

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.

Quantitative Beobachtungen über physiologische Ionenwirkungen im Brackwasser

Von Carl SCHLIEPER und Ruth KOWALSKI

1. Einleitung

Meerwasser und Brackwasser (d.h. verdünntes Meerwasser) sind äquilibrierte Salzlösungen, in denen die isolierten Gewebe mancher mariner wirbelloser Tiere lange Zeit überlebend gehalten werden können. Die physiologischen Wirkungen der anorganischen Ionen in diesen Medien glaubte man bisher dadurch untersuchen zu können, daß man Wirbellose oder ihre Gewebe in entsprechenden isotonischen Lösungen einzelner oder mehrerer Salze hielt. Die unterschiedliche Überlebenszeit in diesen meist letal wirkenden Versuchslösungen wurde dann benutzt, um bestimmte kolloidchemische Vorstellungen über die physiologischen Wirkungen dieser Ionen im Meerwasser zu entwickeln. Mit auf diese Weise sind unter anderen die klassischen Untersuchungen von R. S. LILLIE (1906) und J. GRAY (1928) zustande gekommen.

Vergleicht man die physiologischen Wirkungen eines Meerwassers von normalem Salzgehalt mit dem eines Brackwassers, beispielsweise eines auf die Hälfte verdünnten Meerwassers, dann erhebt sich die Frage, ob die Unterschiede in der physiologischen Wirkung beider Medien nur durch die Verschiedenheit ihrer Gesamtsalzkonzentrationen oder etwa auch durch die Differenzen in den Konzentrationen einzelner Ionen zustande kommen. Wir haben versucht, dieses Problem dadurch anzugreifen, daß wir überlebendes Kiemengewebe der euryhalinen Miesmuschel *Mytilus edulis* L. einerseits in ihren natürlichen Medien von 30⁰/₀₀ bzw. 15⁰/₀₀ Salzgehalt (Nordseewasser bzw. Ostseewasser) untersuchten und andererseits in Brackwasser von 15⁰/₀₀ Salzgehalt, dessen Natrium-, Kalium-, Calcium- oder Magnesium-Gehalt erhöht worden war, hielten und beobachteten. Als Grundversuch wurde jeweils die Wirkung eines natürlichen Brackwassers von 15⁰/₀₀ Salzgehalt verglichen mit der eines Brackwassers von gleichem Salzgehalt, in dem aber die Konzentration an Natrium-, Kalium-, Calcium- oder Magnesium-Ionen verdoppelt worden war, d.h. auf die gleiche Höhe wie im Meerwasser von 30⁰/₀₀ Salzgehalt gebracht worden war. In jedem Fall blieben diese Änderungen im Ionengehalt des benutzten Brackwassers bei mehrtägiger Dauer der Experimente innerhalb der Resistenzgrenzen unserer Versuchstiere. Wir haben also im Gegensatz zu den meisten früheren Experimentatoren auf diesem Gebiet nicht mit letal wirkenden Lösungen gearbeitet.

Die physiologischen Wirkungen der genannten Medien und damit die der einzelnen Kationen wurden von uns jeweils am isolierten überlebenden Kiemengewebe von *Mytilus edulis* L. analysiert:

- a) durch die Bestimmung der Hitzeresistenz des Gewebes als Maß der Stabilität der plasmatischen kolloidalen Struktur,
- b) durch Untersuchung der Transportleistung der Kiemencilien als Maß der Aktivität des Gewebes,
- c) durch Untersuchung der Stoffwechselintensität (des O₂-Verbrauches) des überlebenden Gewebes.

2. Material und Methoden

Bei den von uns benutzten Miesmuscheln (*Mytilus edulis* L.) handelt es sich um etwa 6,0 cm lange Exemplare aus der Kieler Förde, d.h. aus einem Brackwasser von etwa 12—18‰ (im Mittel 15‰) Salzgehalt. Die Versuchstiere wurden jeweils mindestens drei Tage lang vor Beginn der Messungen an Brackwasser von 15‰ Salzgehalt und 10° C angepaßt.

Das benutzte, natürliche Brackwasser wurde in Kunststoffflaschen aus der Kieler Außenförde geholt und nötigenfalls durch Zugabe von glasdestilliertem Wasser genau auf 15‰ S (233 mMol/l) eingestellt. Die Titrationsalkalinität betrug dann im Mittel 2,0—2,2 mÄqu./l. Nordseewasser wurde von der „Biologischen Anstalt Helgoland“ aus List auf Sylt bezogen und vor der Benutzung jeweils auf einen Salzgehalt von 30‰ S (477 mMol/l) eingestellt. Die Alkalinität dieses Meerwassers entsprach im Mittel 2,3 mÄqu./l.

