

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.

Physiologische Unterschiede bei der Strandkrabbe *Carcinides maenas* L. aus der Nord- und Ostsee

VON HANS THEEDE

Zusammenfassung: Es wurden Nordsee-Exemplare von *Carcinides maenas* aus Meerwasser von 30‰ Salzgehalt und Ostsee-Exemplare aus Brackwasser von 15‰ Salzgehalt vergleichend untersucht.

Die Atmungsintensität ganzer Ostsee-Exemplare übertrifft ebenso wie ihre Gewebeatmung die der Nordsee-Exemplare. Dabei ist die Stoffwechselintensität des Kiemengewebes der Ostsee-Individuen auch unabhängig von der Salzkonzentration des Atmungsmediums erhöht. Der Eiweiß- und der Hämocyaningehalt des Blutes der Ostsee-Exemplare sind im allgemeinen größer als der der Nordsee-Exemplare.

Durch gekreuzte Anpassungen an Nordseewasser (30‰ S) und Ostseewasser (15‰ S) ließ sich zeigen, daß die Atmungsunterschiede und in zweiter Linie auch der Eiweiß- und der Hämocyaningehalt des Blutes von der Anpassung an den Salzgehalt des Außenmediums abhängig sind. Der Eiweiß- und Hämocyaningehalt des Blutes werden außerdem vom Ernährungszustand der Tiere beeinflusst. Die Ergebnisse machen es wahrscheinlich, daß die genannten physiologischen Unterschiede nicht genetisch fixiert sondern umgebungsbedingt sind.

Physiological differences of the Green Crab *Carcinides maenas* L. from the North Sea and the Baltic Sea (Summary): Comparative investigations were made on North Sea specimens of *Carcinides maenas* from normal sea water (30 per 1,000 S) and on Baltic Sea specimens from brackish water (15 per 1,000 S). The oxygen consumption of whole Baltic Sea specimens and their tissue respiration exceed considerably the corresponding values of North Sea specimens. The respiration of the gill tissue of brackish water specimens is also increased independently from salt concentration of the respiratory medium. The protein as well as the hemocyanin contents of the blood of Baltic-Sea specimens are normally higher than the corresponding values of North-Sea specimens.

By alternating adaptation to North Sea Water (30 per 1,000 S) and Baltic Sea Water (15 per 1,000 S) it could be proved that the respiratory differences and secondly also the protein and hemocyanin contents of the blood are influenced by the adaptation to the salinity of the external medium. Besides the hemocyanin content of the blood is influenced by nutritional conditions of the animals. The results suggest that the physiological differences mentioned are environmentally induced rather than genetically fixed.

A. Einleitung

Bei den brachyuren Crustaceen kommen recht verschiedenartige Grade der Anpassung an das Ertragen niederer Salzgehalte vor (vergl. SCHLIEPER 1958, WATERMAN 1960, PROSSER-BROWN 1962). Die euryhaline Strandkrabbe *Carcinides maenas*, deren Innenmedium in normalem Seewasser etwa isotonisch zum Außenmedium ist, und die dort praktisch keine Osmoregulation zeigt, ist im Brackwasser der Ostsee homoiosmotisch (SCHLIEPER 1929). Unterhalb von 28–29‰ S im Außenmedium ist die Blutflüssigkeit durch einen höheren Elektrolytgehalt hypertonisch (SECK 1958, SHAW 1961, FLÜGEL 1963). Frühere Untersuchungen über die Auswirkungen des Salzgehaltes auf den Stoffwechsel (SCHLIEPER 1929, SCHWABE 1933, PIEH 1936) ergaben, daß der O₂-Verbrauch ganzer Tiere und isolierter Kiemenstücke mit Verdünnung des Außenmediums zunimmt. Ähnliche Beobachtungen liegen für einige verwandte Arten vor (z. B. Ocypode), während wiederum andere Arten bekannt sind, die keine Beziehung zwischen der Intensität ihrer Osmoregulation und der Stoffwechselgröße in verschiedenen Salzgehalten erkennen lassen (z. B. Eriocheir). Nach mündlicher Mitteilung (E. KING) ist es nicht möglich, bei Mittelmeer-Exemplaren von *Carcinides maenas* in Neapel

Atmungssteigerungen der Gewebe nach Überführung in Brackwasser zu beobachten. Keiner der bisherigen Autoren hat aber Brackwasser- und Meerwasserformen der gleichen Art im gekreuzten Anpassungsexperiment untersucht. Ziel dieser Arbeit ist es, auf diese Weise an Populationen von *Carcinides maenas* aus der Nord- und Ostsee die Anpassungen des Energiehaushaltes an den Salzgehalt des Außenmediums zu analysieren.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. C. SCHLIEPER, danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit.

B. Material

Aus der Ostsee wurden Tiere von 50—60 mm Carapaxbreite (30—50 g Frischgewicht) und Jungtiere (8—16 mm Carapaxbreite, 0,2—0,9 g Frischgewicht), aus der Nordsee Tiere entsprechender Größe untersucht. Die Nordsee-Strandkrabben sammelte ich unter Steinen im Watt bei Büsum, z. T. wurden sie auch von der Biologischen Anstalt in Helgoland beschafft. Ostsee-Exemplare wurden in der Kieler Förde in Reusen gefangen bzw. am Ufer unter Steinen gesammelt. Die Versuchstiere wurden in ständig belüfteten Aquarien im Salzgehalt des Fundortwassers (15‰ S, bzw. 30‰ S) bei Aquariumstemperaturen von etwa 15° C im Sommer oder bei etwa 12° C im Winter jeweils einige Wochen vor den Versuchen gehalten. Zu den Versuchen wurden nur solche Tiere verwandt, die sich nach Umdrehen in die Rückenlage schnell wieder aufrichteten. Bei den Kiemenuntersuchungen wurde darauf geachtet, daß das Gewebe einen ungeschädigten Eindruck machte. Rot aussehende und schwarz gefleckte Kiemen wurden nicht benutzt. Das in den Versuchen benutzte Brackwasser von 15‰ S stammte aus der Kieler Außenförde (Nähe Feuerschiff), das Nordseewasser aus dem Watt bei Büsum bzw. aus dem Kattegat. Die genaue Einstellung des Salzgehaltes erfolgte durch Zugabe geringer Mengen Leitungswasser bzw. geringer Mengen „Büsumer Seesalz“.

C. Methodik

1. Ganztieratmung

Die Untersuchungen wurden bei 15° C durchgeführt. Während der Versuche befanden sich die annähernd gleich großen Individuen (Jungtiere) jeweils einzeln in Warburgtrögen, die 2 ml Versuchsmedium und zur CO₂-Absorption 0,2 ml 15%ige NaOH im Ansatzstutzen enthielten. Nachdem sich die Versuchstiere einige Stunden an die Gefäße und die langsamen Schüttelbewegungen der Warburg-Apparatur gewöhnt hatten, saßen sie ruhig am Boden, und es konnten über mehrere Stunden relativ konstante Atmungswerte erhalten werden. Wurden die Tiere unruhig, so mußten die Werte verworfen werden.

