

# 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 Institut für Meereskunde der Universität Kiel

## Untersuchungen zur Frage der Ionenregulation bei in Brackwasser lebenden Evertebraten\*)

Von Charlotte SECK

### 1. Einleitung

Euryhaline Meeresevertibraten können sich in Brackwasser von mittlerem Salzgehalt poikilosmotisch oder homoiosmotisch verhalten (SCHLIEPER 1929a). Ihre Lebensfähigkeit in Brackwasser hängt u. a. von dem Ionengehalt ihrer Körperflüssigkeiten und Gewebe bei den veränderten Außenbedingungen ab.

Leider sind unsere Kenntnisse in dieser Frage noch lückenhaft. Zwar ist der Ionengehalt der Körperflüssigkeiten und Gewebe euryhaliner mariner Evertibraten, die aus normalem Meerwasser stammen und zum Teil kurze Zeit in Brackwasser gehalten worden sind, schon mehrfach von anderen Autoren untersucht worden (WEBB 1940, ROBERTSON 1953, SHAW 1955). Es fehlen aber noch Analysen des Ionengehaltes der Körpersäfte und Gewebe von solchen Individuen der betreffenden Arten, die in Brackwasser aufgewachsen sind. Nur bei derartigen maximal an verdünntes Meerwasser angepaßten Exemplaren wird man einen zutreffenden Einblick in die Beziehungen zwischen dem Ionengehalt des Außen- und Innenmediums dieser Arten und eine richtige Vorstellung von dem Ausmaß ihrer ionenregulatorischen Fähigkeiten bekommen können. Auch im Zusammenhang mit der Frage nach den physiologischen Wirkungen der im Brackwasser vorhandenen Ionen (SCHLIEPER u. KOWALSKI 1956b) ist eine derartige Untersuchung von Bedeutung.

In der Kieler Förde (westliche Ostsee) kommen der Seestern *Asterias rubens* L., die Miesmuschel *Mytilus edulis* L. und die Strandkrabbe *Carcinus maenas* L. in Brackwasser von durchschnittlich 12 bis 18‰ Salzgehalt nebeneinander vor. Alle drei Arten sind hier auch fortpflanzungsfähig. Zahlreiche Exemplare dieser Tierarten wurden von mir in den Jahren 1955 und 1956 teils nach Hälterung in Fundortwasser, teils nach Überführung und kurzfristiger Anpassung an höher konzentriertes Meerwasser untersucht. Zum Vergleich wurden außerdem aus normalem Meerwasser (Nordsee) stammende Individuen herangezogen.

### 2. Material und Methoden<sup>1)</sup>

Sämtliche zur Untersuchung verwandten Ostseetiere stammten aus der Kieler Förde: Die Seesterne wurden bei Tonne Kiel C in der Strander Bucht vom Forschungskutter „Südfall“ gedredgt. Die Miesmuscheln konnten von den Pfählen der Kieler Anlegebrücken gesammelt werden. Ein Fischer fing die Strandkrabben in seinen Reusen. — Die aus der Nordsee stammenden Krabben wurden von der Biologischen Anstalt Helgoland aus List auf Sylt bezogen.

Die Tiere wurden in Aquarien gehalten, deren Meerwasser einen dem Herkunftsbereich entsprechenden Salzgehalt hatte. Für die Ostseetiere schwankte er zwischen 15,8 und 16,2‰, für die Nordseetiere zwischen 31,6 und 32,1‰. Vor jeder Untersuchung wurden die Seesterne und Miesmuscheln mindestens 24 Stunden, die Strandkrabben mindestens 48 Stunden in Meerwasser bzw. Brackwasser von entsprechendem, konstantem Salzgehalt aufbewahrt. Außerdem wurden Kieler Miesmuscheln durch stufenweise Überführung aus 16‰ an einen Salzgehalt von 31,6 bis 32,1‰

\*) Gekürzte und wenig geänderte Fassung einer Dissertation (1957), die auf Anregung und mit Unterstützung von Herrn Prof. Dr. C. SCHLIEPER, dem ich zu großem Dank verpflichtet bin, entstanden ist.

<sup>1)</sup> Eine ausführliche Beschreibung der angewandten Methoden enthält das Original der Dissertation.

angepaßt. Der Salzgehalt der Zwischenstufe betrug 24‰. Die Anpassung erstreckte sich über mehrere Tage. Die für die Untersuchungen während der Wintermonate im Stufenaquarium des Instituts gehälterten Strandkrabben wurden regelmäßig mit Seefisch- und Miesmuschelfleisch gefüttert.

Die Einstellung des Ostseewassers auf einen Salzgehalt von 15,8 bis 16,2‰ geschah durch Verdünnen mit Kieler Leitungswasser (16,5 DH). Das Meerwasser von 31,6 bis 32,1‰ S wurde durch Zufügen der fehlenden Salze zu natürlichem Ostseewasser aus der Kieler Förde hergestellt.

Meerwasser von 32‰ S und Brackwasser von 16‰ S sind folgendermaßen zusammengesetzt (berechnet nach BARNES 1954):

| Ionen                     | 32‰ S                    | 16‰ S |
|---------------------------|--------------------------|-------|
|                           | mMol/kg H <sub>2</sub> O |       |
| Na . . . . .              | 442,4                    | 217,3 |
| K . . . . .               | 9,367                    | 4,600 |
| Ca . . . . .              | 9,642                    | 4,927 |
| Mg . . . . .              | 50,41                    | 24,79 |
| Cl . . . . .              | 515,8                    | 253,4 |
| SO <sub>4</sub> . . . . . | 26,6                     | 13,08 |

Das benutzte natürliche Brackwasser aus der Kieler Förde war etwas abweichend von den hier angegebenen Werten zusammengesetzt. Besonders der Calcium- und Kaliumgehalt waren um einige Prozent höher (vgl. H. WITTE 1940). Die genaue Zusammensetzung der benutzten Außenmedien (Meer- und Brackwasser) ist aus den unten wiedergegebenen Tabellen zu ersehen.

Die Gewinnung der Körperflüssigkeiten geschah folgendermaßen: Die gut abgetrockneten Seeesterne wurden auf der Oberseite an den Armspitzen vorsichtig angeschnitten. Die austretende Flüssigkeit wurde in Bechergläsern aufgefangen. Bei *Mytilus* wurde nach Abtrocknen der Schalen und kräftigem Ausschwenken des eingeschlossenen Wassers der hintere Schließmuskel durchtrennt. Ein leichter Einschnitt in den Mantel genügte für den Austritt des Blutes. Bei den ebenfalls gründlich abgetrockneten Strandkrabben trat nach Durchschneiden eines Schreitbeingliedes die Blutflüssigkeit tropfenweise aus. Sämtliche Körperflüssigkeiten wurden unmittelbar nach ihrer Gewinnung zentrifugiert und gleichzeitig mit den jeweiligen Außenmedien der Tiere mit Hilfe der nachstehend beschriebenen Methoden untersucht.

Die Gewebsanalysen wurden an den Scherenmuskeln von *Carcinus* und dem großen Schließmuskel von *Mytilus* durchgeführt. Nach vorsichtigem Herauspräparieren wurde mit Filterpapier die anhaftende Körperflüssigkeit sorgfältig entfernt.

Die Trockenveraschung des Untersuchungsmaterials erfolgte im elektrischen Glühofen bei einer Temperatur von ca. 500°C.

Für die Bestimmung des Wassergehaltes wurde das Material bei 101 bis 105°C bis zur Gewichtskonstanz im Trockenschrank getrocknet.

Eiweiß wurde titrimetrisch nach KJELDAHL bestimmt.

Natrium und Kalium wurden flammenphotometrisch mit einer nach dem Modell von BELKE und DIERKESMANN konstruierten Apparatur im Institut für physiologische Chemie der Universität Kiel gemessen. \*)

Calcium und Magnesium wurden titrimetrisch mit Titriplex III (Merck), dem Dinatriumsalz der Äthylendiamintetraessigsäure, ermittelt. Als methodische Grundlagen für den Analysengang sind die Angaben von FLASCHKA u. HOLASEK (1951 und 1952) und SijDERIUS (1952) verwendet und der chemischen Zusammensetzung des Untersuchungsmaterials entsprechend modifiziert worden.

Zur Chloridbestimmung wurde die Methode nach VOLHARD benutzt.

Der Sulfatgehalt wurde nach dem von ROBERTSON u. WEBB (1939) ausgearbeiteten Verfahren ermittelt.

### 3. Ionengehalt der Körperflüssigkeiten

#### a) *Asterias rubens*

Die ionale Zusammensetzung der Körperflüssigkeit von *Asterias rubens* in normalem Meerwasser ist bereits zweimal untersucht worden. In Tab. 1 sind die von SMITH (1927) und COLE (1940) an *Asterias rubens*, sowie die von ROBERTSON (1949) an einer nahe verwandten Art ermittelten Werte wiedergegeben.

\*) Herrn Prof. Dr. H. Netter schulde ich besonderen Dank für wertvolle methodische Hinweise und für die Erlaubnis zur Benutzung eines Flammenphotometers in seinem Institut.

Tabelle 1

Relative Ionenkonzentrationen der Körperflüssigkeiten von *Asterias rubens* und *Marthasterias glacialis*

Ionenkonzentrationen des Außenmediums = 100

| Species                            | Autor     | Na  | K   | Ca  | Mg  | Cl  | SO <sub>4</sub> |
|------------------------------------|-----------|-----|-----|-----|-----|-----|-----------------|
| <i>Asterias rubens</i> . . . .     | SMITH     | 99  | 105 | 99  | 101 | 101 | 99              |
| <i>Asterias rubens</i> . . . .     | COLE      | 100 | 97  | 93  | 91  | 103 | 100             |
| <i>Marthasterias glacialis</i> . . | ROBERTSON | 100 | 111 | 101 | 98  | 101 | 99              |

Nach SMITH ist mit Ausnahme des Kaliums die Konzentration der Ionen innen und außen nahezu gleich. Der Kaliumgehalt des Innenmediums liegt nach diesem Autor um 5% höher als der des Außenmediums. Nach COLE hingegen differieren bei *Asterias* die Ionenkonzentrationen des Innen- und Außenmediums wesentlich stärker. Der Kaliumgehalt liegt hier etwas unter dem des Seewassers. Besonders auffallend sind die für Calcium und Magnesium gefundenen Werte, die 7 bis 9% unter den entsprechenden Werten des Außenmilieus liegen. ROBERTSON fand bei *Marthasterias glacialis* L. Werte, die sich denen des Seewassers eng anschließen. Nur Magnesium hat nach ihm einen etwas geringeren Wert, Kalium hingegen ist deutlich erhöht.

Die Unterschiedlichkeit der bei *Asterias rubens* gefundenen Werte ist wohl eher methodisch zu verstehen, als aus einer natürlichen Verschiedenheit der von beiden Autoren untersuchten Tiere herzuleiten, zumal es sich um den gleichen Fundort handelt. Einzig im Falle des Kaliums wäre, wie an späterer Stelle wiederholt gezeigt werden wird, bei der vielleicht geringen Zahl der Analysen auf Grund der Variationsbreite des Kaliumgehaltes ein Unterschied der vorliegenden Größenordnung denkbar.

Diese Möglichkeit wird ebenfalls gestützt durch die bei *Marthasterias glacialis* von ROBERTSON (1949) gemachten Beobachtungen. Er stellte fest, daß der Kaliumgehalt der Perivisceralflüssigkeit ein und desselben Tieres ohne Variierung des Außenmilieus 8 Tage nach der ersten Analyse von 111% auf 103% des Seewasserwertes gefallen war.

Auch Bestimmungen an *Echinus esculentus* erbrachten eine auffallende Verschiedenheit des Kaliumgehalts der Körperflüssigkeit. Während BETHE u. BERGER (1931) eine beachtliche Erhöhung konstatierten, fand ROBERTSON (1939) bei seiner ersten Untersuchung Gleichheit zwischen den Werten des Seewassers und denen seiner Versuchstiere; bei einer späteren Analyse (1949) ergab sich dagegen eine geringe Erhöhung des Kaliumgehalts in der Körperflüssigkeit. Da die Untersuchungen jedoch zu verschiedenen Zeiten des Jahres erfolgten, hält ROBERTSON es für möglich, daß ein Zusammenhang zwischen dem Kaliumgehalt der Körperflüssigkeit und dem Reifezustand der Gonaden besteht.