Der Ionengehalt beider Medien beträgt, umgerechnet nach den Angaben von H. W. HARVEY (1955) über die Zusammensetzung eines ozeanischen Meerwassers von 35‰ S, in Gramm pro Liter bei 20° C:

Meerwasser	Brackwasser
S = 30‰	S = 15‰
Na = 9,51 g/l	Na = 4,76 g/l
K = 0,334 „	K = 0,167 „
Ca = 0,36 „	Ca = 0,180 „
Mg = 1,14 „	Mg = 0,57 „
Cl = 17,0 „	Cl = 8,5 „
SO ₄ = 2,38 „	SO ₄ = 1,19 „

Tatsächlich ist wohl der Calciumgehalt beider Medien etwas höher. Nach den Analysen von H. WITTIG (1940) beträgt er beispielsweise in Brackwasser von 15‰ S aus der Kieler Bucht etwa 0,197 g Ca/l. Diese Anomalie kommt dadurch zustande, daß das Ozeanwasser in der Nordsee und in der südlichen Ostsee durch zufließendes, relativ Ca-reiches Süßwasser verdünnt wird.

Um den Ionengehalt des Brackwassers von 15‰ Salzgehalt zu verändern, wurden jeweils die der Tabelle entnommenen entsprechenden Mengen für Natrium, Kalium, Calcium oder Magnesium in Form der Chloride zugegeben. Stets wurde nur die Konzentration eines einzelnen Kations verändert. Auf diese Weise wurde, mit Ausnahme beim Natrium, der Gesamtionengehalt (Gesamtsalzgehalt) nur relativ wenig verändert.

Die Hitzeresistenz wurde entsprechend dem Vorgehen von SCHLIEPER und KOWALSKI (1956) an kleinen Kiemenstücken bei 35° C untersucht, indem von 5 zu 5 Minuten festgestellt wurde, ob der Schlag der terminalen Cilien noch kräftig oder abgeschwächt oder sehr schwach oder zum Stillstand gekommen war. Unter „kräftig“ wird der normale Cilienschlag verstanden, der so schnell erfolgt, daß man einzelne Cilien nicht unterscheiden kann. Der Cilienschlag wird als „schwach“ oder „abgeschwächt“ bezeichnet, wenn er so verlangsamt ist, daß man einzelne Cilien gut erkennen kann. Bei „sehr schwach“ ist der Cilienschlag noch weiter verlangsamt, und es sind nur noch etwa 50—10% der Cilien in Bewegung. Jeder Einzelversuch wurde mindestens 10 mal wiederholt, um gesicherte Mittelwerte zu erhalten. Ein Beispiel einer derartigen Serienmessung ist in Tab. 1 wiedergegeben.

Die Transportleistung der Kiemencilien wurde bei Zimmertemperatur (20° C) gemessen, indem mit Hilfe einer Stoppuhr die Geschwindigkeit bestimmt wurde, mit der ein kleines dünnes Staniolplättchen über die horizontale Kiemenoberfläche durch den Schlag der frontalen Kiemencilien 10 mm fortbewegt wurde. Von jeder Muschel wurde die Geschwindigkeit des Cilienschlages auf diese Weise drei Stunden lang von 15 zu

15 Minuten je 10 mal nacheinander gemessen. Der Vergleich mehrerer Muscheln im gleichen Medium oder auch der einzelnen Kiemenblätter ein und derselben Muschel ergab in jedem Fall bei konstanter Temperatur gut übereinstimmende Werte. Ein Beispiel einer derartigen Versuchsserie ist in Tab. 2 wiedergegeben.

Der Sauerstoffverbrauch der überlebenden Kiemen wurde mit Warburg-Manometern bei 15° C gemessen. Entsprechend dem Vorgehen von SCHLIEPER (1955 a u. b) wurden einfache Atmungsgefäße von 15 ml Fassungsvermögen mit seitlichem Ansatzstutzen benutzt. In die Ansatzstutzen wurde zur Absorption der freiwerdenden Kohlensäure 0,2 ml 15%ige Natronlauge gefüllt. In jeden Atemtrog wurde etwa 100 mg frisches Gewebe in 2 ml Versuchsmedium gebracht. Der Sauerstoffverbrauch des überlebenden Gewebes wurde auf diese Weise über drei Stunden mit halbstündigen Ablesungen gemessen. Er war während dieser Zeit hinreichend konstant und war auch in der dritten Stunde noch praktisch unverändert.

Tabelle 1
Schlagdauer der terminalen Kiemenzilien von *Mytilus edulis* L.
(Ostsee-Exemplare) in natürlichem Brackwasser von 15⁰/₀₀ S bei 35° C
(Versuchsbeispiel).