Die Ganztieratmung bei Luftaufenthalt wurde ebenfalls mit Hilfe von Warburg-Manometern gemessen. In diesem Falle wurden die Atmungsgefäße nicht bewegt.

2. Gewebeatmung

Während Messungen des Sauerstoffverbrauchs an ganzen Tieren relativ störungsanfällig sind, ist das Arbeiten mit isolierten Gewebestücken (Kiemen, Mitteldarmdrüse) in der Warburg-Apparatur zuverlässiger. Da die Stoffwechselintensität auch vom Ernährungszustand beeinflusst sein kann (vergl. auch VERNBERG 1959), wurden die Versuchstiere 14 Tage vor den Versuchen nicht gefüttert.

Die Kiemen wurden in der Zeit zwischen der Herauspräparation und dem Beginn der Messungen in Petrischalen in einer relativ großen Menge der Versuchsflüssigkeit gehalten, in der sie später untersucht werden sollten. Vom Zeitpunkt des Herausschnei-

dens bis zum Beginn der eigentlichen Atmungsmessungen in der Warburg-Apparatur vergingen jeweils etwa eineinhalb Stunden. Pro Warburgtrog wurden 2 Kiemen verwandt, die in 1—2 mm lange Stücke zerschnitten wurden. Sollten Messungen in verschiedenen Salzgehalten erfolgen, so wurde das Kiemengewebe jeweils eines Tieres zum Teil bei der einen, zum Teil bei der anderen Bedingung untersucht. Während der Messungen befand sich das Kiemengewebe in den Warburgtrögen in 2 ml Versuchsmedium. Die Ansatzstutzen enthielten 0,2 ml 15%ige NaOH zur CO₂-Absorption. Nach Beendigung der Messungen wurden die Kiemenstücke auf Fließpapier abgetupft, um sie von dem verschieden salzhaltigen Wasser, das die Trockengewichte beeinflussen würde, zu befreien. Vor dem Wägen wurde das Gewebe 3 Stunden lang bei 100—102° C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet.

Auch das Mitteldarmdrüsen-gewebe wurde gleichmäßig in kleine Stücke zerschnitten, um den Diffusionsausgleich von O₂ und CO₂ zu erleichtern. Da sich das Drüsen-gewebe während des Versuches z. T. in kleine Partien zerteilte und eine Suspension bildete, mußte das Gewebe zusammen mit dem Versuchsmedium in Wägegläsern eingedampft und bis zur Gewichtskonstanz getrocknet werden. Das je nach dem Salzgehalt des Mediums verschieden große Gewicht des eingedampften Salzes wurde dann bei der Berechnung des Trockengewichts vom Gesamtgewicht abgezogen.

3. Eiweißgehalt des Blutes

Um Blut für die Eiweißbestimmung sowie für die Hämocyaninbestimmung zu erhalten, genügt es, einen Pereiopoden in der Gegend des Propodus oder Carpus zu durchschneiden und gleichzeitig das Schreitbein dorsalwärts gegen den Carapax zu drücken, um Autotomie zu verhindern. Aufgrund des erhöhten Innendrucks treten dann bei einem großen Exemplar bis etwa 2 ml Blut aus. Dieses wird am besten in einem Zentrifugenglas aufgefangen und mit einem dünnen Glasstab umgerührt, um Gerinnung zu verhindern, dann 1—2 Minuten lang bei 3500 Umdr./Min. zentrifugiert und von den sedimentierten Blutzellen dekantiert. —

Der Messung des Eiweißgehaltes im Blute von *Carcinides maenas* liegt die Reaktion zugrunde, daß Eiweiß mit Kupferionen im alkalischen Medium einen rot-violetten Komplex bildet, der eine photometrische Bestimmung ermöglicht. Die Extinktionsmessungen wurden bei 2 cm Schichtdicke und 540 m μ mit Hilfe des Zeiss-Spektral-photometers durchgeführt.

Der Meßansatz enthält jeweils: 0,1 ml Blut + 4,9 ml 0,2 n NaOH + 5 ml Biuret-reagenz. Der Blindansatz enthält: 5 ml NaOH + 5 ml Biuret-reagenz. Das Biuret-reagenz besteht aus 9 g NaKC₄ H₄O₆ · 4 H₂O + 3 g Cu SO₄ · 5 H₂O + 5 g KJ auf 1 l mit 0,2 n NaOH aufgefüllt (vergl. C. SCHLIEPER, Zoophysiol. Prakt., 3. Aufl., i. Druck). Da eine Eichkurve unter Verwendung bekannter Albuminkonzentrationen hergestellt wurde, entsprechen die ermittelten Werte genau genommen „Albuminäquivalenten“.

4. Hämocyaningehalt des Blutes

a) Extinktionsmessungen

Das nach Durchschneiden eines Schreitbeines austretende Blut ist in den meisten Fällen nicht mit O₂ gesättigt. Bei längerem Stehen an der Luft nimmt die blaue Farbe seines Hämocyanins zu. Wird das Blut nach kurzem Zentrifugieren in einem Reagenzglas horizontal 3 Minuten lang an der Luft hin und her gerollt, so ist O₂-Sättigung eingetreten. Extinktionsmessungen bei 355 m μ , einer Wellenlänge, bei der Hämocyanin starke Absorption zeigt (REDFIELD 1952), lassen dann Rückschlüsse auf die Hämocyaninkonzentration zu. Um pH-Gleichheit aller Meßansätze zu erreichen, wurden diese auf das Doppelte mit Meerwasser verdünnt. Der Blindansatz wurde zur Ent-

färbung (Reduktion) des Hämocyanins mit einigen Tropfen einer 0,5% Natriumdithionitlösung versetzt. Der Blindansatz hatte verglichen mit aqua dest. bei 355 m μ eine Extinktion von 1,005. Zur Aufstellung einer Eichkurve wurde von Blut mit höchster Extinktion eine Verdünnungsreihe mit Meerwasser hergestellt. In einem Koordinatensystem, in dem auf der Abszisse die Extinktionen, auf der Ordinate die dazugehörigen relativen Hämocyaninkonzentrationen in % angegeben werden, ergibt sich eine Gerade. Setzt man nun die mittlere Extinktion einer Meßreihe = 100% und zieht man durch diesen Punkt eine Parallele zur „Eichgeraden“, so kann man Werte einer anderen Meßreihe zu diesem prozentual in Beziehung setzen.

Beimengungen von Carotinoiden im Blut stören die Messungen. Rot bzw. gelbrot gefärbte Blutproben können auf diese Weise nicht untersucht werden. —

b) Kupfergehalt des Blutes

Ein gutes Maß für den Hämocyaningehalt des Blutes ist sein Kupfergehalt. Zu seiner Bestimmung wurde die von RILEY und SINHASANI (1958) für die Messung von Kupferspuren in Meerwasser ausgearbeitete photometrische Methode mit Hilfe von 2 : 2'-Dichinolyl angewandt. Danach werden Cu⁺-Ionen aus wäßrigem Medium mit Hilfe von 2 : 2'-Dichinolyl in n-Hexanol bei einem pH von 4,3—5,8 extrahiert. Eine Oxydation des Kupfers in den zweiwertigen Zustand wird verhindert, da sonst Entfärbung des Cu⁺-Dichinolylkompleses eintritt.