Vergleicht man diese Befunde mit den an anderen Meeresechinodermen gewonnenen Ergebnissen, insbesondere mit denen von BETHE u. BERGER (1931), KIZUMI (1935) und ROBERTSON (1939, 1949, 1953), so liegt es nahe, den von SMITH gefundenen Werten größere Wahrscheinlichkeit zuzubilligen und Kalium als das einzige in der Körperflüssigkeit von *Asterias rubens* aus normalem Seewasser angereicherte Ion anzusehen.

Wie der Mechanismus einer solchen Regulation funktioniert, erhellt nicht aus den vorliegenden Daten. Es können darüber vorläufig nur Vermutungen ausgesprochen werden.

Bei *Echinus esculentus* (BETHE u. BERGER 1931) und *Marthasterias glacialis* (ROBERTSON 1949) konnte gezeigt werden, daß der Kaliumgehalt im Wassergefäßsystem höher ist als in der Perivisceralflüssigkeit. Nach der Hypothese ROBERTSONS (1949) kommt bei Echinodermen der relativ hohe Kaliumgehalt im Wassergefäßsystem durch aktive Absorption dieses Ions aus dem umgebenden Meerwasser durch die Füßchenwandungen zustande. Aus dem Gefäßsystem sollen die Kaliumionen dann durch einfache Diffusion in die Perivisceralflüssigkeit gelangen. Da ein Teil des aktiv resorbierten Kaliums durch Exosmose auf dem Wege über die Kiemen der Dorsalseite (*Marthasterias*) oder des Laternen-coeloms (*Echinus*) wieder verlorengeht, muß der Kaliumgehalt der Perivisceralflüssigkeit entsprechend

niedriger ausfallen. ROBERTSON hält es aber für ebenso gut möglich, daß entweder die Kiemen der Sitz der aktiven Kaliumabsorption sind, oder aber beide Prozesse gemeinsam den Kaliumgehalt in der Perivisceralflüssigkeit regulieren.

Tabelle 2  
Ionengehalt der Körperflüssigkeit von *Asterias rubens* aus Brackwasser von 16‰ S (Kieler Förde)

|                           | mMol/kg H <sub>2</sub> O |                  | Binnenkonzentration<br>in % der<br>Außenkonzentration |
|---------------------------|--------------------------|------------------|---|
|                           | Außen-<br>medium         | Innen-<br>medium |   |
| Na . . . . .              | 215                      | 216,1 ± 2        | 100,4   |
| K . . . . .               | 4,98                     | 5,44 ± 0,05      | 109,2   |
| Ca . . . . .              | 5,56                     | 5,6 ± 0,04       | 100,7   |
| Mg . . . . .              | 24,05                    | 24,22 ± 0,2      | 100,7   |
| Cl . . . . .              | 252,8                    | 255,0 ± 2        | 100,9   |
| SO <sub>4</sub> . . . . . | 13,08                    | 13,05 ± 0,1      | 99,8  |
| Eiweiß . . . .            | —                        | 0,7 ± 0,12 g/l   | —   |
| Wasser . . . .            | 994 g/l                  | 993 ± 0,2 g/l    | —   |

Mit Hilfe der im vorhergehenden Kapitel beschriebenen Methoden wurde der Ionengehalt der Perivisceralflüssigkeit von *Asterias rubens* an Tieren der Kieler Förde bestimmt. Der Durchmesser der untersuchten Tiere betrug 10 bis 15 cm. Nach mindestens eintägiger Anpassung an das Wasser der Aquarien, deren Salzgehalt zwischen 15,8 und 16,2‰ schwankte, wurden Parallelbestimmungen der Ionen des umgebenden Brackwassers und der Perivisceralflüssigkeit durchgeführt. Die ermittelten Werte enthält Tabelle 2. Durch Umrechnung des Ionengehaltes der Perivisceralflüssigkeit in Procente des Ionengehaltes im Außenmedium werden die Zahlen besser vergleichbar. Spalte 3 der Tabelle macht deutlich, daß die prozentualen Abweichungen der Ionenwerte der Perivisceralflüssigkeit von denen des Brackwassers mit Ausnahme der für Kalium ermittelten Werte innerhalb der Fehlergrenzen der Bestimmungsmethoden lagen. Das Kalium dagegen zeigte im Innenmedium eine merkliche Erhöhung, die auf einer positiven Regulation beruhen kann.

Diese Ergebnisse stimmen mit den bei Meeresasterien herrschenden Verhältnissen überein: Dem osmotischen Gleichgewicht zwischen Innen- und Außenmedium der Tiere entspricht mit Ausnahme des leicht erhöhten Kaliumgehaltes eine weitgehende Übereinstimmung der einzelnen Ionenkonzentrationen innen und außen.

Vergleicht man den bei Brackwasserasterias gefundenen Kaliumwert mit dem von SMITH bei Atlantiktieren bestimmten, so zeigt sich bei Verdünnung des Außenmilieus im Innenmedium eine ansteigende Tendenz zur Kaliumkonzentration:

Asterias/Atlantik 105% des Seewasserwertes  
Asterias/Ostsee 109% des Brackwasserwertes.

Trotz langfristiger Anpassung an das Leben im Brackwasser zeigt also *Asterias rubens* in diesem Milieu weder osmoregulatorische noch zusätzliche ionenregulatorische Fähigkeiten. Seine Körperwände sind demgemäß für die Ionen des Außenmilieus permeabel. Mit Ausnahme einer wahrscheinlichen Kaliumregulation stellt sich durch Diffusion ein passives Gleichgewicht ein, das durch den DONNAN-Effekt keine meßbare Verschiebung erfährt, da der Eiweißgehalt der Perivisceralflüssigkeit minimal ist: 0,7 g/l.

Der Mechanismus der Kaliumregulation funktioniert wohl bei hoher wie bei niedriger Salzkonzentration der Umgebung in gleicher Weise. Wenn also das von ROBERTSON theoretisch erwogene Prinzip für Echinodermen in normalem Seewasser zutrifft, dürfte es auch für Brackwassertiere Gültigkeit haben.

Der Grund für die verstärkte Regulation des Kaliums bei den Asterien der salzärmeren Ostsee bleibt noch ungeklärt. Auf eine mögliche Kausalbeziehung zwischen der positiven Regulation des Kaliums und dem hohen Kaliumbedarf der Füßchen- und Ampullenmuskeln hat ROBERTSON (1949) verwiesen. Sie würde auch die verstärkte Regulation im Brackwasser verständlich erscheinen lassen.

b) *Mytilus edulis*

Zu den marinen Evertebraten, deren Körperflüssigkeit ebenfalls schon von mehreren Autoren analysiert wurde, gehört auch *Mytilus edulis*. Die Untersuchungsergebnisse dieser Forscher sind in Tabelle 3 zusammengestellt.

Sämtliche Tiere lebten im Bereich normal konzentrierten Meerwassers. BETHE u. BERGER (1931) veröffentlichten zwar Ionenwerte des Seewassers, die aber nicht parallel zur Analyse der Körperflüssigkeiten ermittelt wurden. Durch Interpolation wurde von mir die Konzentration der einzelnen Ionen für den Zeitpunkt der Blutuntersuchung errechnet. Die Gültigkeit dieser Zahlen setzt jedoch voraus, daß die Konzentrationsänderungen im Fundortwasser, die nach den Analysen von BETHE u. BERGER für Kalium sehr erheblich sind, sich kontinuierlich vollzogen. Überdies kann den Werten von BETHE u. BERGER, wie auch denen KROGHs (1939), keine hinlängliche statistische Sicherheit zuerkannt werden, da die Zahl der Bestimmungen zu gering ist (eine bis drei).

ROBERTSON (1953) gibt die Ionenkonzentrationen der Körperflüssigkeiten in Prozenten der entsprechenden Konzentration im dialysierten Plasma an. Die Exaktheit seiner Bestimmungsmethoden läßt auf große Genauigkeit der Werte schließen. POTTS (1954) bediente sich zur Hauptsache der gleichen Methoden für seine vergleichenden Bestimmungen an *Mytilus* und Anodonta.

Tabelle 3

Relative Ionenkonzentrationen der Körperflüssigkeit von *Mytilus edulis*. Ionenkonzentrationen des Außenmediums (1, 2, 4,) bzw. des dialysierten Plasmas (3) = 100

|                           | 1                         | 2               | 3                   | 4               |
|---------------------------|---------------------------|-----------------|---------------------|-----------------|
|                           | BETHE u. BERGER<br>(1931) | KROGH<br>(1939) | ROBERTSON<br>(1953) | POTTS<br>(1954) |
| Na . . . . .              | 96                        | 99              | 100                 | 99              |
| K. . . . .                | 87                        | 175             | 135                 | 118             |
| Ca . . . . .              | 110                       | —               | 99,5                | 113             |
| Mg . . . . .              | —                         | —               | 99,5                | 97              |
| Cl . . . . .              | 101                       | 94              | 100,5               | 99              |
| SO <sub>4</sub> . . . . . | —                         | 87              | 98                  | 100             |

Nach 2 Bestimmungen von FLORKIN u. BLUM (1934) beträgt der Proteingehalt des *Mytilus*-Blutes 1,2 (Blut von 39 Tieren) bzw. 1,7 mg/ml (Blut von 8 Tieren). ROBERTSON ermittelte 0,3 mg/ml. Diese Größenordnung bedingt noch keinen merklichen Donnan-effekt, so daß nach Dialyse die Ionenkonzentrationen der beiden dialysierten Flüssigkeiten — Plasma und Seewasser — untereinander und mit denen des ursprünglichen Seewassers nahezu übereinstimmen. Demzufolge ist es gleich, ob man die Binnenkonzentration der Ionen in Prozenten der Konzentration des Außenmediums oder des dialysierten Plasmas berechnet.

Für Natrium ermittelten sämtliche Autoren außer BETHE u. BERGER in der Körperflüssigkeit eine Konzentration, die nur innerhalb der Fehlergrenzen von der des Außenmediums abweicht. Der von BETHE u. BERGER für das Innenmedium angegebene Natriumgehalt liegt tiefer als der für das Außenmedium errechnete. Die von ihnen ermittelten Werte sind jedoch wenig wahrscheinlich. Natrium dürfte demnach als ein nicht reguliertes Kation im Blut von *Mytilus* anzusehen sein.

Die Kaliumwerte der einzelnen Autoren liegen auffallend weit auseinander. So übersteigt der aus den KROGH'schen Zahlen errechnete prozentuale Gehalt des Innenmediums den nach BETHE u. BERGER um ca. 200%. Bei Richtigkeit der Angaben beider Autoren müßte es sich um physiologisch verschiedene Rassen mit entgegengesetzter Regulation von Kalium handeln. Für eine solche Annahme läßt sich jedoch keine Begründung anführen. Abgesehen von BETHE u. BERGER geht aus den Angaben aller Autoren eine gewisse, wenn auch verschiedene Erhöhung des Kaliums in der Körperflüssigkeit hervor.

Nach BETHE u. BERGER, wie auch nach POTTS, ist der Calciumgehalt der Körperflüssigkeit höher als der des Außenmediums. Von ROBERTSON ist demgegenüber für Calcium keine Erhöhung festgestellt worden.

Für Magnesium hat ROBERTSON ebenfalls innen und außen gleiche Werte gefunden, während POTTS eine geringe Verschiedenheit konstatierte, die auf eine negative Regulation schließen ließe. Möglicherweise hat sich der von BETHE u. BERGER und POTTS angegebene relativ höhere Calciumgehalt in der Körperflüssigkeit durch Mitfällen von Magnesium bei der Ausfällung des Calciums im Analysengang ergeben. Daraus würde für Magnesium eine scheinbare Minderung der Konzentration im Innenmedium folgen.

Die Chloridwerte der Körperflüssigkeit stimmen mit Ausnahme des von KROGH ermittelten, der nur 94% des Seewasserwertes beträgt, fast mit denen des jeweiligen Außenmediums überein.

Der Sulfatgehalt des Innenmediums ist nach KROGH gegenüber dem des Außenmediums vermindert. Dagegen fanden ROBERTSON und POTTS gleiche Konzentrationen in Meerwasser und Körperflüssigkeit. Es ist möglich, daß in diesem Falle die unterschiedliche Genauigkeit der Bestimmungsmethoden zu verschiedenen Ergebnissen geführt hat.

Im Zusammenhang mit später zu besprechenden Gewebsuntersuchungen ergab sich die Notwendigkeit, die Ionenkonzentrationen in der Körperflüssigkeit von Miesmuscheln, die in normal konzentriertem Milieu gelebt hatten, erneut zu bestimmen. Zum Unterschied von den Tieren der vorgenannten Autoren handelte es sich um nur kurzfristig an einen Salzgehalt von ca. 32‰ angepaßte Individuen, die der Kieler Förde (Brackwasser von durchschnittlich 15‰ S) entstammten. Die Schalenlänge der Tiere betrug 6 bis 8 cm.