Versuchstier Nr.	Schalenlänge mm	Schlagdauer der Cilien in Minuten			
		insgesamt	kräftig	schwach	sehr schwach
1	61	65	25	25	15
2	60	70	25	35	10
3	62	65	25	25	15
4	60	60	20	20	20
5	61	70	25	35	10
6	61	65	25	25	15
7	60	70	25	35	10
8	60	65	20	20	25
9	61	70	25	35	10
10	59	75	30	25	20
Mittelwerte:	60	67,5±1,3	24,5±0,9	28,0±0,2	15,0±1,7

Tabelle 2
Die Cilienaktivität der isolierten Kiemen von *Mytilus edulis* L.
(Ostsee-Exemplar) in Brackwasser von 15⁰/₀₀ S bei 20° C
(gemessen an der Zeit in Sekunden, in der ein Staniolplättchen 10 mm fortbewegt wird,
0—180 Minuten nach der Isolierung der Kiemen). Schalenlänge der Muschel = 60 mm.
(Versuchsbeispiel)

	nach 0 Min.	nach 15 Min.	nach 30 Min.	nach 45 Min.	nach 60 Min.
sec/10 mm	18,0	18,0	18,0	18,5	18,5
„	18,5	17,5	17,5	18,5	18,0
„	17,5	17,5	18,5	18,0	18,5
„	18,0	18,0	18,0	18,5	18,0
„	18,5	18,5	18,5	18,0	19,0
„	17,5	18,0	18,0	17,5	18,5
„	18,0	18,0	18,5	18,0	18,0
„	18,0	17,5	17,5	18,0	18,0
„	17,5	18,0	18,0	17,5	18,5
„	18,0	18,0	18,0	18,5	18,5
sec/10 mm	18,0±0,1	17,9±0,1	18,1±0,1	18,1±0,1	18,4±0,1
mm/Min.	33,4	33,5	33,2	33,2	32,7

	nach 75 Min.	nach 90 Min.	nach 105 Min.	nach 120 Min.
sec/10 mm	18,5	19,0	19,0	19,5
„	19,0	19,5	19,0	19,0
„	18,5	18,0	18,5	19,5
„	19,0	18,5	19,0	20,0
„	18,0	19,0	19,0	19,5
„	18,5	18,5	18,5	18,5
„	19,0	19,0	18,5	17,0
„	18,5	19,5	19,0	20,0
„	18,0	18,5	19,5	19,0
„	18,0	19,0	19,0	19,5
sec/10 mm	18,5±0,1	18,9±0,2	18,9±0,1	19,4±0,3
mm/Min.	32,4	31,8	31,8	31,0

	nach 135 Min.	nach 150 Min.	nach 165 Min.	nach 180 Min.
sec/10 mm	19,0	20,0	20,0	20,5
„	19,0	20,5	20,5	21,0
„	19,5	20,0	21,0	21,5
„	19,5	20,5	20,5	21,5
„	20,0	21,0	21,0	21,0
„	20,0	19,5	20,0	20,5
„	19,5	20,5	20,5	21,0
„	20,0	19,5	21,0	22,0
„	20,0	20,0	21,0	21,5
„	19,5	21,0	20,5	21,0
sec/10 mm	19,6±0,1	20,3±0,2	20,6±0,1	21,2±0,2
mm/Min.	30,6	29,6	29,1	28,4

3. Die Hitzeresistenz des Kiemengewebes von *Mytilus* als Maß der Stabilität der Zellkolloide

Wenn man mit BOGEN (1948) den Hitzetod lebender Zellen als eine Strukturzerstörung der Plasmaproteine unter Deformierung der Einzelmoleküle und Zerreißen intermolekularer Bindungen auffaßt, so kann man den Grad der Hitzeresistenz als Maß der Stabilität der Zellkolloide betrachten. Die Hitzeresistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel läßt sich durch Messung der Schlagdauer der Cilien isolierter Kiemestücke nach Überführung in die letale Temperatur von 35° C messen. SCHLEPER und KOWALSKI (1956) beobachteten, daß die so bestimmte Hitzeresistenz in Meerwasser von etwa 30‰ Salzgehalt etwa doppelt so groß ist, wie die von Muscheln in Brackwasser von 15‰ Salzgehalt. Verursacht wird dieser Unterschied wohl durch den höheren Wassergehalt und „Quellungsgrad“ der Muschelgewebe, insbesondere durch eine größere Menge freien, nicht gebundenen Wassers, in dem verdünnteren Medium, dem Brackwasser von 15‰ S, wodurch gleichzeitig eine Stabilitätsverminderung der lebenden Struktur hervorgerufen wird.

Erhöht man den Calciumgehalt in Brackwasser von 15‰ S auf das Doppelte, d.h. auf die gleiche Höhe wie im Meerwasser von 30‰ S, so nimmt auch die Hitzeresistenz stark zu. Das gilt insbesondere für lang an dieses Medium angepaßte Individuen (SCHLEPER und KOWALSKI 1956). Durch die relative Erhöhung des Calciumgehaltes wird also ebenfalls das kolloide plasmatische System in dem Sinne verändert, daß eine höhere Stabilität der Proteinmoleküle resultiert. Wesentlich ist hierbei nicht der Calciumgehalt des Außenmediums, sondern der der Gewebe. Das geht schon daraus hervor, daß

die Resistenz der Muscheln bedeutend größer ist, wenn sie längere Zeit, etwa zwei Tage, an das calciumreiche Brackwasser angepaßt worden sind. Einwandfrei beweist die entscheidende Bedeutung des Calciumgehaltes der Gewebe aber die Tatsache, daß die Hitzeresistenz derartig angepaßt und mit Calcium angereicherter Gewebe auch nach Zurückführung in natürliches Brackwasser von normalem Calciumgehalt noch eine Zeitlang stark erhöht bleibt (vergl. Abb. 1, oben).