Analysengang

0,5 ml Blut werden mit 3 ml konzentrierter Salpetersäure, anschließend mit 1 ml Salpetersäure und 1 ml 60%iger Perchlorsäure eingedampft, bis weiße Nebel entstehen. Der Rückstand wird in quartzdestilliertem Wasser gelöst und in einem Meßkolben auf 250 ml aufgefüllt. 100 ml der Lösung werden in einen 250 ml Scheidetrichter gefüllt, mit 25 ml Natriumazetatpufferlösung, 2,5 ml Hydroxylaminhydrochloridlösung und 8 ml Dichinolylreagenz versetzt, dann 5 Min. lang ausgeschüttelt. Nach Trennung der Phasen wird die untere wäßrige Schicht für zwei weitere Extraktionen verwandt, die jeweils nach Zugabe von 3 ml Dichinolyl-Reagenz und 2 ml Hydroxylaminhydrochloridlösung ausgeführt werden. Es wird jeweils 3 Minuten lang geschüttelt. Die 3 n-Hexanolextrakte werden in einem kalibrierten Röhrchen zusammengegeben, das außerdem 0,5 ml Äthanol-Hydrochinonlösung enthält. Dann wird mit n-Hexanol auf 15 ml aufgefüllt und in Küvetten von 2 cm Schichtdicke bei 540 m μ photometriert. Der Blindansatz wird wie der Meßansatz, nur ohne Blut hergestellt. Die Eichkurve wird für die Werte von 0, 10, 25, 50, 75 und 100 μ g Kupfer unter Verwendung einer Standard-Kupferlösung aufgestellt.

Reagenzien

Konzentrierte Salpetersäure p. a., 60%ige Perchlorsäure p. a., Dichinolylreagenz: 0,03 g 2 : 2'-Dichinolyl in 100 ml Hexanol.

Hydroxylaminhydrochloridlösung : 100 ml enthalten 25 g Hydroxylaminhydrochlorid p. a. in quartzdestilliertem Wasser. Natriumazetatpufferlösung : 1 l enthält 136 g Natriumazetat · 3 H₂O in quartzdestilliertem Wasser.

1% Äthanol-Hydrochinonlösung.

Standard-Kupferlösung : 0,1 g Elektrolytkupfer mit 3 ml konzentrierter Salpetersäure und 1 ml konzentrierter Schwefelsäure erwärmen und eindampfen, bis dichte Nebel entweichen. Rückstand nach Abkühlen mit quartzdestilliertem Wasser auf 100 ml auffüllen. Diese Lösung enthält 1 mg Cu/ml.

D. Experimentelle Ergebnisse

1. Ganztieratmung

Die Atmung junger Strandkrabben aus der Ostsee und aus der Nordsee wurde jeweils in Fundortwasser von 15 bzw. 30‰ S und nach gekreuzter Anpassung derselben Individuen im Wasser des veränderten Salzgehaltes gemessen. Die Messungen ergeben in beiden Fällen in Ostseewasser von 15‰ S eine deutlich höhere Atmung als in Meerwasser von 30‰ S (vergl. Tab. 1 und 2). Diese Atmungssteigerung kann nach Überführung der Tiere in 10‰ S noch etwas größer sein (vergl. Tab. 1). Die Unterschiede sind signifikant.

Untersuchungen der Atmung bei Luftaufenthalt (5—7 Stunden nach Überführung) lang an Wasser von 30‰ S bzw. 5 Tage an solches von 15‰ S angepaßter Tiere ergaben praktisch keine Unterschiede (s. Tab. 3).

Tabelle 1. Der O₂-Verbrauch von *Carcinides maenas* aus der Nordsee nach Anpassung an verschiedene Seewasserkonzentrationen

Versuchstemperatur 15° C.

Anpassungsdauer: an Wasser von 30‰ S langfristig,
an Wasser von 15‰ S und
10‰ S je 5 Tage.

Tiergröße	Carapaxbreite (mm)	12,1	12,5	13,5	11,7	13,2	13,2	14,2	13,7	12,2	11,8
	Frischgewicht (mg)	535	602	665	506	651	650	813	755	787	590
Mittl. O ₂ -Verbr. in 30‰ S (mm ³ O ₂ /h)		31,5	32,1	43,0	31,4	41,8	28,8	42,2	44,4	29,2	42,0
Mittl. O ₂ -Verbr. in 15‰ S (mm ³ O ₂ /h)		42,0	48,3	57,5	46,4	59,7	51,4	—	58,4	30,0	35,6
Steigerung in 15‰ S in %		33	50	34	48	43	78	—	31	3	— 15
Mittl. O ₂ -Verbr. in 10‰ S (mm ³ O ₂ /h)		46,5	47,0	62,7	53,5	59	47	—	66	39,6	—
Steigerung in 10‰ S gegenüber 15‰ S in %		11	—3	9	15	—1	—8	—	13	30	—

Tabelle 2. Der O₂-Verbrauch von *Carcinides maenas* aus der Ostsee, untersucht in Wasser von 15‰ S und nach fünftägiger Anpassung in 30‰ S.

Versuchstemperatur: 15° C.

Tiergröße	Carapaxbreite (mm)	8,9	10,5	16,3	10,0	12,5	13,8	10,5	9,5
	Frischgewicht (mg)	203	325	894	260	502	640	500	350
Mittl. O ₂ -Verbr. in 15‰ S (mm ³ O ₂ /h)		36,4	41,6	92,3	27,8	40,1	60,8	43,5	37,1
Mittl. O ₂ -Verbr. in 30‰ S (mm ³ O ₂ /h)		27,6	39,4	55,8	14,8	32,6	46,5	32,6	28,7
Abnahme in 30‰ S in %		24	5	34	47	19	24	20	23

Tabelle 3. Der Sauerstoffverbrauch von *Carcinides maenas* (a. d. Nordsee) bei Luftaufenthalt nach vorheriger langfristiger Anpassung an Nordseewasser von 30‰ S und nach anschließender 6-tägiger Anpassung an Wasser von 15‰ S.

Messungen bei 15° C in der Zeit von 5—7 Std. nach Überführung in Luft.

Anpassung an	Tiergröße Carapaxbreite (mm)	12,1	12,5	13,5	11,7	13,2	13,2	14,2
30‰ S	Mittl. O ₂ -Verbr. (mm ³ O ₂ /Tier/h)	30,9	23,6	36,8	34,9	36,1	34	28,8
15‰ S	Mittl. O ₂ -Verbr. (mm ³ O ₂ /Tier/h)	28,9	26,6	41,6	36,2	25	32,8	30,8

2. Gewebeatmung

a) Isoliertes Kiemengewebe

Der Sauerstoffverbrauch des isolierten Kiemengewebes von Nordsee- und Ostsee-*Carcinides* wurde in Fundortwasser von jeweils 30‰ S bzw. 15‰ S bei 23° C untersucht. Dabei zeigte sich, daß die Atmungsintensität des Kiemengewebes von Ostsee-Exemplaren deutlich gegenüber der der Nordsectiere erhöht ist. Der Unterschied ist signifikant (vergl. Tab. 4 und Abb. 1).