Sämtliche ermittelten Ionenkonzentrationen des Blutes waren denen des Seewassers fast gleich. Eine Ausnahme machte lediglich das Kalium, das in der Körperflüssigkeit der untersuchten Tiere merklich erhöht war. Ein Vergleich der in Tab. 3 und 4 enthaltenen Zahlen zeigt, daß eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den an Tieren der Kieler Förde gewonnenen Ergebnissen und denjenigen ROBERTSONS besteht. Nur die Kaliumwerte weichen etwas stärker voneinander ab, was wohl aus der großen individuellen Streuung zu erklären ist. Es besteht sonach eine Gleichheit der Ionenrelationen von Innen- zu Außenmedium zwischen Miesmuscheln, die nur kurzfristig an normal konzentriertes Seewasser adaptiert wurden, und solchen, die darin aufwuchsen.

Tabelle 4  
 Ionengehalt der Körperflüssigkeit von *Mytilus edulis* aus Brackwasser  
 von durchschnittlich 12 bis 18‰ S (Kieler Förde), kurzfristig angepaßt an  
 Meerwasser von 32‰ S

|                           | mMol/kg H <sub>2</sub> O |                  | Binnenkonzentration<br>in % der<br>Außenkonzentration |
|---------------------------|--------------------------|------------------|---|
|                           | Außen-<br>medium         | Innen-<br>medium |   |
| Na . . . . .              | 432,1                    | 434,4 ± 4        | 100,5   |
| K . . . . .               | 9,57                     | 12,53 ± 0,3      | 130,9   |
| Ca . . . . .              | 10,61                    | 10,71 ± 0,1      | 100,9   |
| Mg . . . . .              | 48,35                    | 48,8 ± 0,4       | 100,9   |
| Cl . . . . .              | 503,5                    | 507,5 ± 4        | 100,8   |
| SO <sub>4</sub> . . . . . | 26,3                     | 26,6 ± 0,3       | 101,1   |
| Wasser . . . .            | 988 g/l                  | 986 ± 0,2 g/l    |   |

Das vorliegende Zahlenmaterial läßt selbstverständlich keine direkten Rückschlüsse auf den Mechanismus einer möglichen Kaliumregulation zu. ROBERTSON (1949) führt Analysen der Nierensackflüssigkeit von Cephalopoden als Stütze für seine vage formulierte Theorie der Ionenregulation in der Körperflüssigkeit von Mollusken an. Nach seiner Auffassung soll sich die ins Pericard diffundierte Körperflüssigkeit dort mit dem Sekret der Pericardialdrüsen mischen und von hier in die Exkretionskanäle fließen, deren Sekrete dann bei möglicherweise gleichzeitiger Ionenresorption durch das Epithel dieser Kanäle eine weitere Konzentrationsänderung bewirken sollen. Da bezüglich der Aufnahme von Wasser und Ionen keine Versuchsergebnisse vorliegen, muß hier die Frage offengelassen werden, ob und inwieweit mehr oder weniger permeable Oberflächen, Pericardialdrüsen und Exkretionskanäle an einer positiven Regulation von Kalium im Blut von *Mytilus* in normal konzentriertem Seewasser beteiligt sind.

Bestimmungen der Ionenkonzentrationen in der Körperflüssigkeit von Tieren, die kurzfristig an verdünntes Meerwasser angepaßt worden waren, sind von KROGH (1938, 1939) durchgeführt worden. Auf die statistische Unzulänglichkeit seiner Ergebnisse ist bereits hingewiesen worden. — Den KROGH'schen Angaben für Natrium ist eine abnehmende Tendenz des Konzentrationsverhältnisses I/A bei fortschreitender Verdünnung des Meerwasser zu entnehmen. Es müßten demnach auch für Natrium unter diesen Umständen regulierende Mechanismen in Funktion treten. Eine zunehmende Tendenz der Konzentrationen ergibt sich dagegen aus dem Vergleich seiner Kaliumwerte. Es

Tabelle 5  
 Relative Ionenkonzentrationen der Körperflüssigkeit von *Mytilus edulis*  
 (kurzfristig an Brackwasser angepaßt)  
 Ionenkonzentrationen des Außenmediums = 100  
 (nach KROGH 1938, 1939)

| Salzgehalt<br>des Außenm. | Na | K   | Ca  | Mg | Cl  | SO <sub>4</sub> |
|---------------------------|----|-----|-----|----|-----|-----------------|
| 10 %                      | 93 | 488 | —   | —  | 104 | —               |
| 25 %                      | 94 | 161 | 103 | 96 | 97  | 86              |
| 33 %                      | 99 | 175 | —   | —  | 94  | 87              |

ist allerdings schwerlich einzusehen, weshalb bei 25<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S des Außenmediums die Regulation schwächer sein soll als bei 33<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S, während sie dann bei weiterer Verdünnung auf 10<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S wieder um ca. 300% zunehmen soll (vgl. Tab. 5). Eine Schädigung der kaliumregulierenden Mechanismen ist unwahrscheinlich und würde auch eher eine Angleichung der Werte des Innen- und Außenmediums zur Folge haben. — Der Chloridgehalt der Körperflüssigkeit erhöht sich gegenüber dem des Außenmilieus mit zunehmender Verdünnung. Für dieses Verhalten bietet sich schon eher eine Erklärungsmöglichkeit: Auf Grund der elektrostatischen Anziehung muß nämlich das Chlorid dem positiv regulierten Kalium zur Wahrung der Elektroneutralität folgen. — Das für Tiere in normalem Meerwasser ermittelte Verhältnis der Sulfatkonzentration I/A erfährt in salzärmerem Milieu keine Änderung.

Die eigenen Untersuchungen wurden im Gegensatz zu den Arbeiten KROGHS an Tieren durchgeführt, die im Brackwasser (Kieler Förde) aufgewachsen waren. Ihre Schalenlänge betrug ebenfalls 6 bis 8 cm. Die Parallelbestimmungen der äußeren und inneren Ionenkonzentrationen erfolgten frühestens einen Tag nach dem Einsetzen der Tiere in die Stufenbecken des Instituts, deren Salzgehalt zwischen 15,8 und 16<sup>0</sup>/<sub>00</sub> lag (vgl. Tab. 6).

Tabelle 6

Ionengehalt der Körperflüssigkeit von *Mytilus edulis* aus Brackwasser von 16<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S (Kieler Förde)

|                           | mMol/kg H <sub>2</sub> O |                  | Binnenkonzentration<br>in % der<br>Außenkonzentration |
|---------------------------|--------------------------|------------------|---|
|                           | Außen-<br>medium         | Innen-<br>medium |   |
| Na . . . . .              | 215                      | 213,4 ± 2,0      | 99,3  |
| K . . . . .               | 5,08                     | 7,51 ± 0,2       | 147,8   |
| Ca. . . . .               | 5,69                     | 5,77 ± 0,04      | 101,4   |
| Mg . . . . .              | 24,2                     | 24,46 ± 0,2      | 101,1   |
| Cl . . . . .              | 253,1                    | 252,6 ± 2        | 99,8  |
| SO <sub>4</sub> . . . . . | 13,18                    | 13,22 ± 0,1      | 100,3   |
| Eiweiß . . . . .          |                          | 1,4 ± 0,1 g/l    |   |
| Wasser . . . . .          | 994 g/l                  | 993 ± 0,2 g/l    |   |

Die Bestimmung des Proteingehaltes ergab eine weite Streuung der Einzelwerte, deren Mittel 1,4 mg/ml betrug. Der Unterschied gegenüber dem Wert, den ROBERTSON bei Tieren aus normal konzentriertem Seewasser gravimetrisch nach PETERS u. VAN SLYKE (1932) bestimmte, ist beträchtlich. Die beiden Werte, die von FLORKIN u. BLUM nach der Methode von GUILLAUMIN, WAHL u. LAURENCIN (1929) ermittelt wurden, fallen in die Variationsbreite der eigenen Messungen. In Ermangelung genauerer Daten kann hier nicht entschieden werden, ob die Ursache für das unterschiedliche Ergebnis der ROBERTSONSchen und der eigenen Messungen methodischer oder anderer Art ist.

Die Ionenkonzentrationen der Körperflüssigkeiten und des Brackwassers stimmten — von Kalium abgesehen — mit nur geringfügigen Abweichungen, die methodisch bedingt sind, überein.

Ein Vergleich mit den zuvor besprochenen Ergebnissen zeigt, daß sowohl im normal konzentrierten Seewasser als auch im Brackwasser dem osmotischen Gleichgewicht zwischen Innen- und Außenmilieu auch ein Gleichgewicht der einzelnen Ionen mit Ausnahme des in beiden Fällen im Innenmedium erhöhten Kaliums entspricht.

Aus den Kaliumwerten könnte auf eine zunehmende Regulation bei abnehmender Salzkonzentration des Wassers geschlossen werden:

*Mytilus*/32<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S: 131% des Seewasserwertes

*Mytilus*/16<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S: 148% des Brackwasserwertes.

Es läßt sich aber ebensogut denken, daß der durch das gewaltsame Öffnen der Schalen ausgelöste Reiz, der das Tier zu stärkster Muskelkontraktion veranlaßt, eine Kaliumregulation vortäuscht. Jeder Reiz geht nämlich mit einer starken Grenzflächenhydratation Hand in Hand, die ihrerseits eine erhöhte Permeabilität der von diesem Reiz erfaßten Zellmembranen zur Folge hat. Auf Grund dieser Tatsache wäre ein Konzentrationsausgleich zwischen intra- und extrazellulärer Flüssigkeit während des Erregungszustandes möglich, wie von MOND u. NETTER (1932) u. a. für erregte Muskeln nachgewiesen wurde. Dieses Verhalten könnte einmal den erhöhten Kaliumgehalt der Körperflüssigkeit an sich erklären, zum anderen aber auch zum Teil die Ursache für die unterschiedlichen Ergebnisse der einzelnen Autoren sein, da der ausgeübte Reiz sicher nicht überall gleich ist, bzw. die Tiere sehr unterschiedlich darauf reagieren dürften. So wäre auch die im Vergleich zu Meerwasserindividuen stärkere relative Erhöhung des Kaliumgehaltes in der Körperflüssigkeit von Brackwassertieren zu erklären, da die Kaliumkonzentration ihrer Zellen, wie später ausgeführt wird, nur etwa ein Drittel geringer ist als die von Tieren aus Meerwasser von 32<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S. Demgemäß dürfte der Austritt von Kalium aus den Zellen nach erfolgter Erregung eine „verstärkte Kaliumregulation“ vortäuschen.

Ähnliches könnte dann auch für *Asterias* gelten. Allerdings scheint mir hier der ausgeübte Reiz minimal zu sein. Ich möchte deshalb annehmen, daß die bei *Asterias* ermittelten Kaliumwerte in erster Linie aus einer tatsächlichen Regulation zu erklären sind.

Die langfristige Anpassung an das Leben im salzärmeren Milieu hat also bei *Mytilus edulis* keine osmoregulatorischen oder zusätzliche ionenregulatorische Mechanismen in Funktion treten lassen. Durch permeable Oberflächen stellt sich demnach infolge Diffusion ein passives Gleichgewicht der Ionen ein. Lediglich Kalium wird wahrscheinlich in der Körperflüssigkeit akkumuliert. Es steht der Annahme, daß sich eine Regulation auf gleiche Weise wie bei *Mytilus* im normal konzentrierten Meerwasser vollzieht, nichts entgegen.

#### c) *Carcinus maenas*

Auch der Ionenbestand der Körperflüssigkeit von *Carcinus maenas* ist bereits mehrfach untersucht worden. Es handelte sich dabei immer um Tiere aus normal konzentriertem Meerwasser, die vor ihrer Untersuchung entweder in ihrem ursprünglichen oder einem sehr ähnlichen Milieu gehalten wurden, in einigen Fällen aber auch kurzfristig an ein verdünntes oder abnorm zusammengesetztes Seewasser angepaßt worden waren.

Die Autoren haben teils einen Liter der analysierten Flüssigkeit, teils ein Kilogramm des Lösungsmittels als Bezugsgröße gewählt. Die so ermittelten Werte weichen um so mehr voneinander ab, je höher der Salzgehalt und besonders der Eiweißanteil des untersuchten Materials sind. Die Ionenkonzentrationen des proteinreichen Blutes von *Carcinus* sind daher, je nach Bezugsgröße, unterschiedlich. Infolgedessen sind die in Tabelle 7 aufgeführten Ergebnisse von WEBB nicht ohne weiteres mit denen der übrigen Autoren vergleichbar.