Prinzipiell die gleiche Erscheinung, eine Verfestigung der lebenden Struktur, läßt sich beobachten, wenn man den Magnesiumgehalt des Brackwassers erhöht. Auch in diesem Falle ist die Hitzeresistenz lang angepaßter Muscheln stärker erhöht. Ebenso dauert es eine gewisse Zeit, bis nach der Zurückführung in natürliches Brackwasser von normalem Magnesiumgehalt wieder die ursprüngliche relativ geringere Hitzeresistenz nachweisbar ist (Abb. 1, unten links).

Ganz anders wirkt jedoch eine Überführung des isolierten Kiemengewebes in Brackwasser von doppeltem Kaliumgehalt. In diesem Fall sinkt die Hitzeresistenz sofort schnell ab. Man muß mit BOGEN (1948) wohl annehmen, daß die zugegebenen Kaliumionen unter Erhaltung ihrer Ladung adsorbiert werden, dabei die ursprüngliche Ladungsverteilung im Protoplasma verändern und die Hydratation der Proteinmoleküle fördern. Nach zweitägiger Anpassung der Gewebe ist die Hitzeresistenz noch etwas geringer als nach direkter Überführung. Bringt man dann das isolierte Kiemengewebe derartig lang angepaßter Muscheln wieder in natürliches Brackwasser von normalem Kaliumgehalt zurück, so steigt unmittelbar darauf auch die plasmatische Hitzeresistenz wieder auf ihre ursprüngliche Höhe (siehe Abb. 1, unten rechts). Hieraus geht hervor, daß nach relativer Erhöhung des Kaliumgehaltes im Brackwasser einerseits die Stabilität des Protoplasmas abnimmt und daß andererseits die Kaliumionen sehr schnell sowohl in das Gewebe hinein- als auch wieder herauspermeieren.

Die geschilderten Beobachtungen haben also gezeigt, daß ebenso durch Erhöhung der Gesamtsalzkonzentration in Brackwasser wie auch durch relative Erhöhung des Calcium- und des Magnesiumgehaltes die Stabilität der Protoplasmakolloide gesteigert wird. Umgekehrt wird durch Erhöhung des Kaliumgehaltes in Brackwasser die Stabilität der plasmatischen Struktur verringert.