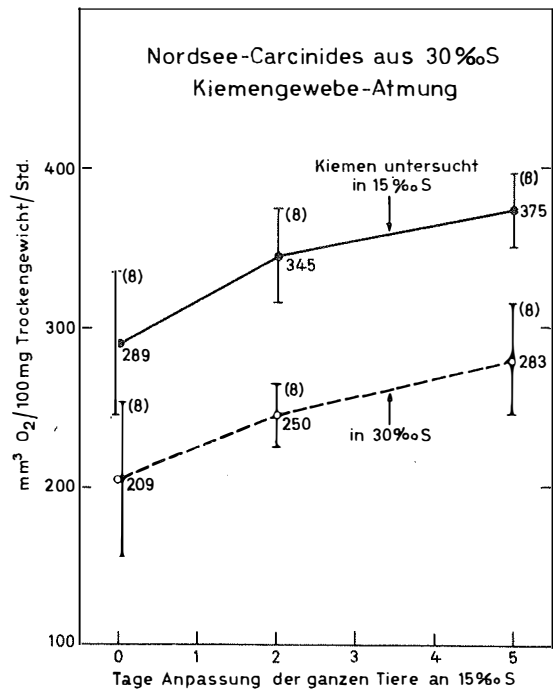
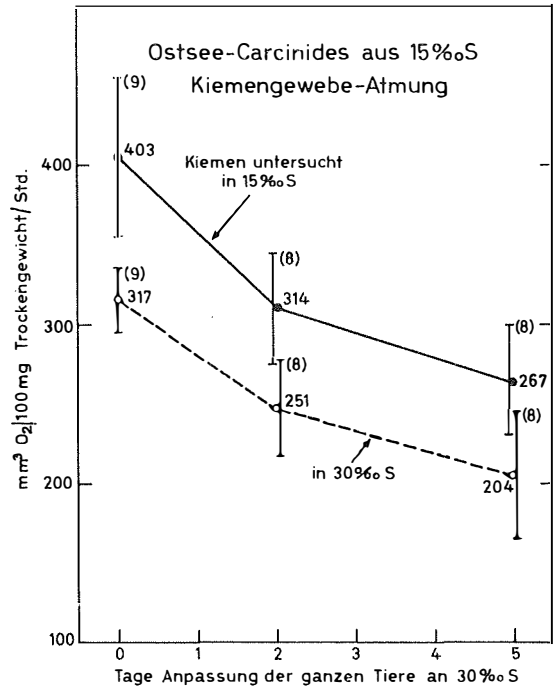
Wird nun die Atmung des Kiemengewebes allein von Ostsee-Strandkrabben, die vorher in Fundortwasser gehalten wurden, sowohl in 15‰ S als auch in 30‰ S gemessen, so ist der O₂-Verbrauch auch schon direkt nach Überführung der Gewebestücke in dem verdünnteren Wasser höher, in dem konzentrierten Wasser geringer. Dieser Unterschied zeigt sich in ähnlicher Weise, wenn Kiemengewebe von Nordsectieren unter entsprechenden Bedingungen untersucht wird. Er ist aber wesentlich geringer als die eingangs erwähnte Differenz der entsprechenden Gewebeatmung von Ostsee- und Nordsectieren. Erkennbar wird dieser Unterschied der Atmungsintensität aber schon bei Messungen in Medien von 30‰ S und 25‰ S. Die Ursache der unterschiedlichen jeweils in Fundortwasser gemessenen Atmungsintensität des Kiemengewebes von Ostsee- und Nordsee-Individuen kann nur in einer direkten oder indirekten Salzgehaltswirkung gesucht werden.

Um das Vorhandensein einer individuellen Salzgehaltsadaption zu beweisen und zu analysieren, wurden weitere Anpassungsversuche gemacht. Es wurden sowohl in der Ostsee gefangene Tiere in Nordseewasser (30‰ S) als auch umgekehrt Nordsectiere entsprechender Größe in Ostseewasser (15‰ S) überführt und darin eine Woche lang gehalten. Das isolierte Kiemengewebe beider Tiergruppen wurde nach verschiedenen Adaptationszeiten je zur Hälfte in 15‰ S und in 30‰ S untersucht. Die Ergebnisse nach 2- bzw. nach 5-tägiger Anpassung sind in Abb. 1 wiedergegeben. Es zeigt sich, daß der Stoffwechsel der Kiemen von Ostsee-Individuen in 30‰ S nach Anpassung an 30‰ S-Wasser im Laufe von 5 Tagen etwa auf das Niveau der Nordsectiere in 30‰ S abnimmt. Umgekehrt steigt die Atmungsintensität der Kiemen von Nordsee-Exemplaren nach Anpassung der Tiere an 15‰ S. Der Wert bei 15‰ S hat den entsprechenden Wert von Ostsee-*Carcinides* nach 5 Tagen fast erreicht. Darüber hinaus lassen die in Tab. 4 und Abb. 1 wiedergegebenen Werte erkennen, daß die Stoffwechselintensität

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 1)

Abb. 1: Der Einfluß des Salzgehaltes auf den Sauerstoffverbrauch des isolierten Kiemengewebes von *Carcinides maenas* nach Anpassung der ganzen Tiere an Ostseewasser von 15‰ S bzw. an Nordseewasser von 30‰ S. Temperatur während der Anpassung: 15° C. Versuchstemperatur: 23° C.

Abb. 1



Tafel 1 (zu H. Theede)

Abb. 2 Eiweißgehalt und Kupfergehalt im Blut von *Carcinides maenas* aus der Nord- und Ostsee