Die Werte der eigenen Bestimmungen, die an Nord- und Ostseetieren vorgenommen wurden, sind sowohl auf einen Liter der analysierten Flüssigkeit als auch auf ein Kilogramm des Lösungsmittels bezogen, um sie mit den Ergebnissen aus anderen Meeresgebieten genau vergleichen zu können. Für sämtliche Analysen wurden etwa je zur Hälfte männliche und weibliche Individuen verwandt. Die Größe der untersuchten Tiere war nicht einheitlich. Tiere, die sich kurz zuvor gehäutet hatten oder deren Häutung kurz bevorstand, blieben von der Untersuchung ausgeschlossen.

Tabelle 7  
Relative Ionenkonzentrationen der Körperflüssigkeit von *Carcinus maenas*,

Ionenkonzentrationen des Außenmediums = 100

A) ursprüngliche Werte auf 1 kg H<sub>2</sub>O bezogen

B) ursprüngliche Werte auf 1 l Flüssigkeit bezogen

|                           | BETHE<br>(1928)<br>(B) | BETHE u. BERGER<br>(1931)<br>(B) | BIALASZEWICZ<br>(1933)<br>(B) | WEBB<br>(1940)<br>(A) | SHAW<br>(1955)<br>(B) |
|---------------------------|------------------------|----------------------------------|-------------------------------|-----------------------|-----------------------|
| Na . . . . .              | —                      | 125                              | —                             | 111                   | 103                   |
| K . . . . .               | 130                    | 74                               | —                             | 121                   | 95                    |
| Ca . . . . .              | 119                    | 119                              | 119                           | 127                   | 123                   |
| Mg . . . . .              | 46                     | 54                               | 79                            | 36                    | 42                    |
| Cl . . . . .              | 98                     | 101                              | 103                           | 100                   | 98                    |
| SO <sub>4</sub> . . . . . | —                      | —                                | 93                            | 57                    | —                     |

Der Proteingehalt im Blut wurde nur bei Ostseetieren bestimmt. Er betrug im Mittel 55,9 mg/ml Blut. Dieser Wert stimmt fast mit demjenigen überein, den WEBB (1940) — freilich nicht mit dem Anspruch großer Genauigkeit — als Differenz von Trockengewicht und Salzgehalt des Blutes von Tieren aus normal konzentriertem Seewasser errechnete. WEBB fand auf diese Weise einen Durchschnittswert von 55 mg/ml. Die Übereinstimmung der Werte läßt auf eine ungefähre Gleichheit des Proteingehalts der Körperflüssigkeit von Tieren aus normalem und verdünntem Milieu schließen. Demgegenüber hatte DRILHORN-COURTOIS (1934) eine Zunahme des Proteingehaltes bei zunehmender Verdünnung des Außenmediums festgestellt.

Die Untersuchungen an Nordseetieren wurden in den Herbst- und Wintermonaten 1955/56 durchgeführt. In Tab. 8a sind die Ionenkonzentrationen der Körperflüssigkeit und des Seewassers wiedergegeben. Die Binnenkonzentrationen in Prozenten der Außenkonzentrationen enthält Tabelle 8b. Auf Grund der DONNAN-Bedingung und der Forderung nach Elektroneutralität, die ebenfalls erfüllt sein muß, führt der Eiweißgehalt des Blutes, dessen  $p_H$  im vorliegenden Falle größer ist als der des Isoelektrischen Punktes seiner Eiweißkomponenten, zu einer passiven Verschiebung der Ionen. Die Zahlen der Tab. 8 geben daher nicht ohne weiteres Aufschluß über das Regulationsvermögen von *Carcinus*. Zur genauen Beurteilung, ob und in welchem Grade eine Ionenregulation vorliegt, ist es notwendig, mit Hilfe des DONNAN-Faktors die gefundenen Zahlen zu korrigieren. WEBB (1940) fand bei Dialyseversuchen einen Durchschnittswert von 1,026 ( $=Na_i/Na_o = Cl_o/Cl_i = 1/SO_{4o}/SO_{4i}$  etc.), der auch für die eigenen Werte gelten kann.

Die Untersuchungen führten zu folgenden Ergebnissen: Der Natriumgehalt des Blutes war, auch unter Berücksichtigung des DONNAN-Faktors, gegenüber dem Außenmedium erhöht und könnte demnach als positiv reguliert angesehen werden. Auch die Werte aus anderen Meeresgebieten lassen auf eine positive Regulation schließen, deren Stärke allerdings unterschiedlich ist.

Tabelle 8  
 Ionengehalt der Körperflüssigkeit von *Carcinus maenas* aus Meerwasser  
 von 32‰ S (Nordseeindividuen)

a) Außen- und Innenkonzentrationen

|                           | Außenmedium              |        | Innenmedium              |        |
|---------------------------|--------------------------|--------|--------------------------|--------|
|                           | A.                       | B.     | A.                       | B.     |
|                           | mMol/kg H <sub>2</sub> O | mMol/l | mMol/kg H <sub>2</sub> O | mMol/l |
| Na . . . . .              | 431,8                    | 421,7  | 496,5 ± 4                | 465,9  |
| K. . . . .                | 9,51                     | 9,40   | 9,63 ± 0,1               | 9,03   |
| Ca . . . . .              | 10,53                    | 10,41  | 13,30 ± 0,3              | 12,47  |
| Mg . . . . .              | 48,02                    | 47,44  | 19,02 ± 0,4              | 17,84  |
| Cl . . . . .              | 504,7                    | 498,7  | 523,4 ± 5                | 490,9  |
| SO <sub>4</sub> . . . . . | 26,14                    | 25,83  | 17,73 ± 0,3              | 16,63  |
| Wasser . . . . .          | 988 g/l                  |        | 938 ± 2 g/l              |        |

b) Binnenkonzentrationen in Prozenten der Außenkonzentrationen

|            | Na    | K     | Ca    | Mg   | Cl    | SO <sub>4</sub> |
|------------|-------|-------|-------|------|-------|-----------------|
| A. . . . . | 114,9 | 101,3 | 126,3 | 39,6 | 103,7 | 67,8            |
| B. . . . . | 109,2 | 96,1  | 120,0 | 37,6 | 98,4  | 64,4            |

Beim Bezug der Kaliumwerte auf ein Kilogramm Wasser ergibt sich nahezu eine Gleichheit der Werte von Innen- und Außenmedium. Wird der Kaliumgehalt auf einen Liter der untersuchten Flüssigkeit bezogen, so ist der des Innenmediums sogar etwas niedriger. Der Mittelwert wurde aus Werten gebildet, die teils über, teils unter dem Seewasserwert lagen, oder aber mit ihm übereinstimmten. Die Streuung der Einzelwerte deutet demnach auf ein passives Gleichgewicht.

Der Calciumgehalt im Blut der Nordseetiere war etwa um ein Viertel höher als der des Seewassers. Bei der Beurteilung des Regulationsvermögens für Calciumionen ist außer dem DONNAN-Gleichgewicht die Neigung des Calciums zur Bildung von Komplexen und undissoziierten Salzen zu berücksichtigen. Ein nichtionisierter Calciumanteil im Blut von *Carcinus* wurde durch die Dialyseversuche WEBBS (1940) ermittelt: er fand im dialysierten Blut 117,9% der im dialysierten Seewasser vorhandenen Calciummenge. Daraus ergibt sich, daß im Innenmedium der Nordseetiere über den komplex gebundenen Anteil hinaus ein Überschuß an Calcium vorhanden ist, der wohl durch Regulation bewirkt ist. Ein sehr ähnliches Verhältnis der inneren zur äußeren Calciumkonzentration wurde auch bei Tieren aus anderen Meeresgebieten festgestellt.

Der Magnesiumgehalt des Innenmediums der Nordseetiere war nach meinen Untersuchungen weitaus geringer als der des Seewassers. Auch das Zahlenmaterial früherer Autoren läßt auf eine negative Regulation schließen. Jedoch hat diese nach den einzelnen Autoren eine unterschiedliche Stärke.

Für Chlorid kann demgegenüber nach den vorliegenden Werten eine geringe positive Regulation angenommen werden. Die Werte der übrigen Autoren sind gleichfalls nur wenig vom Chloridgehalt des jeweiligen Außenmediums verschieden.

Der Sulfatgehalt im Blut der Nordseetiere war wesentlich niedriger als der im Außenmilieu, was ebenfalls bei Exemplaren anderer Meeresgebiete nachgewiesen wurde.

Die Brackwassertiere der Ostsee wurden in zwei Serien untersucht: a) während der Sommermonate 1955; b) während der Wintermonate 1955/56.

Bei den Untersuchungen ergab sich (vgl. Tab. 9), daß der Natriumgehalt im Blut der Ostseetiere um mehr als die Hälfte gegenüber dem des Außenmediums erhöht war. Der Unterschied zwischen Sommer- und Wintertieren war unbedeutend. Verglichen mit den Nordseetieren war die Erhöhung bei den Ostseetieren wesentlich stärker.

Sowohl bei Sommer- als auch bei Wintertieren ließ sich im Blut ein dem Außenmedium gegenüber bedeutend höherer Kaliumgehalt feststellen. Jedoch zeigten sich deutliche Konzentrationsunterschiede zwischen Sommer- und Wintertieren, die kaum durch die Streuung der Einzelwerte bedingt sein können. Daß die

Tabelle 9  
Ionengehalt der Körperflüssigkeit von *Carcinus maenas* aus Brackwasser von 16‰ S (Ostseeindividuen)

a) Außen- und Innenkonzentrationen in mMol/kg H<sub>2</sub>O

|                           | Sommertiere |              | Wintertiere |             |
|---------------------------|-------------|--------------|-------------|-------------|
|                           | Außenmedium | Innenmedium  | Außenmedium | Innenmedium |
| Na . . . . .              | 217,9       | 361,4 ± 4    | 216,2       | 356,1 ± 4   |
| K. . . . .                | 4,96        | 10,04 ± 0,1  | 5,01        | 8,70 ± 0,2  |
| Ca . . . . .              | 5,70        | 9,92 ± 0,4   | 5,94        | 10,07 ± 0,3 |
| Mg . . . . .              | 24,6        | 14,5 ± 0,3   | 24,2        | 13,25 ± 0,4 |
| Cl . . . . .              | 252,5       | 382,7 ± 5    | 252,8       | 378,8 ± 5   |
| SO <sub>4</sub> . . . . . | 13,30       | 8,22 ± 0,2   | 13,03       | 8,54 ± 0,2  |
| Eiweiß . . . . .          | —           | 55,9 ± 2 g/l | —           | —           |
| Wasser . . . . .          | 994 g/l     | 947 ± 3 g/l  | 994 g/l     | 946 ± 2 g/l |

b) Binnenkonzentrationen in Prozenten der Außenkonzentrationen

|             | Na    | K     | Ca    | Mg   | Cl    | SO <sub>4</sub> |
|-------------|-------|-------|-------|------|-------|-----------------|
| Sommertiere | 165,9 | 202,4 | 174,1 | 58,9 | 151,6 | 61,8            |
| Wintertiere | 164,5 | 173,6 | 170,0 | 54,8 | 149,9 | 65,6            |

Konzentration im Blut der Wintertiere geringer war, erklärt vielleicht ihre geringe Aktivität in der kalten Jahreszeit. Ähnliche Beobachtungen machten BETHE u. BERGER (1931) an *Cancer pagurus*. Auch die Kaliumkonzentration im Blut des Igels ist nach SUOMALAINEN (1954) während des Winterschlafes bedeutend reduziert. Es ist deshalb nicht abwegig, anzunehmen, daß der Unterschied zwischen dem Ergebnis der eigenen Kaliumbestimmungen an Nordseetieren, die im Winter durchgeführt wurden, und dem von WEBB (1940) mitgeteilten, der kein Datum für seine Analysen angegeben hat, wohl auf verschiedene Untersuchungszeiten zurückzuführen ist. Demnach dürften bei *Carcinus* auch in normal konzentrierten Meeren jahreszeitlich bedingte Schwankungen des Kaliumgehaltes auftreten.