4. Die Transportleistung der Kiemencilien von *Mytilus* als Maß der Aktivität des Gewebes

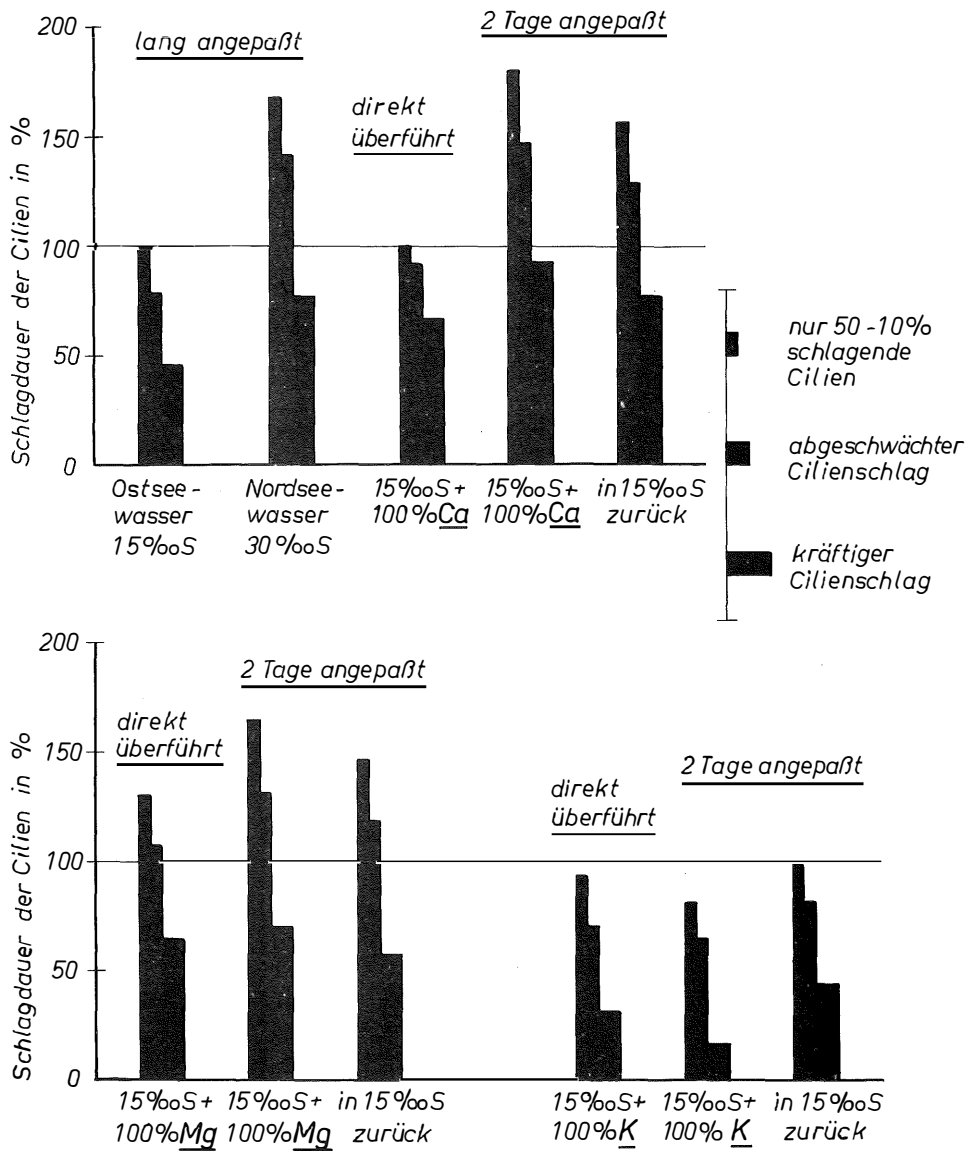
Die Intensität des Cilienschlages von Nordseemuscheln in Meerwasser von 30‰ Salzgehalt ist nach SCHLIEPER (1955) etwa um 25% größer als die der Ostsee-Miesmuscheln in Brackwasser von 15‰ Salzgehalt. Nach Überführung von Ostsee-Miesmuscheln in Meerwasser von 30‰ Salzgehalt stieg aber damals auch nach mehrtägiger Anpassung die Cilienleistung nicht. Wir haben diese Versuche wiederholt und kommen zu dem Schluß, daß die damaligen Ostseemuscheln — es handelte sich um Winterversuche — durch Kälte geschädigt waren und dementsprechend nicht normal reagierten. Die jetzt von uns untersuchten Ostseemuscheln waren im November/Dezember aus der Kieler Förde geholt worden und waren resistenter. Die mechanische Aktivität ihres Cilienschlages in Brackwasser von 15‰ S betrug sofort nach der Entnahme etwa 33 mm/Min. und sank dann im Laufe der folgenden drei Stunden bis auf etwa 28 mm/Min. ab

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 9)

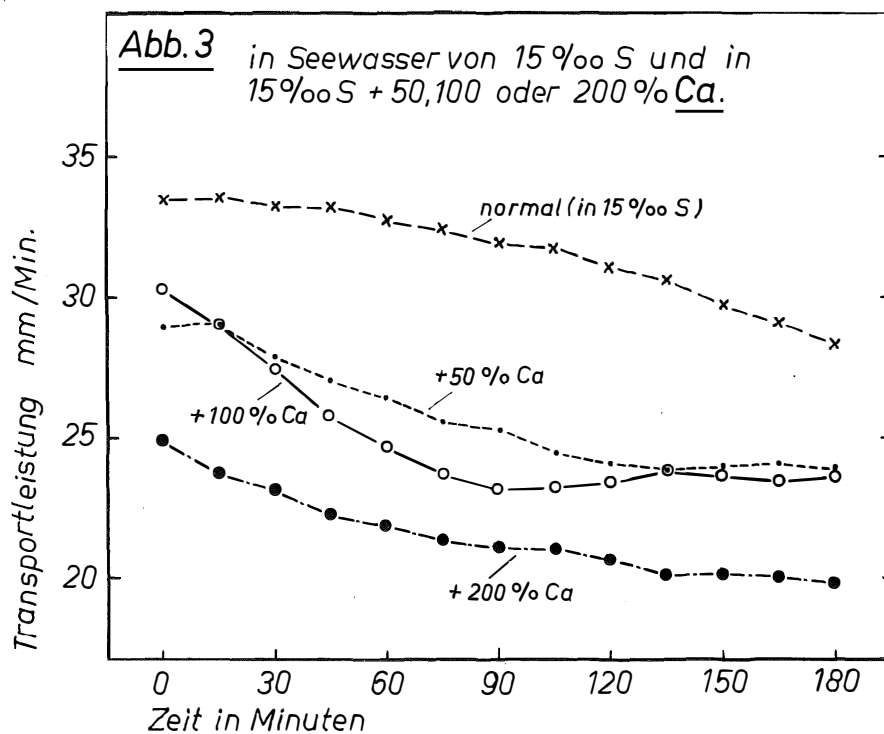
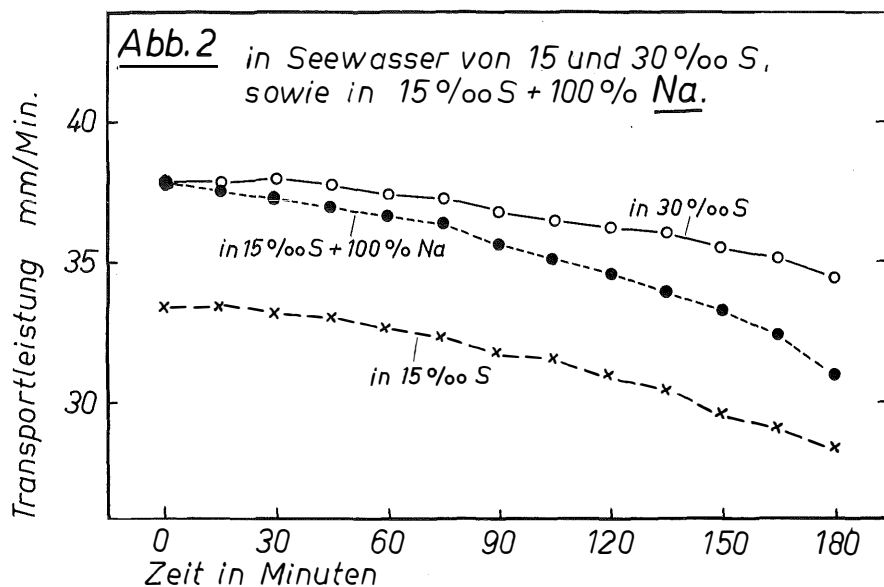
Abb. 1: Der Einfluß der Salzkonzentration und des Ionengehaltes im Brackwasser auf die Hitzeresistenz des Kiemengewebes von *Mytilus edulis* L., gemessen an der Schlagdauer der terminalen Kiemencilien bei 35° C. Die Hitzeresistenz in Brackwasser von 15‰ S wurde jeweils = 100% gesetzt.