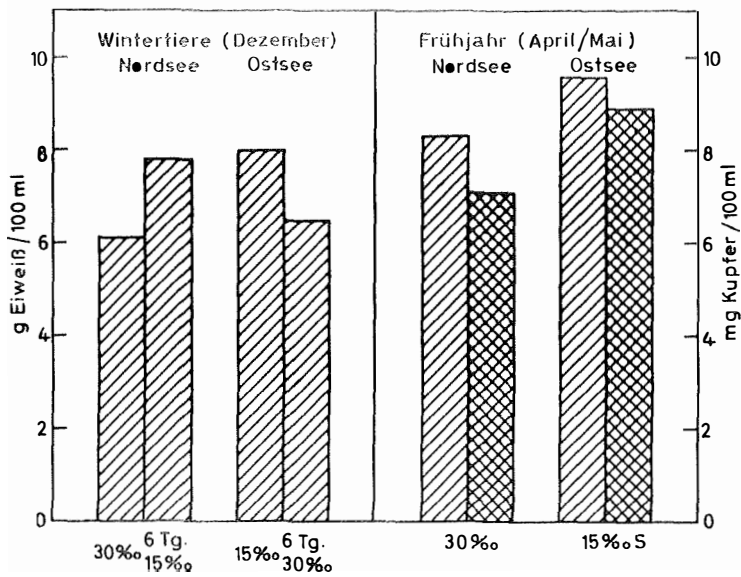
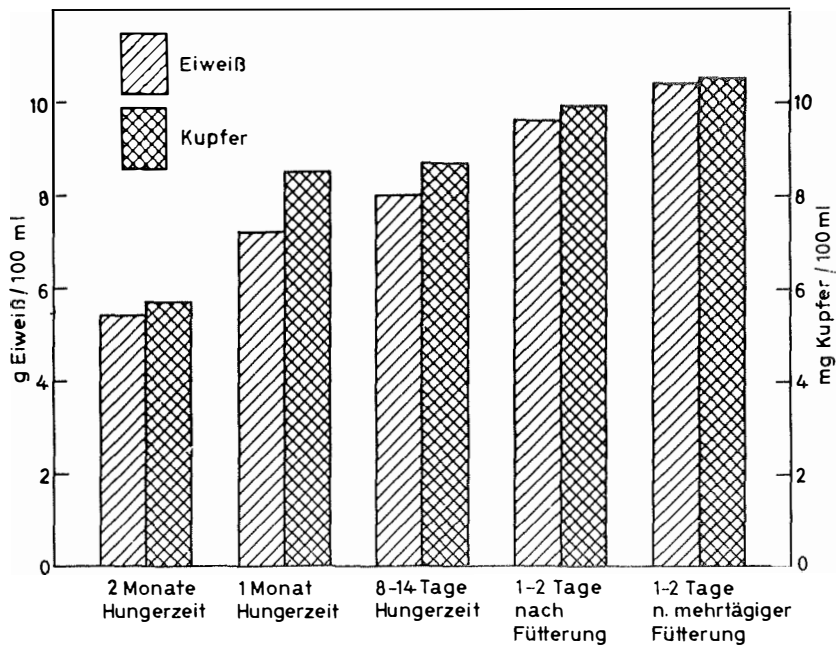


Abb. 3 Eiweißgehalt und Kupfergehalt im Blut von *Carcinides maenas* aus der Ostsee in Abhängigkeit vom Ernährungszustand



Tafel 2 (zu H. Theede)

Tabelle 4. Der Einfluß des Salzgehaltes auf die Atmung ($\text{mm}^3 \text{O}_2/\text{h} \cdot 100 \text{ mg Trgw.}$) des Kiemengewebes von *Carcinides maenas*.

Untersuchungen im Spätherbst.

Versuchstemperatur: 23°C (vergl. auch Abb. 1).

Signifikanztest nach STUDENT (vergl. SCHLIEPER 1964b).

Herkunft	O	N	O	O	N	N	N	N	O	O	O	O
O = Ostsee N = Nordsee												
AS (Adaptationssalzgehalt ‰ S)	15	30	15	15	30	30	30	15	15	30	15	15
Adaptationsdauer Tage . . .	×	×	×	×	×	×	×	5	×	5	×	×
VS (Versuchssalzgehalt ‰ S)	15	30	15	30	15	30	15	15	30	30	30	25
$\text{mm}^3 \text{O}_2$	403	209	403	317	289	209	289	375	317	204	302	359
Dispersion \pm	56	59	56	22	44	59	44	19	22	43	26	38
Anzahl der Versuche (n) . . .	9	8	9	9	9	9	9	8	9	8	12	12
Signifikanz der Differenz (p) .	< 0,001	< 0,002	< 0,002	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,02	< 0,02

× langfristig am Fundort oder mindestens 1 Woche im Aquarium

des Kiemengewebes der Ostseetiere auch unabhängig von der Salzkonzentration des Atmungsmediums gegenüber der des Kiemengewebes der Nordseetiere erhöht ist (403/298 bzw. 317/209). Es wird also in jedem Fall eine individuelle Salzgehaltsadaptation deutlich. SCHLIEPER (1955a) und ERMAN (1961) zeigten, daß auch das isolierte Kiemenepithel von *Mytilus edulis* aus der Ostsee eine um 50% höhere Stoffwechselintensität hat als das entsprechende Gewebe von Nordseeindividuen. Entsprechende Unterschiede ergaben sich auch für den Sauerstoffverbrauch der Kiemenhomogenate und für die Dehydrogenasenaktivität derselben (ERMAN 1961).

b) Isoliertes Mitteldarmdrüsen Gewebe

Als Beispiel für ein inneres Gewebe wurde das der Mitteldarmdrüsen untersucht. Es ist im Organismus viel geringeren osmotischen Schwankungen ausgesetzt als z. B. die Kiemen. Bei einem Salzgehalt von 15‰ S entspricht der osmotische Wert des Innenmediums immer noch einem Meerwasser von etwa 28,4 ‰ S (SCHLIEPER 1929). Die Atmung des Mitteldarmdrüsen Gewebes von Nordsee- und Ostsee-Individuen in 30‰ S gemessen ergibt praktisch keinen Unterschied. Untersucht man jedoch von denselben Individuen — Nordsee- sowie Ostseetieren — einen Teil des Gewebes nach direkter Überführung in 15‰ S, den anderen Teil in 30‰ S, so ergibt sich eine geringe aber signifikante Atmungssteigerung in dem verdünnteren Seewasser (vergl. Tab. 5). Als osmotischer Wert tritt der Wert von 15‰ S im Innenmedium aber praktisch nicht auf. Sogar bei 3,7‰ S im Außenmedium entspricht die Gefrierpunktserniedrigung der

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

- Abb. 2: a) Der Eiweißgehalt des Blutes nicht gefütterter erwachsener Exemplare von *Carcinides maenas* aus Meer- und Brackwasser vor und nach 6-tägiger Anpassung an Wasser veränderten Salzgehaltes (30‰ S bzw. 15‰ S). Untersuchungen im Dezember/Januar (s. Tab. 8).
 b) Eiweiß- und Kupfergehalt des Blutes von Krabben aus der Nord- und Ostsee (April/Mai), s. Tab. 7.
- Abb. 3: Eiweiß- und Kupfergehalt des Blutes erwachsener Exemplare von *Carcinides maenas* aus der Ostsee in Abhängigkeit vom Ernährungszustand (s. Tab. 3).

Tabelle 5. Der Einfluß des Salzgehaltes auf die Atmung ($\text{mm}^3 \text{O}_2/\text{h} \cdot 100 \text{ mg Trgw.}$) des Mitteldarmdrüsegewebes von *Carcinides maenas*. Untersuchungen im Spätherbst. Versuchstemperatur: 23°C .