Der Calciumgehalt des Blutes der Sommer- und der Wintertiere war in jedem Falle bedeutend höher als in den entsprechenden Außenmedien. Vergleicht man die Mittelwerte (in Prozenten des Calciumwertes des dazugehörigen Außenmediums) der Sommer- und Wintertiere, so ergeben sich nur geringfügige Unterschiede, denen keine physiologische Bedeutung zukommen kann und die sehr wohl aus der Streuung der Einzelwerte erklärt werden können. Wegen der schon erwähnten Neigung des Calciums zur Bildung von Komplexen und undissoziierten Salzen ist die tatsächliche positive Regulationsleistung geringer als der Differenz von Innen- und Außenmedium nach Berücksichtigung des DONNAN-Faktors entspricht. Da nicht anzunehmen ist, daß der nichtionisierte Anteil des Calciums prozentual mehr als doppelt so groß ist wie im Blut der Nordseetiere, kann auf eine höhere Regulationsleistung gegenüber Nordseetieren geschlossen werden.

Die mittleren Magnesiumwerte des Blutes von Sommer- und Wintertieren unterschieden sich nur wenig. In beiden Fällen betrug die Binnenkonzentration zwischen 50 und 60% der Außenkonzentration. Im Vergleich zu den Nordseetieren war bei den Ostseetieren der Magnesiumgehalt im Blut zwar quantitativ geringer, jedoch längst nicht so stark negativ reguliert wie bei jenen. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu dem Befund WEBBS (1940), der bei kurzfristig an ein verdünntes Medium angepaßten Exemplaren eine Zunahme der negativen Regulationsleistung bezüglich Magnesium feststellte (vgl. Tab. 10).

Die Chloridkonzentration im Blut der Ostseetiere überstieg die des Brackwassers um rund die Hälfte. Sommer- und Wintertiere zeigten keine Unterschiede. Der Chloridgehalt ist also im Blut der Ostseetiere weitaus stärker erhöht.

Tabelle 10

Relative Ionenkonzentrationen der Körperflüssigkeit von *Carcinus maenas*, kurzfristig angepaßt an  $\frac{2}{3}$  verdünntes Meerwasser (S 20<sup>0</sup>/<sub>100</sub>).

Ionenkonzentrationen des Außenmediums = 100  
(Nach WEBB, 1940)

| Na  | K   | Ca  | Mg | Cl  | S <sub>4</sub> |
|-----|-----|-----|----|-----|----------------|
| 135 | 142 | 134 | 31 | 125 | 46             |

Die Sulfatwerte des Blutes lagen bei Sommer- und Wintertieren tiefer als die des Außenmediums und unterschieden sich untereinander nur auf Grund der Streuung der Einzelwerte. Die Stärke der negativen Regulation war bei Nord- und Ostseetieren, also in normalem und verdünntem Milieu gleich. WEBB (1940) hatte hingegen auch für Sulfat eine noch stärker negative Regulation bei kurzfristig an  $\frac{2}{3}$  verdünntes Meerwasser angepaßten Individuen gefunden.

Aus diesen Einzelergebnissen ist zu folgern, daß der Ionengehalt im Blut von *Carcinus maenas* mit Ausnahme des Kaliums im Laufe eines Jahres konstant bleibt. Da sich alle Individuen in der Normalphase (= zwischen zwei Häutungen) befanden, wurden kurzfristig auftretende Schwankungen des Calciumgehaltes, die mit der Häutung im Zusammenhang stehen (ROBERTSON 1937), nicht miterfaßt. Im Blut der Brackwassertiere ist also im Sommer und im Winter die Konzentration an Natrium, Kalium, Calcium und Chlorid höher als im Außenmedium, an Magnesium und Sulfat dagegen niedriger.

Um einen genauen Vergleich mit den Nordseetieren zu ermöglichen, wurden die Binnenkonzentrationen der Ostseeindividuen (Wintertiere) auf ein Außen-

medium bezogen, daß genau 50% der im Außenmedium der Nordseetiere bestimmten Ionenmengen enthielt. Die so erhaltenen Werte wurden in Prozent der im Blut der Nordseetiere gemessenen Ionenkonzentrationen umgerechnet.

|          |       |            |       |
|----------|-------|------------|-------|
| Natrium: | 71,7% | Magnesium: | 69,1% |
| Kalium:  | 85,8% | Chlorid:   | 72,4% |
| Calcium: | 67,3% | Sulfat:    | 48,3% |

Bei relativ gleicher Einstellung hätte sich für alle Ionenkonzentrationen ein Wert von 50% ergeben müssen!

Zur Klärung des Problems der Ionenregulation wurden von zahlreichen Autoren Beiträge geleistet (BETHE 1929, SCHLIEPER 1929b, BETHE u. BERGER 1931, MARGARIA 1931, PANTIN 1931, SCHOLLES 1933, NAGEL 1934, BETHE, v. HOLST u. HUF 1935, WEBB 1940). Nach einer von NAGEL entwickelten und von WEBB erweiterten Hypothese werden sowohl in normalem als auch in verdünntem Milieu Natrium, Kalium, Calcium und Chlorid aktiv absorbiert, und zwar in stärkerem Maße, als sie durch Diffusion wieder verlorengehen. Magnesium und Sulfat können dagegen passiv entsprechend dem Konzentrationsgradienten durch Diffusion eindringen. In dem blutisotonischen Harn, der von den Antennendrüsen ausgeschieden wird (SCHLIEPER 1929b, NAGEL 1934) ermittelte WEBB (1940) eine geringere Konzentration an Kalium als im Blut, dagegen eine höhere an Magnesium (ähnlich wie bereits vorher SCHOLLES 1933 bei Eriocheir in Meerwasser gezeigt hatte) und an Sulfat. Hieraus schloß WEBB, daß aktive Kräfte diese Konzentrationsunterschiede bewirken und nimmt für die übrigen Ionen ein passives, durch Diffusion bewirktes Gleichgewicht zwischen Blut und Harn an. Die Ausscheidungsrate für Harn ist um so höher, je niedriger die äußere Salzkonzentration ist (NAGEL 1934). Während aus normal konzentriertem Milieu Wasser auf aktivem Wege aufgenommen werden muß, kann es in verdünntem Milieu infolge der höheren Konzentration des Innenmediums passiv eindringen.

Nach den oben mitgeteilten eigenen Ergebnissen kann auf die Konzentrationsverhältnisse der analysierten Ionen sowohl bei Nordsee- als auch bei Ostseetieren die Hypothese von WEBB (1940) Anwendung finden. Es muß jedoch angenommen werden, daß die kaliumregulierenden Mechanismen bei den Individuen in normalem Meerwasser im Winter außer Funktion sind. Die Kaliumionen dringen dann wohl passiv aus dem Meerwasser ins Blut ein und wandern auch passiv in den Harn bzw. werden aus dem Primärharn (= Serumultrafiltrat) nicht wieder oder nur in geringem Umfange rückresorbiert. Aus dem Gegensatz zu den Ergebnissen WEBBS an kurzfristig an verdünntes Meerwasser angepaßten Tieren muß gefolgert werden, daß bei den Brackwassertieren die langfristige Anpassung eine Herabsetzung der aktiven Ausscheidung von Magnesium und Sulfat bewirkt hat.

Es ist weiterhin denkbar, daß den Milieukonzentrationen der einzelnen Ionen eine spezifisch physiologische Bedeutung zukommt, da deren Konzentrationsverhältnisse im normalen Meerwasser und im Brackwasser untereinander verschieden sind. Besonders die absolute Menge des Kaliums ist im Blut der Ostseetiere kaum geringer als im Blut der Nordseetiere. Diese Tatsache mag mit in erster Linie ausschlaggebend dafür sein, daß *Carcinus maenas* befähigt ist, die Lebensbedingungen des Brackwassers zu ertragen.

#### 4. Ionengehalt des Muskelgewebes von *Mytilus edulis* und *Carcinus maenas*

Die Analysen wurden vergleichsweise an den Scherenmuskeln von *Carcinus maenas* und dem hinteren Schließmuskel von *Mytilus edulis* durchgeführt. Die Herkunft der Tiere und der Salzgehalt ihres Milieus waren die gleichen wie bei den Exemplaren, deren Körperflüssigkeiten in Parallelbestimmungen untersucht worden waren.

Das Gewebe wurde nach vorsichtigem Herauspräparieren auf Filtrierpapier abgetupft, um anhaftende Körperflüssigkeit zu entfernen.

Während die eigenen Untersuchungen im Gange waren, erschienen die Arbeiten SHAW'S (1955a, b) über die Ionenregulation in Muskelfasern von *Carcinus maenas* aus normalem und verdünntem Milieu. An letzteres waren die Tiere nur kurzfristig angepaßt worden.

Ein wesentlicher methodischer Unterschied gegenüber den eigenen Analysen besteht darin, daß SHAW die Muskelstücke und Einzelfasern zuerst auf Filtrierpapier abtrocknete, dann in isotonischer Traubenzuckerlösung schwenkte (Dauer bis 30 Sekunden) und danach abermals die anhaftende Flüssigkeit mit Filtrierpapier absaugte. Hierdurch sollte die gänzliche Befreiung der Zellen von anhaftender Körperflüssigkeit erzielt werden. Der Autor räumt selbst die Möglichkeit eines geringen Ionenverlustes während des Eintauchens in die Traubenzuckerlösung und anschließend beim zweiten Absaugen durch Austritt aus den Zellen ein. Den „Beweis“ für die Exaktheit seiner Methode sieht SHAW in der Übereinstimmung der von ihm bei Einzelfasern und Muskelstücken ermittelten Ionenkonzentrationen.

Nach theoretischen Berechnungen ist, wie nachfolgendes Beispiel zeigt, auf Grund des ersten FICKSchen Diffusionsgesetzes bei Muskelstücken von einigen Millimetern Dicke die Entfernung der eingeschlossenen Körperflüssigkeit in einer so kurzen Zeit nicht möglich.

$$\text{Aus der Gleichung } m = -F \cdot D \cdot \frac{\Delta c}{\Delta x} \cdot t$$

$m$  = Masse des diffundierten Stoffes (in Gramm)  
 $F$  = Fläche (in  $\text{cm}^2$ )  
 $D$  = Diffusionskonstante  
 $-\frac{\Delta c}{\Delta x}$  = Konzentrationsgefälle  
 $t$  = Zeit (in sec)

erhält man durch Umformung  $t = \frac{x^2}{2D}$

Sind die Strecke  $x$  (= Radius des Muskelstückes) und die Diffusionskonstante  $D$  (für Glukose =  $0,45 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ sec}^{-1}$ ), so läßt sich  $t$  wie folgt berechnen:

a)  $x = 1 \text{ mm}$ :

$$t = \frac{(0,1)^2}{0,9 \cdot 10^{-5}} = 1,1 \cdot 10^2 \text{ sec}$$

b)  $x = 2 \text{ mm}$ :

$$t = \frac{(0,2)^2}{0,9 \cdot 10^{-5}} = 4,5 \cdot 10^2 \text{ sec}$$

c)  $x = 3 \text{ mm}$ :

$$t = \frac{(0,3)^2}{0,9 \cdot 10^{-5}} = 10^3 \text{ sec}$$

Bei einem Radius des Muskelstückes von einem bzw. zwei oder drei Millimetern wäre also erst nach 110 bzw. 450 oder 1000 Sekunden ein Konzentrationsausgleich erreicht, d. h. es wären alle im Zellzwischenraum befindlichen Salze ausgeschwemmt worden. Berücksichtigt man aber, daß das Diffusionsgefälle im vorliegenden Falle infolge des Konzentrationsausgleiches immer kleiner wird, so folgt daraus, daß die Vorgänge in Wirklichkeit sogar noch längere Zeit in Anspruch nehmen, zumal der Diffusionswiderstand des Gewebes wegen der relativ (d. h. im Vergleich zur Größe der diffundierenden Moleküle) großen Interzellularräume vernachlässigt werden kann.

Um zu vermeiden, daß eine unbekannte Ionenmenge aus den Muskelstücken ausgeschwemmt wurde, unterblieb also bei den eigenen Untersuchungen jegliche über das oben erwähnte Abtupfen hinausgehende Vorbehandlung.