Der Einfluß der Salzkonzentration und des Jonengehaltes im Brackwasser auf die Stabilität der Plasmakolloide des Kiemen-
gewebes von *Mytilus edulis* (gemessen an der Schlagdauer der ter-
minalen Kiemencilien bei 35°C; Schlagdauer in 15‰ S = 100%).

Abb. 1



Die Aktivität des Cilienschlages (frontale Cilien) der Kiemen von *Mytilus edulis*



(siehe Tab. 2 und Abb. 2). Wurden derartige Muscheln dann in Nordseewasser von 30‰ S überführt und 5—8 Tage darin bei 10° C angepaßt, so wurde nach Entnahme der Kiemenblätter eine Transportleistung von im Mittel 38 mm/Min. beobachtet, die im Laufe der folgenden drei Stunden auf im Mittel 34,5 mm/Min. sank. Vergleicht man im einzelnen die in Brackwasser von 15‰ S und in Meerwasser von 30‰ S erhaltenen gleichzeitigen Werte, so sind die in dem höheren Salzgehalt gemessenen Werte jeweils 10—12% höher, d.h. die beiden Kurven verlaufen nahezu parallel (vergl. Abb. 2). Es handelt sich hier wohl um einen eindeutigen Effekt der Gesamtsalzkonzentration des Außenmediums. An dieser Gesamtsalzkonzentration haben die Natrium- und Chlor-Ionen den größten Anteil. Wird also in Brackwasser von 15‰ S der Gehalt an Natrium-Ionen durch Zufügen der entsprechenden Menge von NaCl verdoppelt, so wird eine Gesamtkonzentration erreicht, die nicht ganz einem Salzgehalt von 30‰ S gleichkommt. Ostseemuscheln wurden drei Tage an ein derartiges Medium angepaßt, das zumindest während dieser Zeit keine sichtbare Schädigung verursachte. Wurden dann die isolierten Kiemen in dem gleichen Außenmedium untersucht, so entsprach die gemessene Transportleistung der Cilien fast genau der lang an Meerwasser von 30‰ S angepaßter Miesmuscheln. Das gilt allerdings nur für die ersten 15 Minuten nach der Isolierung der Kiemen, danach sank die Transportleistung etwas schneller ab. Sie betrug nach Ablauf von drei Stunden aber immerhin noch etwa im Mittel 31 mm/Min., das sind 109%, verglichen mit der entsprechenden Leistung in natürlichem Brackwasser von 15‰ S zu dem gleichen Zeitpunkt (vergl. Abb. 2).

In diesem Verhalten kommt wohl zum Ausdruck, daß die Wirkung der Natrium-Ionen zu einem großen Teil rein osmotisch bedingt ist, daß daneben aber auch ein besonderer ionaler Effekt vorhanden ist, da in dem benutzten Brackwasser von doppeltem Natrium-Gehalt eine gewisse Störung des natürlichen Ionengewichtes besteht.

