Mit Hilfe von Wachstumsmessungen an Mikroorganismen in temperaturkonstanten Fließkulturen haben wir festgestellt, daß die Salztoleranz mit zunehmender Fließgeschwindigkeit des Mediums zunimmt. In anderen Worten, Salzangel wurde durch die Erhöhung der Bewegung des flüssigen Mediums aufgehoben. Gibt es eine Erklärung für diese Erscheinung oder sind Ihnen Parallelfälle bekannt?

NEUMANN (Wilhelmshaven): Ein Einfluß der Fließgeschwindigkeit des Mediums auf die untere Grenzkonzentration der Salztoleranz ist bei Tieren experimentell noch nicht geprüft worden. Es gibt aber ökologische Freilandbeobachtungen, die dieses Problem anschneiden. So bevorzugen einige euryhaline limnische Tiere und Pflanzen, die mit marinen Arten nahe verwandt sind, in Süßgewässern Standorte mit strömendem oder bewegtem Wasser. Diese Erscheinung wird sicherlich auf verschiedene Ursachen zurückzuführen sein, und es wäre zunächst in jedem Einzelfall experimentell zu prüfen, ob an diesen Standorten der wirksame limitierende Außenfaktor tatsächlich die Fließgeschwindigkeit oder aber eine andere Bedingung wie die Temperatur, der O<sub>2</sub>-Gehalt oder der Untergrund ist. Ein näher untersuchtes Beispiel ist die euryhaline Süßwasserschnecke *Theodoxus fluviatilis*. Der limitierende Faktor ist bei ihr aus ernährungsbiologischen Gründen der „steinige Untergrund“, welcher nur bei hinreichender Wasserbewegung stabil ausgebildet ist. Möglicherweise werden sich aber auch bei Tieren Beispiele auffinden lassen, bei denen die Fließgeschwindigkeit des Mediums die Salztoleranz beeinflusst. Diese Abhängigkeit könnte physiologisch darin begründet sein, daß im Bereich der unteren Grenzkonzentration das Ausmaß der aktiven Ionenaufnahme nicht durch die Ionenkonzentration des Mediums sondern durch die pro Zeiteinheit auf die absorbierende Grenzfläche treffende Ionenzahl definiert wäre und daher mit steigender Fließgeschwindigkeit innerhalb bestimmter Grenzen zunimmt. Auf diese Weise ließe sich erklären, daß diese Tierart ihren ausbalancierten Ionenhaushalt im fließenden Wasser bei geringeren Mediumkonzentrationen als in stehenden Gewässern aufrecht erhalten kann. Mit Hilfe der Isotopenmethode müßte sich diese Frage prüfen lassen.