Tabelle 11  
Wassergehalt der untersuchten Muskeln

| Salzgehalt des Außenmediums      | 32 <sup>o</sup> / <sub>100</sub> | 16 <sup>o</sup> / <sub>100</sub> |
|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| <i>Mytilus edulis</i> . . . . .  | 71,3 ± 0,3%                      | 76,7 ± 0,2%                      |
| <i>Carcinus maenas</i> . . . . . | 73,6 ± 0,2%                      | 77,4 ± 0,2%                      |

Die Bestimmung des Wassergehaltes ergab, daß der Schließmuskel von *Mytilus* etwas weniger Wasser enthält als die Scherenmuskeln von *Carcinus*. Bei beiden Arten war das Muskelgewebe der Ostsee-Exemplare wasserhaltiger, und zwar enthielt die Muskulatur von *Mytilus* aus Brackwasser von 16<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S im Mittel 7,6%, die von *Carcinus* 5,2% mehr. Dieser relativ höhere Wassergehalt der Brackwassertiere hat offenbar eine Stabilitätsverminderung der lebenden plasmatischen Struktur zur Folge, wie aus Beobachtungen von SCHLIEPER u. KOWALSKI (1956a, 1957) hervorgeht. Die Autoren stellten fest, daß in Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S die Hitzeresistenz des Kiemengewebes von *Mytilus*, die als Maß für die Stabilität der Zellkolloide diente, nur halb so groß war wie in Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S. Für die Zunahme des Wassergehaltes bei Verringerung der äußeren Salzkonzentration können drei Ursachen in Fragen kommen:

1. Osmotische Wasseraufnahme in die Muskelfasern;
2. Austreten diffusibler Partikel aus den Muskelfasern;
3. Veränderung des Interzellularvolumens, und damit der eingeschlossenen Menge an Körperflüssigkeit.

Tabelle 12

Ionengehalt der untersuchten Muskeln von *Mytilus edulis* und *Carcinus maenas* aus Meerwasser von 32<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S und Brackwasser von 16<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S.

Alle Werte in mMol/kg HO<sub>2</sub>

| Salzgehalt des Außenmediums | <i>Mytilus edulis</i>           |                                 | <i>Carcinus maenas</i>          |                                 |
|-----------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|
|                             | 32 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> | 16 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> | 32 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> | 16 <sup>0</sup> / <sub>00</sub> |
| Cl . . . . .                | 233,2 ± 4                       | 118 ± 3                         | 111 ± 2                         | 82,7 ± 1                        |
| Na . . . . .                | 208,7 ± 5                       | 109,5 ± 3                       | 108,8 ± 3                       | 78,4 ± 2                        |
| K . . . . .                 | 137,0 ± 3                       | 82,4 ± 2                        | 122,6 ± 2                       | 110,7 ± 2                       |
| Ca . . . . .                | 6,17 ± 0,1                      | 3,85 ± 0,1                      | 7,1 ± 0,2                       | 5,85 ± 0,1                      |
| Mg . . . . .                | 31,9 ± 1                        | 19,35 ± 0,5                     | 16,6 ± 0,4                      | 12,6 ± 0,3                      |

In Tabelle 12 sind die gefundenen Ionenkonzentrationen der untersuchten Muskelgewebe wiedergegeben. Sowohl in normal konzentriertem Milieu als auch in Brackwasser war die Chloridkonzentration des Schließmuskels von *Mytilus* wesentlich höher als die der Scherenmuskeln von *Carcinus*. Bei beiden Arten ließ sich eine konstante Proportion der Chloridkonzentration des Blutes zu der des Gewebes feststellen. Für *Mytilus* betrug sie 1 : 0,5, für *Carcinus* 1 : 0,2. Das Verhältnis der Chloridkonzentration des Gewebes von Tieren aus normalem Seewasser zu der von Brackwassertieren entsprach daher dem Verhältnis der Chloridwerte der Körperflüssigkeiten: *Mytilus* = 1 : 0,5; *Carcinus* = 1 : 0,7.

Die Natriumkonzentration war im Gewebe beider Tierarten ungefähr der Chloridkonzentration gleich. Dies gilt sowohl für Exemplare aus normal konzentriertem Milieu als auch für die aus Brackwasser. Es bestanden also auch für Natrium annähernd die gleichen Proportionen wie sie für den Chloridgehalt in Körperflüssigkeit und Gewebe der untersuchten Tiere festgestellt wurden (*Mytilus*: 1 : 0,5; *Carcinus*: 1 : 0,2).

Eine Entscheidung darüber, wie sich die Natrium- und Chloridkonzentrationen auf die beiden Phasen des Gewebes (Intra- und Extrazellularraum) aufteilen, kann nicht getroffen werden. Nach Annahme früherer Autoren STEINBACH 1940a, HAYES u. PELLUET 1947) kommen Natrium und Chlorid unter normalen Bedingungen fast ausschließlich

extrazellulär vor. Bei marinen Evertebraten konnten jedoch in Nerven- und Muskelfasern bedeutende Chloridmengen festgestellt werden (STEINBACH 1941, SHAW 1955a).

Für den Fall, daß die im Gewebe gefundenen Chlorid- und Natriummengen sich nur außerhalb der Zellen befinden, ließe sich der Zellzwischenraum als sog. Chlorid- bzw. Natriumraum in Prozent des Frischgewichtes nach der Formel

$$\frac{\text{mMol Cl/g Gewebe}}{\text{mMol Cl/g Blut}} \cdot 100$$

errechnen. Es muß hierbei jedoch die Voraussetzung erfüllt sein, daß die Konzentration des Außenmediums der Tiere, deren Körperflüssigkeit in bezug auf Chlorid und Natrium untersucht wurde, die gleiche war wie die bei den Tieren, deren Gewebe analysiert wurde. Einige Versuche, mit Hilfe verschiedener Methoden (z. B. mit Inulin, Rhodanid Cholin, Natriumisotopen usw.) die Größe des Interzellularraums zu bestimmen, haben jeweils bei ein und demselben Objekt zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen geführt und befriedigen daher nicht (KROGH 1944, HEINZ u. NETTER 1956).

Da aber auch aus fiktiven Zahlen über die Größe des Zellzwischenraums („Chloridraum“) gewisse Rückschlüsse auf die Konzentrationsverteilung anderer Ionen gezogen werden können, wurden sie für das Muskelgewebe der untersuchten Tiere errechnet.

Die den Fußmuskel von *Mytilus* betreffende Angabe von PELLUET u. HAYES (1947) über die Größe des „Natriumraums“ und ihre darauf basierenden Berechnungen der intrazellulären Ionenkonzentrationen können nicht zum Vergleich herangezogen werden, da die Natriumwerte der Körperflüssigkeit (Nordseetiere, nach BETHE u. BERGER 1931) und des Gewebes (Ostseetiere, nach BIALASZEWICZ u. KUPFER 1935) an Tieren aus sehr unterschiedlich konzentrierten Medien ermittelt worden waren.

Tabelle 13

Zellzwischenraum in der Muskulatur von *Mytilus edulis* und *Carcinus maenas*, in Gewichtsprozent unter der Annahme berechnet, daß sich das gesamte Chlorid extrazellulär befindet

| Salzgehalt des Außenmediums | 32‰   | 16‰   |
|-----------------------------|-------|-------|
| <i>Mytilus</i> . . . . .    | 33,2% | 36,1% |
| <i>Carcinus</i> . . . . .   | 17,4% | 18,0% |

Bei Brackwasser- und Meerwasserindividuen derselben Art ist also der sog. „Chloridraum“ nahezu konstant. Es besteht jedoch ein bedeutender Unterschied zwischen den *Mytilus*- und den *Carcinus*-Muskelwerten. Der *Mytilus*-Muskel hat einen doppelt so großen „Chloridraum“ wie der *Carcinus*-Muskel. Selbst unter Berücksichtigung, daß ein Teil des Chlorids und des Natriums intrazellulär vorkommen, legen diese Zahlen doch die Vermutung nahe, daß ein erheblicher Unterschied in der Größe der extrazellulären Phase bei beiden Tierarten besteht. Da der Schließmuskel von *Mytilus* aus glatten Fasern besteht, die Scherenmuskulatur von *Carcinus* dagegen quergestreift ist, ist es denkbar, daß zwischen der Größe des Zellzwischenraums und der Art der Muskelfasern eine Beziehung besteht. Auch bei Vertebraten konnten bezüglich Natrium und Chlorid große Konzentrationsunterschiede in glatten und quergestreiften Muskeln festgestellt werden. Beim Rind fand WILKINS (1933—34) in glatten Muskeln Natriumkonzentrationen, die das Mehrfache des in gestreiften Muskeln vorgefundenen Natriumgehaltes betragen.

Wenn man als maximalen Zellzwischenraum den errechneten „Chloridraum“ annimmt, entfallen auf diesen von den gefundenen Kaliummengen, die in Tabelle 14 wiedergegebenen Anteile:

Tabelle 14  
 Extrazellulärer Kaliumgehalt der untersuchten Muskeln, unter der  
 Annahme berechnet, daß sich das gesamte Chlorid extrazellulär be-  
 befindet

Werte in mMol/kg Frischgewicht

| Salzgehalt des Außenmediums | 32% | 16% |
|-----------------------------|-----|-----|
| Mytilus . . . . .           | 4,0 | 2,7 |
| Carcinus . . . . .          | 1,5 | 1,4 |

Im Vergleich zu den gefundenen Gesamtmengen an Kalium sind diese Werte äußerst gering. Hieraus ist zu folgern, daß Kalium fast ausschließlich (96—99%) intrazellulär vorkommt, und zwar in einer Konzentration, die den Kaliumgehalt des Blutes weit übersteigt. Das Verhältnis von Blutkalium- zu Gewebekaliumgehalt betrug bei Brackwasser- und Meerwasserindividuen für *Mytilus* 1 : 11, für *Carcinus* 1 : 12,7. Die Kaliumkonzentration im Gewebe der Brackwassermiesmuscheln hatte eine Höhe von ca. 60% des bei den Meerwasserindividuen ermittelten Wertes (vgl. Tabelle 12). Bei *Carcinus* aus Brackwasser waren es ca. 90%. Nahezu die gleichen Prozentwerte waren für die entsprechenden Kaliumkonzentrationen im Blut beider Tierarten ermittelt worden. Bei den Meerwasserexemplaren war der Kaliumgehalt der Muskel von *Mytilus* und *Carcinus* nicht sehr verschieden. In Brackwasser bestand eine weit größere Differenz. An der Schlagintensität der frontalen Kiemencilien von *Mytilus* konnten SCHLIEPER u. KOWALSKI (1956b) durch Erhöhung des Kaliumgehaltes in Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> S nachweisen, daß Kalium die Aktivität dieser Tiere steigert. Daß *Carcinus* in der Ostsee eine kaum geringere Aktivität besitzt als in der Nordsee, die von *Mytilus* hingegen — wie von SCHLIEPER mehrfach nachgewiesen wurde — in Brackwasser deutlich herabgesetzt ist, kann mit SCHLIEPER als eine Folge der Tatsache betrachtet werden, daß der Kaliumgehalt des Gewebes von *Carcinus* in Brackwasser nur wenig, der von *Mytilus* aber sehr stark verringert ist (vergl auch SCHLIEPER 1957).\*

Der Calciumgehalt des Gewebes war bei beiden Tierarten niedriger als der des Blutes. Die Verhältnisse von Blut- zu Gewebecalciumgehalt stimmten bei Brackwasser und Meerwasserindividuen nahezu überein: *Mytilus*: a) Meerwasserindividuen: 1 : 0,58; b) Brackwasserindividuen: 1 : 0,67; *Carcinus*: a) Meerwasserindividuen: 1 : 0,53; b) Brackwasserindividuen: 1 : 0,58. Der Calciumgehalt des Blutes war dementsprechend bei Brackwassertieren gegenüber Meerwasserindividuen stärker abgesunken (*Mytilus*: 54%; *Carcinus*: 75,7%) als der des Gewebes (*Mytilus* 62,4%; *Carcinus*: 82,3%) (vgl. Tab. 12).

Die Magnesiumbestimmungen ergaben bei *Mytilus* ebenfalls im Gewebe geringere Mengen als im Blut. Das gleiche traf für *Carcinus* aus normalem Meerwasser zu. Bei Brackwassertieren war die Konzentration in Blut und Gewebe ungefähr gleich. Die Magnesiumkonzentrationen des Blutes und des Gewebes standen bei *Mytilus* in folgendem Verhältnis zueinander: a) Meerwasserindividuen: 1 : 0,65; b) Brackwasserindividuen: 1 : 0,79. Das entsprechende Verhältnis betrug bei *Carcinus*: a) Meerwasserindividuen:

\*) Für die Bedeutung der Kaliumregulation im Gewebe der euryhalinen Evertebraten spricht auch die Beobachtung von SCHOLLES (1933), daß die Muskulatur der sowohl im Meerwasser als auch im Süßwasser lebensfähigen Wollhandkrabbe, *Eriocheir sinensis*, in beiden Medien gleiche Kaliumkonzentrationen aufweist (106 bzw. 105 mMol/kg H<sub>2</sub>O).

1 : 0,87; b) Brackwasserindividuen: 1 : 0,95. Der Magnesiumgehalt im Gewebe der Brackwassermuscheln betrug 60,7% des bei Meerwassermuscheln festgestellten (vgl. Blut 50,1%). Bei *Carcinus* lag der Wert höher: 75,9% (vgl. Blut 69,7%) (vgl. Tab. 12).