Ganz anders ist anscheinend der Einfluß der Calcium-Ionen, deren Konzentration in unserem natürlichen Brackwasser ebenso wie in unverdünntem Meerwasser nur einen geringen Bruchteil der osmotischen Gesamtkonzentration ausmacht (vergl. S. 155). Wir haben die Calciummenge in dem Brackwasser von 15‰ S um 50, 100 und 200% durch Zufügen der entsprechenden Menge von CaCl₂ erhöht. Wurden die Kiemenblätter solcher Muscheln, die an natürliches Brackwasser von 15‰ S lang angepaßt waren, in derartig veränderte Lösungen überführt, so war die Transportleistung der Cilien bereits während der ersten 15 Minuten deutlich herabgesetzt (vergl. Abb. 3). Sie betrug in S = 15‰ + 50% Ca und S = 15‰ + 100% Ca etwa 87% und in S = 15‰ + 200% Ca 75% der normalen Leistung. Wurden Miesmuscheln 24 und 48 Stunden lang an ein Brackwasser von doppeltem Calcium-Gehalt angepaßt, so erreichte die Cilienaktivität im Mittel etwa 73% der Leistung normaler Muscheln (vergl. Tab. 3). Dieses Ergebnis ist deshalb besonders interessant, weil eine Erhöhung des Calciumgehaltes im Brackwasser in den genannten Grenzen nach allen bisherigen Beobachtungen die Lebensfähigkeit mariner Einwanderer erhöht. Vielleicht ist aber die erhöhte Resistenz in calciumreichem Brackwasser gerade mit durch die von uns beobachtete Reduktion der Aktivität bedingt.

Einen etwas größeren Anteil an der osmotischen Gesamtkonzentration haben die Magnesium-Ionen in Meer- und Brackwasser. Eine Erhöhung des Magnesiumgehaltes

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 10)

Abb. 2: Die mechanische Aktivität der frontalen Kiemencilien von *Mytilus edulis* L., untersucht an den isolierten Kiemen in Seewasser (30‰ S) und Brackwasser (15‰ S), sowie in Brackwasser von 15‰ S + 100% NaCl.

Abb. 3: Die mechanische Aktivität der frontalen Kiemencilien von *Mytilus edulis* L., untersucht an den isolierten Kiemen in Brackwasser von 15‰ S und in Brackwasser mit erhöhtem Calciumgehalt (+ 50 bis +200% Ca).

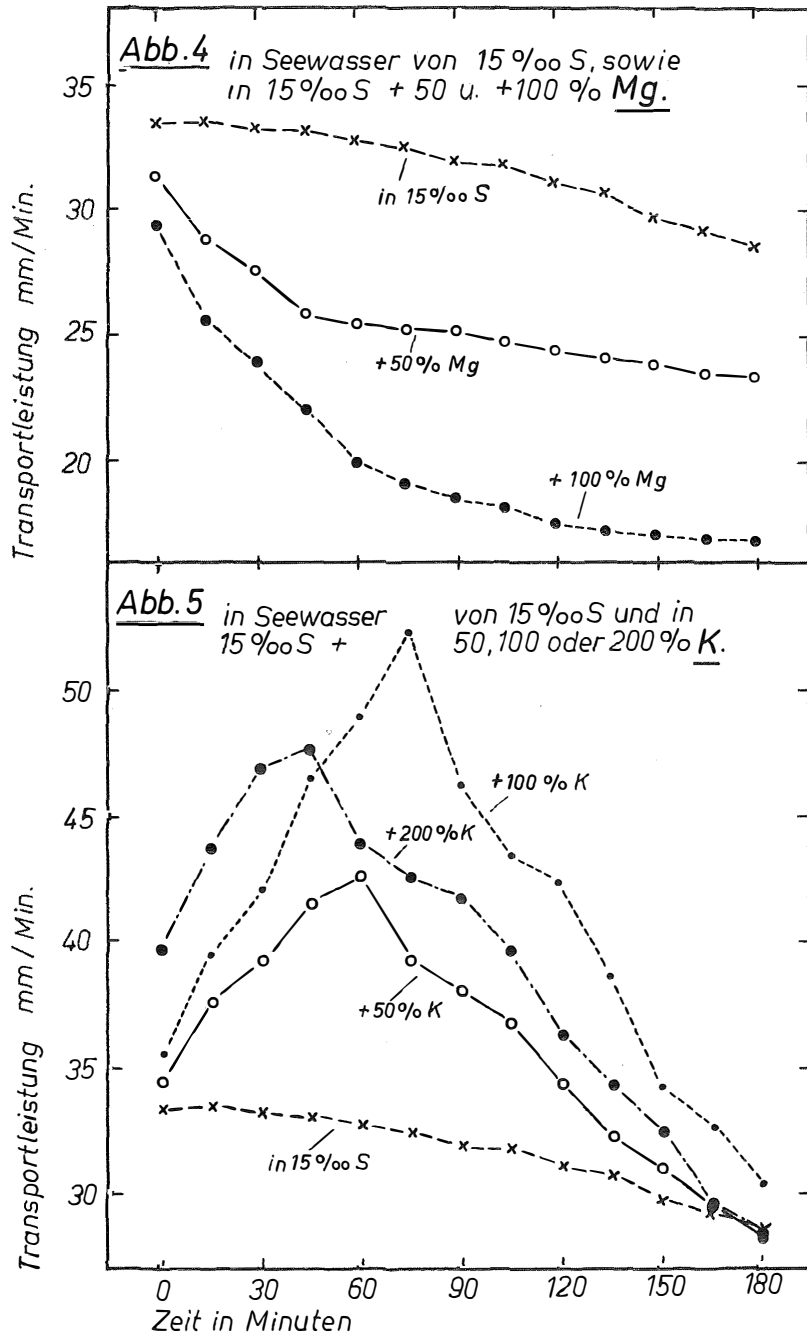
um 50 bzw. 100% hatte dementsprechend auch eine stärkere Wirkung, als sie beim Calcium beobachtet werden konnte. Im Prinzip scheinen aber beide Erdalkali-Kationen die Cilienaktivität ähnlich zu beeinflussen. Sofort nach der Überführung der Kiemenblätter in die Versuchslösungen betrug die Transportleistung der Kiemencilien in $S = 15\text{‰} + 50\text{‰}$ Mg etwa 94% und in $S = 15\text{‰} + 100\text{‰}$ Mg etwa 85% der normalen Aktivität. In den darauffolgenden drei Beobachtungsstunden sank dann aber die Cilienaktivität noch stärker als bei den Calciumversuchen bis auf 82% bzw. 59% ab (vergl. Abb. 4). Wurden Miesmuscheln 24 bzw. 48 Stunden an Brackwasser von 15‰ S + 100% Mg angepaßt, so betrug ihre Cilienaktivität nur etwa 50% von der normaler Individuen (vergl. Tab. 3). Ähnlich wie in Meerwasser (GRAY 1928) setzt also auch in Brackwasser jede Erhöhung der Magnesiumkonzentration in besonders starkem Maße die Aktivität der Kiemencilien von *Mytilus* herab. Diese spezifische Wirkung der Magnesium-Ionen in Meerwasser und Brackwasser wird deshalb ja auch oft dazu benutzt, um marine Wirbellose für Versuchszwecke durch Zufügen von Magnesiumchlorid zum Außenmedium zu „narkotisieren“ (vergl. auch HEILBRUNN 1952).