## Literaturverzeichnis

- BIRSTEIN, J. A. & G. M. BELIAEV, 1946: The action of the water of Balkash lake on the Volga-Caspian invertebrates. Zool. J. 25, 225—236. (Russisch, engl. Zus.fass.). — BISHAI, H. M., 1960: The effect of hydrogen ion concentration on the survival and distribution of larval and young fish. Z. wiss. Zool. 164, 107—118. — BOUGIS, P., 1959: Sur l'effet biologique du cuivre en eau de mer. C. R. Acad. Sci. (Paris) 249, 326—328. — BOYKOTT, A. E., 1936: The habitats of fresh-water Mollusca in Britain. J. Anim. Ecol. 5, 116—186. — BREDER, C. M., 1933: The significance of calcium to marine fishes invading fresh-water. Anat. Rec. 57 (Suppl.): 57. — BREHM, V. & F. RUTTNER, 1926: Die Biozönosen der Lunzer Gewässer. Intern. Rev. Hydrobiol. 16, 281—391. — BRUTKOWSKA, M., 1959: Prolonged action of calcium chloride on *Paramecium caudatum*. Acta biol. exp. (Warszawa) 19, 137—149. — CLARKE, F. W., 1924: The data of geochemistry. Washington. — EDMONDSON, W. T., 1944: Ecological studies of sessile Rotatoria. I. Factors affecting distribution. Ecol. Monogr. 14, 31—66. — GORHAM, E., 1957: The chemical composition of some Irish freshwaters. Proc. Roy. Irish Acad., Sekt. B, 58, 237—243. — GORHAM, E., 1958: The influence and importance of daily weather conditions in the supply of chloride, sulphate and other ions to fresh waters from atmospheric precipitation. — HARNISCH, O., 1929: Die Biologie der Moore. Stuttgart, 146 S. — HARRY, H. W., CUMBIE, B. G. & J. MARTINEZ DE JESUS, 1957: Studies on the quality of fresh waters of Puerto Rico relative to the occurrence of *Australorbis glabratus* (Say). Amer. J. Trop. Med. and Hyg. 6, 313—322. — HOLMBERG, L., 1935: Ergebnisse optischer und chemischer Wasseranalysen 1911—1931. Hydrografischen Toimiston Tiedonantoja Meddelanden från Hydrografiska Byrån 5, 1—54. — KARPEVICH, A. F., 1958: Überlebensdauer, Fortpflanzung und Atmung von *Mesomysis kowalevskyi* (*Paramysis lacustris kowalevskyi* Czern.) in Brackwässern der UdSSR. (Ökologisch-physiologische Grundlagen der Akklimatisierung von Mysideen im Aral-See, in der Ostsee und im Balchas-See.) Zool. Z. 37, 1121—1135. Russisch mit englischer Zusammenfassung. — KOCH, H. J., 1938: The absorption of chloride ions by the analpapillae of Diptera larvae. J. exp. Biol. 15, 152—160. — KROGH, A., 1939: Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge University Press. — LOCKWOOD, A. P. M., 1960: Some effects of temperature and concentration of the medium on the ionic regulation of the isopod *Asellus aquaticus* (L.). J. exp. Biol. 37, 614—630. — MACAN, T. T., 1961: Factors that limit the range of fresh water animals. Biol. Rev. 36, 151—198. — MACKERETH, F. J. H., LUND, J. W. G. & MACAN, T. T., 1957: Chemical analysis in ecology illustrated from Lake District tarns and lakes. Proc. Linn. Soc. Lond. 167, 159—175. — MALMER, N., 1960: Some ecological studies on lakes and brooks in the South Swedish uplands. Bot. Not. (Lund) 113: 87—116. — MÖLLER, L., 1949: Die chemische Beschaffenheit der Grund- und Oberflächengewässer Nordwestdeutschlands in Beziehung zu den geologischen Verhältnissen. Verh. int. Ver. Limnol. 10, 317—334. — NEUMANN, D., 1959: Morphologische und experimentelle Untersuchungen über die Variabilität des Farbmusters der Schale von *Theodoxus fluviatilis* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 48, 349—411. — NEUMANN, D., 1960: Osmotische Resistenz und Osmoregulation der Flußdeckelschnecke *Theodoxus fluviatilis* L. Biol. Zbl. 79, 585—605. — NEUMANN, D., 1961: Osmotische Resistenz und Osmoregulation aquatischer Chironomidenlarven. Biol. Zbl. 80, 693—715. — NEUMANN, D., 1961: Der Einfluß des Eisenangebotes auf die Hämoglobinsynthese und die Entwicklung der *Chironomus*-Larve. Z. Naturforsch. 16b: 820—824. — NEUMANN, D., (l. c.): Der Einfluß der Mineralzusammensetzung von Medium und Nahrung auf die Entwicklung von *Chironomus thummi* (in Vorbereitung). — OHLE, W., 1955: Ionenaustausch der Gewässersedimente. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., suppl. 8, 221—245. — OHLE, W., 1959: Die Seen Schleswig-Holsteins, ein Überblick nach regionalen, zivilisatorischen und produktionsbiologischen Gesichtspunkten. Vom Wasser 26, 16—41. — PANTIN, C. F. A., 1931: The adaptation of *Gunda ulvae* to salinity. I. The environment, III. The electrolyte exchange. J. exp. Biol. 8, 63—72, 82—94. — RAMSAY, A., 1953: Exchange of sodium and potassium in mosquito larvae. J. exper. Biol. 30, 79—89. — RODHE, W., 1949: The ionic composition of lake waters. Verh. int. Ver. Limnol. 10, 377—386. — RUTTNER, F., 1938: Limnologische Studien an einigen Seen der Ostalpen. Arch. Hydrobiol. 32, 167—319. — SAUNDERS, J. T., 1924: The effect of the hydrogen ion concentration on the behaviour, growth and occurrence of *Spirostomum*. Proc. Camb. phil. Soc. Biol. Sci. I: 189—203. — SCHLIEPER, K., 1958: Physiologie des Brackwassers. In: Remane und Schlieper, Die Biologie des Brackwassers. Stuttgart. — SCHLIEPER, K. & R. KOWALSKI, 1956: Quantitative Beobachtungen über physiologische Ionenwirkungen im Brackwasser. Kieler Meeresforsch. 12, 154—165. — SCHMITZ, W., 1956: Salzgehaltsschwankungen in der Werra und ihre fischereilichen Auswirkungen. Vom Wasser 23, 113—136. — SHAW, J., 1959: Salt and water balance in the East African fresh-water crab, *Potamon niloticus* (M. EDW.). J. exper. Biol. 36, 157—176. — SHAW, J., 1960: The absorption of chloride ions by the cray-fish, *Astacus pallipes* LEREBoullet. J. exper. Biol. 37, 557—572. — SHAW, J., 1961: Sodium balance in *Eriocheir sinensis* (M. EDW.). The adaptation of the Crustacea to fresh water. J. exp. Biol. 38, 153—162. — SHAW, J. & SUTCLIFFE, D. W., 1961: Studies on sodium balance in *Gammarus duebeni* LILLJEBORG and *Gammarus pulex pulex* (L.). J. exper. Biol. 38, 1—16. — SMITH, R. J., 1955: Comparison of the level of chloride regulation by *Nereis diversicolor* in different parts of its geographical range. Biol. Bull. 109, 453—474. — STÉPHAN-DUBOIS, F.,

1958: Le calcium dans la régénération caudale de *Nereis diversicolor* O. F. M. (annélide polychète). C. R. Soc. Biol. (Paris) **151**, 2189—2193. — STRENZKE, K., 1956: Ökologie der Wassertiere. In: Bertalanffy, Handbuch der Biologie Bd. 3, 115—192, Konstanz. — STRENZKE, K. & D. NEUMANN, 1960: Die Variabilität der abdominalen Körperanhänge aquatischer Chironomidenlarven in Abhängigkeit von der Ionenzusammensetzung des Mediums. Biol. Zbl. **79**, 199—225. — THIENEMANN, A. 1950: Lunzer Chironomiden. Arch. Hydrobiol., Suppl. Bd. **18**, 1—202. — WEIL, E. & C. F. A. PANTIN, 1931: The adaption of *Gunda ulvae* to salinity. II. The water exchange. J. exper. Biol. **8**, 73—81. — WIKGREN, B., 1953: Osmotic regulation in some aquatic animals with special reference to the influence of temperature. Acta Zool. Fenn. **71**, 1—102. — WILSON, D. P. & F. A. J. ARMSTRONG, 1958: Biological differences between sea waters: experiments in 1954 and 1955. J. Mar. Biol. Assoc. U. Kingd. **37**, 331—348.