Tabelle 15  
Vergleich des Kationengehaltes im Außenmedium, Blut und Gewebe von *Mytilus edulis*

a) aus Meerwasser von 32‰ S

|                 | Außenmedium              |     | Blut                     |     | Gewebe                   |     |
|-----------------|--------------------------|-----|--------------------------|-----|--------------------------|-----|
|                 | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   |
| Na . . . . .    | 432                      | 86  | 434                      | 86  | 209                      | 54  |
| K . . . . .     | 10                       | 2   | 13                       | 2,6 | 137                      | 36  |
| Ca . . . . .    | 11                       | 2   | 11                       | 2   | 6                        | 2   |
| Mg . . . . .    | 48                       | 10  | 49                       | 10  | 32                       | 8   |
| Summe . . . . . | 501                      | 100 | 507                      | 100 | 384                      | 100 |

b) aus Brackwasser von 16‰ S

|                 | Außenmedium              |     | Blut                     |     | Gewebe                   |     |
|-----------------|--------------------------|-----|--------------------------|-----|--------------------------|-----|
|                 | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   |
| Na . . . . .    | 215                      | 86  | 213                      | 85  | 109                      | 51  |
| K . . . . .     | 5                        | 2   | 8                        | 3   | 82                       | 38  |
| Ca . . . . .    | 6                        | 2   | 6                        | 2   | 4                        | 2   |
| Mg . . . . .    | 24                       | 10  | 24                       | 10  | 19                       | 9   |
| Summe . . . . . | 250                      | 100 | 251                      | 100 | 214                      | 100 |

Tabelle 16  
Vergleich des Kationengehaltes im Außenmedium, Blut und Gewebe von *Carcinus maenas*

a) aus Meerwasser von 32‰ S

|                 | Außenmedium              |     | Blut                     |     | Gewebe                   |     |
|-----------------|--------------------------|-----|--------------------------|-----|--------------------------|-----|
|                 | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   |
| Na . . . . .    | 432                      | 86  | 497                      | 92  | 109                      | 42  |
| K . . . . .     | 10                       | 2   | 10                       | 2   | 127                      | 49  |
| Ca . . . . .    | 11                       | 2   | 13                       | 2   | 7                        | 3   |
| Mg . . . . .    | 48                       | 10  | 19                       | 4   | 17                       | 6   |
| Summe . . . . . | 501                      | 100 | 539                      | 100 | 260                      | 100 |

b) aus Brackwasser von 16‰ S

|                 | Außenmedium              |     | Blut                     |     | Gewebe                   |     |
|-----------------|--------------------------|-----|--------------------------|-----|--------------------------|-----|
|                 | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   | mMol/kg H <sub>2</sub> O | %   |
| Na . . . . .    | 216                      | 86  | 356                      | 92  | 78                       | 38  |
| K . . . . .     | 5                        | 2   | 9                        | 2   | 111                      | 53  |
| Ca . . . . .    | 6                        | 2   | 10                       | 3   | 6                        | 3   |
| Mg . . . . .    | 24                       | 10  | 13                       | 3   | 13                       | 6   |
| Summe . . . . . | 251                      | 100 | 388                      | 100 | 208                      | 100 |

Bei einem Vergleich der in Tab. 15 und 16 wiedergegebenen Werte fällt auf, daß die Summe der Kationen im Gewebe von Tieren aus Meerwasser (32‰ S) höher war als die von Tieren aus Brackwasser (16‰ S). Während diese Summe bei Brackwassertieren beider Arten ungefähr gleich groß war, hatte das Muskelgewebe von *Mytilus* aus Meerwasser von 32‰ S einen bedeutend höheren Kationengehalt als das von *Carcinus* aus dem gleichen Milieu. Im Vergleich zur Summe der Kationen in den entsprechenden Körperflüssigkeiten war die des Gewebes niedriger, und zwar im Gewebe von *Carcinus* beider Konzentrationsbereiche nur etwa halb so groß wie die des Blutes. Bei *Mytilus* war die Summe der Gewebekationen relativ höher: bei Brackwassertieren betrug sie 85% und bei Individuen aus normalem Meerwasser 76% der Kationensumme des Blutes. Die im Vergleich zu *Carcinus* höhere Kationenkonzentration im Gewebe von *Mytilus* erklärt sich wohl aus dem größeren Volumen des Zellzwischenraums, wie schon an anderer Stelle diskutiert wurde.

Es fällt weiterhin auf, daß Kalium einen sehr großen Anteil an der Gesamtkonzentration der Muskelkationen beider Tierarten stellt, während im Blut der prozentuale Kaliumanteil außerordentlich gering ist. Bei *Carcinus* entfallen auf Kalium die höchsten Werte, während es bei *Mytilus* an die zweite Stelle hinter Natrium rückt. Dies steht wohl ebenfalls im Zusammenhang mit dem größeren Volumen des Interzellularraums bei *Mytilus*, da in der hier eingeschlossenen Körperflüssigkeit Natrium mehr als 90% der Kationenkonzentration ausmacht. Der prozentuale Anteil von Calcium und Magnesium ist in Gewebe und Blut sehr gering, doch fällt auf, daß der Magnesiumanteil bei *Carcinus* im Gewebe höher ist als im Blut, bei *Mytilus* hingegen etwas geringer. Die Calciumanteile sind überall etwa gleich.

Inwieweit der bei *Mytilus* und *Carcinus* im Gewebe analysierte Gehalt an Natrium, Kalium, Calcium, Magnesium und Chlorid tatsächlich in Form freier Ionen existiert, kann nach den eigenen Ergebnissen nicht gesagt werden. Aus Leitfähigkeitsmessungen an Muskelfasern von *Carcinus* schloß SHAW (1955a), daß mindestens 72% der von ihm gefundenen Kationen ionisiert sein müßten.

Selbst wenn ein solcher Prozentsatz abgerechnet wird, reichen die ermittelten Chloridionen zur Neutralisierung der positiven Ladungen nicht aus. CAMIEN, SARLET, DUCHATEAU u. FLORKIN (1951) wiesen nach, daß freie Aminosäuren, wie Prolin, Glycin und Arginin in den Scherenmuskeln von *Carcinus* vorhanden sind. Sie vermögen zur Wahrung der Elektroneutralität beizutragen.

Die Gesamtsumme der Gewebekationen, die SHAW bei seinen Versuchstieren aus normalem Meerwasser ermittelte, ist geringer als die von mir gefundene (vgl. Tab. 17). Dies dürfte z. T. auf die verschiedene Art der Vorbehandlung der Gewebestücke zurückzuführen sein. Auch die prozentuale Zusammensetzung ist eine andere. Insofern das Verhältnis der Natrium- und Chloridkonzentration des Blutes zu der des Gewebes

in verschiedenen Salzgehaltsstufen konstant ist, herrscht trotz verschiedenartiger Vorbehandlung Übereinstimmung zwischen seinen kurzfristig an verdünntes Meerwasser angepaßten Exemplaren und den von mir untersuchten langfristig angepaßten Brackwasserindividuen.

Die an Muskelgewebe von *Mytilus* ermittelten Werte KROGHs (1938, 1939) sind mit meinen Werten nicht vergleichbar, da sie als Binnenkonzentrationen der Fasern berechnet wurden.\*)

Abschließend kann auf Grund der von mir durchgeführten Gewebsuntersuchungen festgestellt werden, daß Natrium, Kalium, Calcium, Magnesium und Chlorid im Muskelgewebe von *Mytilus* und *Carcinus* in charakteristischen Konzentrationen angetroffen werden. Hieraus kann geschlossen werden, daß die Höhe ihrer Konzentration

Tabelle 17  
Ionengehalt der Scherenmuskeln von *Carcinus maenas* in Meerwasser von 33‰ S. Werte in mMol/kg H<sub>2</sub>O  
(nach SHAW 1955a)

|                      | Gewebstücke<br>(1) | Einzelfasern<br>(2) | Konz. I<br>(1)/A | % der Kationen-<br>summe (1) |
|----------------------|--------------------|---------------------|------------------|------------------------------|
| Na . . . . .         | 54                 | —                   | 0,11             | 27                           |
| K . . . . .          | 120                | 112                 | 9,4              | 60                           |
| Ca . . . . .         | 6,9                | 5,2                 | 0,38             | 4                            |
| Mg . . . . .         | 17,9               | 16,9                | 0,7              | 9                            |
| Summe der Kationen . | 198,8              | —                   | —                | 100                          |
| Cl . . . . .         | 54                 | 53                  | 0,1              | —                            |

mit Bau und Funktion der Muskelzellen aufs engste verknüpft ist. Welche Rolle im einzelnen den Ionen zukommt, läßt sich nach den vorliegenden Werten nicht sagen. Doch ist offenbar das in größter Konzentration vorhandene Kalium das wichtigste der Binnenionen und die Höhe seiner Konzentration hier wie auch im Blut bedeutsam für die Fähigkeit der untersuchten Tiere, im Brackwasser zu existieren.

#### 5. Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Bei marinen Evertebraten (*Asterias rubens*, *Mytilus edulis*, *Carcinus maenas*) aus Brackwasser (westl. Ostsee, 16‰ S) und normalem Meerwasser (32‰ S) wurde in der Körperflüssigkeit und in dem jeweiligen Außenmedium der Gehalt an Wasser, Eiweiß, Natrium, Kalium, Calcium, Magnesium, Chlorid und Sulfat ermittelt. In Parallelbestimmungen wurden außerdem Wasser, Natrium, Kalium, Calcium, Magnesium und Chlorid im Gewebe des großen Schließmuskels von *Mytilus edulis* und der Scherenmuskulatur von *Carcinus maenas* quantitativ analysiert.

2. Bei *Asterias rubens* aus Brackwasser war der Kaliumgehalt der Körperflüssigkeit gegenüber dem des Außenmediums gering erhöht und wahrscheinlich positiv reguliert. Die Konzentrationen der übrigen Ionen waren im Innen- und Außenmedium der Tiere gleich.

\*) Mit Hilfe von Thiosulfat fand KROGH, daß 12% der Gewebeflüssigkeit auf den Extrazellularräum entfallen.

3. In der Körperflüssigkeit von *Mytilus edulis* (Individuen aus Meer- und Brackwasser) war die Kaliumkonzentration bedeutend höher als im Außenmedium. Die Erhöhung beruht wahrscheinlich auf einer positiven Regulation und auch auf dem Austritt von Kalium aus den beim gewaltsamen Öffnen der Schalen sich kontrahierenden Muskelzellen. Die übrigen Ionen wurden im Innen- und Außenmedium der Tiere in jeweils gleichen Konzentrationen vorgefunden.

4. Bei *Carcinus maenas* aus normalem Meerwasser (Nordsee) war der Gehalt an Natrium, Calcium und Chlorid in der Körperflüssigkeit höher, der an Magnesium und Sulfat niedriger als im Außenmedium.

Bei Brackwasserkrabben, die im Sommer und im Winter untersucht wurden, lagen die Verhältnisse ähnlich; bei ihnen war jedoch auch der Kaliumgehalt sowohl im Blut der Sommer- als auch der Wintertiere erhöht. Das Verhältnis von Innen- zu Außenkonzentration der einzelnen Ionen stimmte bei den Exemplaren beider Serien ungefähr überein. Nur Kalium hatte im Blut der Wintertiere eine relativ geringere Konzentration. Hierauf beruht möglicherweise ihre verminderte Aktivität während der Winterruhe. Es wird angenommen, daß im Blut sowohl der Meer- als auch der Brackwasserindividuen Natrium-, Kalium-, Calcium- und Chloridionen positiv, Magnesium- und Sulfationen negativ reguliert werden. Ferner wird geschlossen, daß die Leistungsfähigkeit der kaliumregulierenden Mechanismen im Winter absinkt.

5. Bei allen drei untersuchten Arten war der Kaliumgehalt in der Körperflüssigkeit der Brackwassertiere verglichen mit Meerwasserexemplaren relativ stärker erhöht. Bei *Carcinus* aus Brackwasser war darüber hinaus auch der Gehalt der Körperflüssigkeit an Natrium, Calcium und Chlorid gegenüber Meerwasserindividuen relativ gesteigert; der Gehalt an Magnesium war dagegen weniger erniedrigt. Das Verhältnis  $SO_4^{2-} : S^{2-}$  war bei Meer- und Brackwasserexemplaren von *Carcinus* ungefähr gleich.

6. In den Körperflüssigkeiten von *Asterias rubens* und *Mytilus edulis* aus Brackwasser wurde ein sehr geringer Eiweißgehalt festgestellt. Wesentlich höher war er bei *Carcinus maenas* aus dem gleichen Milieu.