Herkunft	Ostsee		Nordsee		Ostsee		Nordsee	
Versuchssalzgehalt ‰ S	15	30	15	30	15	30	15	30
$\text{mm}^3 \text{O}_2$	84	67	84	71	91	67		
Dispersion \pm	14	9	14	11	12	9		
Anzahl der Versuche (n)	8	9	8	8	9	9		
Signifikanz der Differenz (p)	< 0,02		< 0,02		< 0,01			

überlebenden Tiere immer noch einem osmotischen Wert von etwa $24,8\text{‰}$ S. Lediglich für die Leitfähigkeit des Innenmediums wurde bei diesem Salzgehalt ein Wert entsprechend $13,3\text{‰}$ S gemessen (FLÜGEL 1963). Trotzdem hat aber, wie die Ergebnisse zeigen, auch Mitteldarmdrüsegewebe in beschränktem Maße die Fähigkeit, auf ein hypotonisches Medium durch Atmungssteigerung zu reagieren.

3. Eiweißgehalt im Blut

Der Eiweißgehalt des Blutes von *Carcinides maenas* aus Meer- und Brackwasser wurde gemessen und miteinander verglichen. Da sich ergab, daß er auch von der Nahrungsaufnahme beeinflusst sein kann (vergl. Tab. 6), wurden die frisch gefangenen Versuchs-

Tabelle 6. Die Abhängigkeit des Eiweißgehaltes und des Kupfergehaltes im Blute von *Carcinides maenas* aus der Ostsee in Abhängigkeit vom Ernährungszustand (vergl. auch Abb. 3). Winter 1963/64

	Eiweißgehalt g/100 ml		Kupfergehalt mg/100 ml	Bemerkungen
	Mittel	Bereich		
2 Monate Hungerzeit	5,4	3,5—6,4	5,7	
		8	3,5—6,9	
			7	
1 Monat Hungerzeit	7,2	4,9—9,4	8,5	
		7	5,4—12,2	
			7	
8—14 Tage Hungerzeit	8,0	5,6—9,2	8,7	
		10	6,5—10,2	
			8	
1—2 Tage nach Fütterung	9,6	6,8—12,4	9,9	
		8	6,4—12,8	
			7	
1—2 Tage nach mehrtägiger Fütterung	15,0		9,2	rotgelbes Blut
	10,4	9,4—10,8	10,5	
		7	8,8—11,2	
			7	
	14,1	12,5—15,3	10,4	
		3	9,8—11,0	rotgelbes Blut
			3	

Tabelle 7. Vergleich des Eiweiß- und Kupfergehaltes im Blut von *Carcinides maenas* (nicht gefüttert) aus Meer- und Brackwasser (vergl. auch Abb. 2).
April/Mai

Herkunft	Nordsee		Nordsee			Ostsee		
Anpassungssalzgehalt ‰ S	30	15	30	15	15	15	30	30
Anpassungsdauer (Tage)	*	*	*	6	14	*	6	14
Eiweißgehalt g/100 ml	8,3	9,6	8,3	8,5	8,9	9,6	8,9	9,1
Bereich	5,0—9,9	6,4—11,5	5,0—9,9	4,8—9,8	5,0—10,5	6,4—11,5	6,8—10,8	3,8—10,6
Dispersion	±1,4	±1,5	±1,4	±1,8	±1,9	±1,5	±1,1	±2,3
Anzahl der Tiere (n)	12	8	12	7	7	8	7	7
Kupfergehalt mg/100 ml	7,1	8,9	7,1	7,0	7,8	8,9	8,6	7,9
Bereich	5,5—9,8	5,8—12,8	5,5—9,8	5,3—10,3	6,3—11,6	5,8—12,8	6,4—10,3	4,9—9,8
Dispersion	±1,5	±2,3	±1,5	±1,8	±1,9	±2,3	±1,8	±2,1
Anzahl der Tiere (n)	8	8	8	5	7	8	5	7

* = langfristig

tiere vor der Untersuchung jeweils 14 Tage ohne Fütterung in ihrem Fundortwasser gehalten. Dennoch zeigte sich eine relativ große Streuung der Einzelwerte bei gleichzeitig untersuchten Individuen. Der niedrigste bei Nordseeindividuen gemessene Wert betrug im Frühjahr (April/Mai) 5,0 g ‰, der höchste Wert 9,9 g ‰ Eiweiß. Der Mittel-

Tabelle 8. Die Abhängigkeit des Eiweißgehaltes im Blut von *Carcinides maenas* (nicht gefüttert) aus der Nord- und Ostsee vom Salzgehalt des Außenmediums (vergl. auch Abb. 2).
Dezember/Januar

Herkunft	Nordsee		Nordsee		Ostsee	
Anpassungssalzgehalt (‰ S)	30	15	30	15	15	30
Anpassungsdauer (Tage)	langfristig	langfristig	langfristig	6	langfristig	6
Mittlerer Eiweißgehalt g % (g/100 ml)	6,1	8,0	6,1	7,8	8,0	6,5
Dispersion ±	1,2	0,8	1,2	1,2	0,8	0,7
Anzahl der Versuche (n)	12	10	12	7	10	7
Signifikanz der Differenz (p)	< 0,001		fast 0,01		≈ 0,01	

wert von 12 Versuchstieren ergab 8,3 g % (vergl. Tab. 7). Untersuchungen zu anderer Jahreszeit (Dezember) ergaben Werte von 3,9—7,9 g %, im Mittel 6,1 g % Eiweiß. Der Mittelwert liegt etwa im Rahmen der früher von anderen Autoren gefundenen Werte (vergl. DRILHON 1934, WEBB 1940, SECK 1957, ROBERTSON 1960).

Der Eiweißgehalt im Blut von Strandkrabben aus der westlichen Ostsee (Kieler Förde, Salzgehalt im Mittel etwa 15‰ S) betrug im Frühjahr (April/Mai) im Mittel 9,6 g % (Bereich 6,4—11,5 g %), im Spätherbst (Dezember) im Mittel 8,0 g % Eiweiß (Bereich 6,6—9,2 g %).

In beiden Fällen liegt der mittlere Eiweißgehalt der Ostseekrabben höher als bei Nordseetieren. Im Dezember ist dieser Unterschied signifikant (vergl. Tab. 8 und 9).

Ob dieser Unterschied auf den unterschiedlichen Salzgehalt des Fundortwassers oder auf andere Faktoren zurückzuführen ist, wurde auch durch Anpassung von Ostseetieren an Nordseewasser und von Nordseetieren an Ostseewasser untersucht. In einer Versuchsserie in den Monaten April/Mai war ein Anpassungseffekt in einem Zeitraum von 14 Tagen nach Änderung des Salzgehaltes im Außenmedium nicht festzustellen. Versuche im Spätherbst (Dezember) lassen dagegen eine deutlichere Tendenz erkennen, daß der Eiweißgehalt im Blut bei Verringerung des Salzgehaltes im Außenmedium nach 5—6 Tagen etwas ansteigt (s. Tab. 8). Die Differenzen, die sich aus den Messungen ergeben, sind verglichen mit der Streuung der Einzelwerte relativ gering. Sie sind nur schwach gesichert.

Tabelle 9. Vergleich der Extinktionswerte des Blutes von *Carcinides maenas* aus Meer- und Brackwasser.

Jahreszeit: Dezember/Januar.

Extinktion des Blindwertes bei 355 m μ = 1,005 im Vergleich zu H₂O dest.

Herkunft	Nordsee		Ostsee		Nordsee		Ostsee	
Anpassungssalzgehalt (‰ S)	30	15	30	15	15	30	30	15
Anpassungsdauer (Tage)	lang- fristig	lang- fristig	lang- fristig	6	lang- fristig	6	lang- fristig	6
Mittlere Extinktion	0,67	0,99	0,67	0,91	0,99	0,71	0,67	0,91
Anzahl der Tiere (n)	10	10	10	7	10	7	10	7
Dispersion \pm	0,15	0,14	0,15	0,15	0,14	0,13	0,15	0,14
Signifikanz	fast 0,01		< 0,02		< 0,02		< 0,02	
Unterschied des Hämocyanin- gehaltes (%)	+ 22 %		+ 16 %		+ 20 %		+ 20 %	

Deutlich und relativ stark ist die Abhängigkeit des Eiweißgehaltes vom Ernährungszustand der Tiere. Nach 1—2 monatiger Hungerzeit im Experiment haben sowohl der Eiweißgehalt als auch der Hämocyanin-gehalt (gemessen am Kupfergehalt) signifikant abgenommen (vergl. Tab. 6). Umgekehrt steigen beide nach mehrtägiger kräftiger Fütterung bis zur Sättigung der Tiere (z. B. mit Miesmuschelfleisch) deutlich an. Bemerkenswert sind einige besonders hohe Eiweißwerte, die nach Fütterung bei Tieren mit rotgelbgefärbtem Blut beobachtet wurden.

4. Hämocyanningehalt im Blut

Die neben den Bestimmungen des Bluteiweißgehaltes durchgeführten Messungen des Kupfergehaltes im Blut zeigen ähnliche Beziehungen des Hämocyanningehaltes zu einzelnen Faktoren, wie sie für den Eiweißgehalt des Blutes dargelegt wurden. Wenn auch der Hämocyanningehalt bei wechselndem Ernährungszustand der Tiere relativ konstanter gehalten wird als der Gesamteiweißgehalt (s. Tab. 6), so ist doch eine deutliche Abhängigkeit von der Nahrungszufuhr zu erkennen.

Sowohl die Kupferbestimmungen (Tab. 7) als auch die Extinktionsmessungen an luftgesättigtem Blut (Tab. 9) sprechen dafür, daß der in Paralleluntersuchungen ermittelte erhöhte Eiweißgehalt der Brackwassertiere bzw. an Brackwasser angepaßten Tiere mindestens z. T. auf einer Erhöhung des Hämocyanningehaltes zurückzuführen ist. Es ist anzunehmen, daß die Erhöhung des Hämocyanningehaltes zu einer Erhöhung der O_2 -Kapazität des Blutes führt, so daß die O_2 -Versorgung der inneren Gewebe, trotz des erhöhten Energieverbrauchs, gewährleistet bleibt.

E. Diskussion

Aus früheren Untersuchungen anderer Autoren (DUVAL 1925, SCHLIEPER 1929, WEBB 1940, SHAW 1961, FLÜGEL 1963) ist bekannt, daß Carcinides in Brackwasser durch aktive Osmo- und Ionenregulation ein gegenüber dem Außenmedium hypertonisches Innenmedium aufrecht erhält. In reinem Meerwasser besitzt Carcinides dagegen ein gegenüber dem Außenmedium annähernd isotonisches Innenmedium.

Von manchen im Brackwasser vorkommenden osmoregulierenden Evertebraten ist nun bekannt, daß ihre Stoffwechselintensität nach Überführung in Salzgehalte, die außerhalb ihres „Isotoniebereiches“ liegen, relativ ansteigt — *Carcinus maenas* (SCHLIEPER 1929, SCHWABE 1933), *Gammarus chevreuxi* (LÖWENSTEIN 1935), *Palaemonetes varians* (LORTS 1956), *Hemigrapsus oregonensis* und *H. nudus* (DEHNEL 1960), *Metapenaeus monoceros* (RAO 1958) — wobei auch der Salzgehalt des Fundortwassers, aus dem die Versuchstiere stammen, zu berücksichtigen ist.

Die untersuchte Brackwasserpopulation von *Carcinus maenas* aus der Ostsee zeigt nun gegenüber der ebenfalls untersuchten Nordsee-Population folgende physiologischen Unterschiede: höherer Sauerstoffverbrauch und größerer Hämocyanningehalt. Experimenteller Wechsel des Salzgehaltes im Außenmedium im Laufe gekreuzter Anpassungen bewirkt entsprechende Veränderungen der Stoffwechselintensität. Ob dieser gesteigerte Energieverbrauch im Brackwasser die direkte Folge biologischer Prozesse ist, die die Voraussetzungen für die dauernde Erhaltung des osmotischen und ionalen Gleichgewichts schaffen, oder ob er eine anders zu deutende Begleiterscheinung ist, sollen weitere Untersuchungen zeigen. Nach der Ansicht von PORRS (1964) ist der Energieverbrauch, der direkt für die Osmo- und Ionenregulation nötig ist, zu klein, um zur Erklärung dieser Erscheinung auszureichen. Ein schlüssiger Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht ist aber m. E. bisher nicht erbracht worden. PORRS berücksichtigt nicht, daß die Höhe des Energieverbrauchs, die mit der Osmo- und Ionenregulation zusammenhängt, auch von der bisher nicht exakt gemessenen Permeabilität der Außenmembranen für Wasser und Salze abhängig ist. Darüber hinaus haben meine eigenen Ergebnisse gezeigt, daß die Stoffwechselintensität des Kiemengewebes von Brackwasserindividuen auch unabhängig von der Salzkonzentration, die das Atmungsmedium während der Messungen hat, erhöht ist. Diese Beobachtung und die von mir nachgewiesene beträchtliche Zeitdauer (mehrere Tage), die für eine Umadaptation nötig ist, sprechen jedenfalls dafür, daß die Anpassung von *Carcinus maenas* an Brackwasser mit einer tiefgreifenden Umstellung des Stoffwechsels des Kiemengewebes verbunden ist, die von der Salzkonzentration des Anpassungsmediums ausgelöst wird. Da SCHLIEPER (1929,

1955a) und ERMAN (1961) ähnliche Stoffwechselsteigerungen bei dem Kiemengewebe der ebenfalls euryhalinen, aber poikilosmotischen Muschel *Mytilus edulis* nachgewiesen haben, ist die osmoregulatorische Deutung wenig wahrscheinlich. Dagegen ist immer noch die Möglichkeit einer Deutung im Sinne einer in Brackwasser intensivierten zellulären Ionenregulation gegeben (vergl. auch SCHLIEPER 1964a).

Mit dem erhöhten Sauerstoffverbrauch der Brackwasserindividuen müssen auch die Anforderungen an ihren Sauerstofftransport vergrößert sein. Hierdurch wird der erhöhte Eiweiß- und Hämocytingehalt der angepaßten Brackwasserexemplare verständlich.