7. Der Wassergehalt des untersuchten Muskelgewebes von *Mytilus* und *Carcinus* war bei Brackwasserindividuen höher als bei Meerwasserindividuen.

8. Die Natrium- und Chloridkonzentrationen waren in den untersuchten Geweben beider Tierarten ungefähr äquivalent und standen bei Meer- und Brackwasserindividuen jeweils im gleichen Verhältnis zur Natrium- und Chloridkonzentration des Blutes.

9. Der Kaliumgehalt der untersuchten Muskeln war um ein Mehrfaches höher als der in den entsprechenden Körperflüssigkeiten. Das Verhältnis  $K_o : K_x$  war bei Meer- und Brackwasserindividuen jeder Art gleich. Auch die absolute Höhe der Kaliumkonzentration im Gewebe von Meerwasserindividuen beider Arten war fast gleich. Demgegenüber war bei Brackwasserexemplaren der Kaliumgehalt im Gewebe abgesunken. Bei *Carcinus* war die festgestellte Abnahme nur gering, bei *Mytilus* dagegen sehr viel stärker. Da *Carcinus* in Brackwasser fast die gleiche Aktivität wie in normalem Meerwasser besitzt, die von *Mytilus* aber deutlich herabgesetzt ist, wird mit SCHLEPER (1957) gefolgert, daß für die Lebensfähigkeit mariner Evertebraten in Brackwasser die absolute Höhe der Kaliumkonzentration im Gewebe eine wesentliche Bedeutung hat.

10. Der prozentuale Anteil von Calcium und Magnesium an der Gesamtkonzentration der Gewebekationen war bei *Mytilus* und *Carcinus* beider Medien sehr gering.

11. Die Gesamtkonzentration der Gewebekationen war bei *Mytilus* und *Carcinus* geringer als die der Kationen in der Körperflüssigkeit. Die ermittelten Chloridkonzentrationen reichen zur Wahrung der Elektroneutralität im Gewebe nicht aus.

## Literaturverzeichnis

- BARNES, H.: Some Tables for the Ionic Composition of Sea Water. *J. Exper. Biol.* **31**, 582—588, 1954 — BELKE, J., u. A. DIERKESMANN: Eine flammenphotometrische Methode zur Bestimmung von Natrium, Kalium und Calcium in biologischen Flüssigkeiten. *Naunyn-Schmiedebergs Arch. exper. Pathol. u. Pharmakol.* **205**, 629—646, 1948. — BERGER, E.: Unterschiedliche Wirkungen gleicher Ionen und Ionengemische auf verschiedene Tierarten. (Ein Beitrag zur Lehre vom Ionenantagonismus). *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **223**, 1—40, 1930. — BETHE, A.: Ionendurchlässigkeit der Körperoberfläche von wirbellosen Tieren des Meeres als Ursache der Giftigkeit von Seewasser abnormer Zusammensetzung. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **221**, 350—362, 1928. — BETHE, A., u. E. BERGER: Variationen im Mineralbestand verschiedener Blutarten. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **227**, 571—584, 1931. — BETHE, A., E. v. HOLST u. E. HUF: Die Bedeutung des mechanischen Innendrucks für die Anpassung gepanzerter Seetiere an Änderungen des osmotischen Außendrucks. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **235**, 330—334, 1935. — BIALASZEWICZ, K.: Contribution à l'étude de la composition minérale des liquides nourriciers chez les animaux marins. *Arch. intern. Physiol.* **36**, 41—53, 1933. — BIALASZEWICZ, K., u. CH. KUPFER: De la composition minérale des muscles des animaux marins. *Arch. intern. Physiol.* **42**, 398—404, 1936. — CAMIEN, M. N., H. SARLET, G. DUCHÂTEAU u. M. FLORKIN: Non-protein amino acids in muscle and blood of marine and fresh water crustacea. *J. biol. Chem.* **193**, 881—885, 1951. — COLE, W. H.: The composition of fluids and sera of some marine animals and of sea water in which they live. *J. gen. Physiol.* **23**, 575—584, 1940. — DRIHORN-COURTOIS, A.: De la régulation de la composition minérale de l'hémolymphe des crustacés. *Ann. Physiol. et Physicochim. biol.* **10**, 377—414, 1934. — FENN, W. ●: Electrolytes in cat muscle. *Physiological Reviews* **16**, 450—487, 1936. — FLASCHKA, H., u. A. HOLASEK: Eine neue Methode zur Bestimmung des Calciums im Blutserum. *Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem.* **288**, 244—248, 1951. — FLASCHKA, H., u. A. HOLASEK: Eine neue Methode zur Bestimmung von Magnesium und Calcium im Blutserum. *Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem.* **290**, 57—60, 1952. — FLORKIN, M., u. H. BLUM: Sur la teneur en protéines du sang et du liquide coelomique des invertébrés. *Arch. intern. Physiol.* **38**, 353—364, 1934. — GRIFFITHS, A. B.: On the blood of the Invertebrata. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* **18**, 288—294, 1890—91. — HAYES, F. R., u. D. PELLUET: The inorganic constitution of molluscan blood and muscle. *J. Mar. Biol. Assoc.* **26**, 580—589, 1947. — HEILBRUNN, L. V.: An Outline of general Physiology. W. B. Saunders Co. Philadelphia, London 1952. — HEINZ, E., u. H. NETTER: Wasserhaushalt, in: *Handbuch der Zoologie, Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreichs*, Bd. VIII, 4 (9), 1—46, 1956. — HINZBERG, K. u. K. LANG: *Medizinische Chemie*, 2. Aufl. München Berlin 1951. — KOZUMI, T.: Studies on the exchange and the equilibrium of water and electrolytes in a holothurian, *Caudina chilensis* (J. Müller) I. *Sc. Rep. of the Tôhoku Imp. Univ.*, Ser. IV **7**, 259—311, 1932. II. ebenda **10**, 33—39, 1935. III. ebenda **10**, 269—275, 1935. — KROGH, A.: The salt concentration in the tissues of some marine animals. *Skand. Arch. Physiol.* **80**, 214—222, 1938. — KROGH, A.: Osmotic Regulation in Aquatic Animals. Cambridge University Press, 1939. — MARGARIA, R.: The osmotic changes in some marine animals. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, Ser. B **107**, 606—624, 1931. — MOND, R., u. H. NETTER: Über die Regulation des Natriums durch den Muskel. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **230**, 42, 1932. — NAGEL, H.: Die Aufgaben der Exkretionsorgane und der Kiemen bei der Osmoregulation von *Carcinus maenas*. *Z. vergl. Physiol.* **21**, 468—491, 1934. — NETTER, H.: Biologische Physikochemie. Potsdam 1951. — PANTIN, C. F. A.: The origin of the composition of the body fluids in animals. *Biol. Rev.* **6**, 459—482, 1931. — PLATE, L.: *Allgemeine Zoologie*. Jena 1922. — POTTS, W. T. W.: The inorganic composition of the blood of *Mytilus edulis* and *Anodonta cygnea*. *J. exper. Biol.* **31**, 376—385, 1954. — PROSSER, C. L.: (Herausgeber): *Comparative animal physiology*. W. B. Saunders Co. Philadelphia, London 1950. — ROBERTSON, J. D.: Some features of the calcium metabolism of the shore crab (*Carcinus maenas* Pennant). *Proc. Roy. Soc. Lond.*, Ser. B **124**, 162—182, 1938. — ROBERTSON, J. D.: The inorganic composition of the body fluids of three marine invertebrates. *J. exp. Biol.* **16**, 387—397, 1939. — ROBERTSON, J. D.: The function and metabolism of calcium in the invertebrata. *Biol. Rev.* **16**, 106—133, 1941. — ROBERTSON, J. D.: Ionic regulation in some marine invertebrates. *J. exp. Biol.* **26**, 182—200, 1949. — ROBERTSON, J. D.: Further studies on regulation in marine invertebrates. *J. exp. Biol.* **30**, 277—296, 1953. — ROBERTSON, J. D.: u. D. A. WEBB: The micro-estimation of sodium, potassium, calcium, magnesium, chloride, and sulphate in sea water and the body fluids of marine animals. *J. exp. Biol.* **16**, 155—177, 1939. — SCHLIEPER, C.: Über die Einwirkung niedriger Salzkonzentrationen auf marine Organismen. *Z. vergl. Physiol.* **9**, 478—514, 1929a. — SCHLIEPER, C.: Neue Versuche über die Osmoregulation wasserlebender Tiere. *Sitz. ber. Ges. Bef. ges. Nat. wiss. Marburg* **64**, 143—156, 1929b. — SCHLIEPER, C.: Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. *Biol. Rev.* **5**, 309—356, 1930. — SCHLIEPER, C.: Die Brackwassertiere und ihre Lebensbedingungen vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet. *Verh. intern. Ver. theor. u. angew. Limnologie* **6**, 113—146, 1932. — SCHLIEPER, C.: Neuere Ergebnisse und Probleme aus dem Gebiet der Osmoregulation wasserlebender Tiere. *Biol. Rev.* **10**, 334—360, 1935. — SCHLIEPER, C.: Die Osmotik des Tierkörpers. *Jenaische Z. Med. u. Nat. wiss.* **75**, 223—242, 1942. — SCHLIEPER, C.: *Praktikum der Zoophysologie*. 2. Aufl. Stuttgart 1955. — SCHLIEPER, C.: Über die physiologischen

Wirkungen des Brackwassers (Nach Versuchen an der Miesmuschel *Mytilus edulis*). Kieler Meeresf. **11**, 22—33, 1955. — SCHLIEPER, C., u. R. KOWALSKI: Über den Einfluß des Mediums auf die thermische und osmotische Reistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf. **12**, 37—45, 1956. — SCHLIEPER, C., u. R. KOWALSKI: Quantitative Beobachtungen über physiologische Ionenwirkungen im Brackwasser. Kieler Meeresf. **12**, 154—165, 1956. — SCHLIEPER, C., u. R. KOWALSKI: Weitere Beobachtungen zur ökologischen Physiologie der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf. **13**, 3—10, 1957. — SCHLIEPER, C.: Sur l'adaptation des invertébrés marins à l'eau de mer diluée. Exposé fait au Laboratoire Arago de l'Université de Paris, Banyuls — sur — Mer, le 21. septembre 1957 (im Druck). — SCHNOHR, E.: A study on the cause of death in high intestinal obstruction. Med. Diss. Kopenhagen 1934. — SCHOLLES, W.: Über die Mineralregulation wasserlebender Evertebraten. Z. vergl. Physiol. **19**, 522—554, 1933. — SHAW, J.: Ionic regulation in the muscle fibres of *Carcinus maenas*. I. The electrolyte composition of single fibres. J. exp. Biol. **32**, 383—396, 1955a. II. The effect of reduced blood concentration. J. exp. Biol. **32**, 664—680, 1955b. — Sijderius, R.: De titrimetrische bepaling van de totale hardheid en de kalkhardheid van water met acetylendiaminetetraäzetaat. Chem. Weekbl. Amsterdam 1952, 378—382. — STEINBACH, H. B.: Electrolytes in Thyone muscles. J. cell. a. comp. Physiol. **15**, 1—9, 1940a. — STEINBACH, H. B.: The distribution of electrolytes in *Phacolosoma* muscle. Biol. Bull. **78**, 444—453, 1940b. — STEINBACH, H. B.: Chlorid in the giant axons of the Squid. J. cell. a. comp. Physiol. **17**, 57—64, 1941. — STEINBACH, H. B.: Intracellular inorganic ions and muscle action. Ann. New York Acad. Sci. **47**, 849—874, 1946—47. — STEINBACH, H. B., u. S. SPIEGELMAN: The sodium and potassium balance in Squid nerve axoplasm. J. cell. a. comp. Physiol. **22**, 187—196, 1943. — SUOMALAINEN, P.: Further investigations on the physiology of hibernation. Sitz. ber. finn. Akad. Wiss. 1953, Helsinki 1954. — WEBB, D. A.: The micro-estimation of sulphates in sea water and body fluids of marine animals. J. exp. Biol. **16**, 438—445, 1939. — WEBB, D. A.: Ionic regulation in *Carcinus maenas*. Proc. Roy. Soc. Lond. **129**, 107—136, 1940. — WITTIG, H.: Über die Verteilung des Kalziums und der Alkalinität in der Ostsee. Kieler Meeresf. **3**, 460—496, 1940. — WILKINS (1933—34) zitiert nach STEINBACH, H. B.: Intracellular inorganic ions and muscle action (siehe oben!).