Die Reversibilität der untersuchten Eigenschaften bei gekreuzter Anpassung der beiden Populationen spricht dafür, daß die betreffenden Unterschiede rein umgebungsbedingt sind. Nichts spricht für das Vorhandensein getrennter physiologischer Rassen von *Carcinides maenas* in der Nord- und Ostsee.

Literaturverzeichnis

- DAMBOVICIANU, A. (1932): Composition chimique et physicochimique du liquide cavitare chez les Crustacés Décapodes. (Physiologie de la calcification). Arch. roumaines pathol. exptl. microbiol. 5, 239—309. — DEHNEL, P. A. (1960): Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of two intertidal crabs. Biol. Bull. Woods Hole 118, 215—249. — DRILHON-COURTOIS, A. (1934): De la régulation de la composition minérale de l'hémolymph des Crustacés. Ann. physiol. physicochim. biol. 10, 377—414. — DUVAL, M. (1925): Recherches physico-chimique et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. Modifications sous l'influence du milieu extérieur. Ann. Inst. oceanogr. Monaco 2, 202—407. — ERMAN, P. (1961): Atmungsmessungen an Geweben und Gewebehomogenaten der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.) aus Brackwasser und Meerwasser. Kieler Meeresf. 17, 176—189. — FLEMISTER, L. J. and FLEMISTER, S. C. (1951): Chloride ion regulation and oxygen consumption in the crab *Ocyropsis albicans*. Biol. Bull. 101, 259—273. — FLORKIN, M. (1959): Métabolisme et milieu chez les Crustacés. Ann. de la Soc. roy. zool. de Belgique 89, 105—118. — FLÜGEL, H. (1963): Elektrolytregulation und Temperatur bei *Crangon crangon* L. und *Carcinus maenas* L. Kieler Meeresf. 19, 189—195. — HALLIBURTON, W. D. (1885): On the blood of decapod Crustacea. J. Physiol. (London) 6, 300—355. — KERKUT, G. A. and MUNDAY, K. A. (1962): The effect of Copper on the tissue respiration of the crab *Carcinus maenas*. Cahiers de Biologie Marine, 3, 27—35. — LOFTS, B. (1956): The effect of salinity changes on the respiration rate of prawn, *Palaemonetes varians* (Leach). J. exp. Biol. 33, 730—736. — LÖWENSTEIN, O. (1935): The respiratory of *Gammarus chevreuxi* in relation to difference in salinity. J. exp. Biol. 12, 217—221. — PIEH, S. (1936): Über die Beziehungen zwischen Atmung, Osmoregulation und Hydratation der Gewebe bei euryhalinen Meersevertebraten. Zoll. Jahrb. 56, 130—160. — POTTS, T. W. (1954): The Energetics of Osmotic Regulation in Brackish- und fresh-water animals. J. Exp. Biol. 31, 618—613. — POTTS, W. T. W. and PARRY, G. (1964): Osmotic and ionic regulation in animals. Intern. ser. of Monographs on pure and applied Biology. Vol. 19. Pergamon Press Oxford, Lond., NY., Paris. — PROSSER, C. L. and BROWN, F. A. (1962): Comparative Animal Physiology. Second edition, W. B. Saunders Comp., Philadelphia, London. — QUAGLIARIELLO, G. (1920): L'azoto proteico e l'azoto residuale nel siero di sangue di vari animali (vertebrati e invertebrati). Atti reale accad. Lincei, Rend. classe sci. fis. mat. e nat. 29, 213—218. — RAO, K. P. (1958): Oxygen consumption as a function of size and salinity in *Metapenaeus monoceros* Fab. from marine and brackish water environments. J. exp. Biol. 35, 307—313. — REDFIELD, A. C. (1952): Haemocyanin. Symposium on Copper Metabolism, 1950 (W. D. McElroy and H. B. Glass, eds.), pp 174—190. Johns Hopkins, Baltimore. — RILEY, J. P. and SINHASANI, P. (1958): The Determination of Copper in Sea Water, Silicate Rocks and Biological Materials. The Analyst 83, 299—303. — ROBERTSON, J. D. (1960): Ionic regulation in the crab *Carcinus maenas* (L.) in relation to the moulting cycle. Comp. Biochem. Physiol. 1, 183—212. — SCHLIEPER, C. (1929): Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 9, 478—514. — SCHLIEPER, C. (1955a): Über die physiologischen Wirkungen des Brackwassers. Kieler Meeresf. 11, 22—33. — SCHLIEPER, C. (1955b): Praktikum der Zoophysologie. 2. Aufl. G. Fischer, Stuttgart. — SCHLIEPER, C. (1958): In Remane-Schlieper: Die Biologie des Brackwassers. Die Binnengewässer, Bd. XXII, Stuttgart. — SCHLIEPER, C. (1964a): Jonale und osmotische Regulation bei ästuarlebenden Tieren. Kieler Meeresf.,

im Druck. — SCHLIEFER, C. (1964b): Praktikum der Zoophysologie. 3. Aufl. G. Fischer, Stuttgart, im Druck. — SCHWABE, E. (1933): Über die Osmoregulation verschiedener Krebse (Malacostracen). Zeitschr. f. vergl. Physiol. **19**, 183—236. — SECK, CH. (1957): Untersuchungen zur Frage der Ionenregulation bei in Brackwasser lebenden Evertelbraten. Kieler Meeresf. **13**, 220—243. — SHAW, J. (1955a): Ionic regulation in the muscle fibres of *Carcinus maenas*. I. The electrolyte composition of single fibres. J. Exp. Biol. **32**, 383—396. — SHAW, J. (1955b): Ionic regulation in the muscle fibres of *Carcinus maenas* II. The effect of reduced blood concentration. J. Exp. Biol. **32**, 664—680. — SHAW, J. (1958): Further studies on ionic regulation in the muscle fibres of *Carcinus maenas*. J. Exp. Biol. **35**, 902—919. — SHAW, J. (1961): Studies on the ionic regulation in *Carcinus maenas* (L.) I. Sodium balance. J. Exp. Biol. **38**, 135—152. — SHAW, J. (1961): Sodium balance in *Eriocheir sinensis* (M. Edw.) The adaptation of the Crustacea to fresh water. J. Exp. Biol. **38**, 153—162. — VERNBERG, F. J. (1956): Study of the oxygen consumption of excised tissues of certain marine decapod Crustacea in relation to habitat. Physiol. Zool. **29**, 227—234. — VERNBERG, F. J. (1959): Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone Fiddler Crabs of the genus *Uca*. II. Oxygen consumption of whole organisms. Biol. Bull. **117**, 163—184. — WATERMAN, T. H. (1960): The Physiology of Crustacea. Vol. 1, Metabolism and Growth, Academ. Press, New York, London. — WEBB, D. A. (1940): Ionic regulation in *Carcinus maenas*. Proc. Roy. Soc. Lond. **129**, 107—136.