In Brackwasser von 15‰ Salzgehalt sind im Mittel nur etwa 170 mg Kalium/l enthalten. Trotzdem scheint dieser geringe Kalium-Gehalt eine große physiologische Bedeutung zu haben. Dafür spricht schon die Tatsache, daß die Miesmuschel sowohl in Meerwasser als auch in Brackwasser im Innenmedium eine um etwa $\frac{1}{3}$ erhöhte Kaliumkonzentration aufrechterhält, während bezüglich der übrigen Ionen kein Unterschied besteht (ROBERTSON 1953; SECK, noch unveröffentlichte Versuche). Die Miesmuschel zeigt — zumindest im Meerwasser von 30‰ und in Brackwasser von 15‰ — keine osmoregulatorische Leistung. Innen- und Außenmedium sind isotonisch. Trotzdem ist eine gewisse Ionenregulation vorhanden, die sich eben an dem relativ höheren Kaliumionengehalt des Innenmediums erkennen läßt. Wir haben nun den Kaliumgehalt unseres Brackwassers um 50, 100 oder 200% vermehrt. In jedem Falle war dann die Aktivität der untersuchten frontalen Kiemencilien erhöht (vergl. Abb. 5). Diese Zunahme der Aktivität war um so stärker, je höher der Kaliumgehalt des Außenmediums war. Bei längerer Versuchsdauer ergaben sich jedoch bemerkenswerte Unterschiede. Während der ersten 60—90 Minuten stieg in jedem Medium die Cilienaktivität, um danach langsam wieder abzusinken. In Brackwasser von doppeltem Kaliumgehalt war die Zunahme der Cilienaktivität am größten (bis 156%); sie übertraf noch die in Brackwasser von dreifachem Kaliumgehalt (maximal 143%). Wurden Miesmuscheln 24 bis 48 Stunden an Brackwasser von doppeltem Kaliumgehalt angepaßt, so war die Cilienaktivität der Kiemen sofort nach ihrer Isolierung um etwa 50% gegenüber der normaler Individuen erhöht (vergl. Tab. 3). Die Cilienaktivität war dabei nach 48 Stunden Anpassung etwas geringer als nach 24-stündiger Anpassung; das weist darauf hin, daß durch eine derartige Erhöhung des Kaliumgehaltes im Außenmedium doch schon etwas die Resistenzgrenze der Muschel überschritten wird. Zusammenfassend wäre zu sagen, daß Erhöhung des Kaliumgehaltes im Brackwasser sowohl hinsichtlich der Stabilität der Zellkolloide als auch der Cilienaktivität einen ganz anderen, entgegengesetzten Effekt als eine entsprechende Erhöhung des Calcium- und Magnesium-Gehaltes hat.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 11)

- Abb. 4: Die mechanische Aktivität der frontalen Kiemencilien von *Mytilus edulis* L., untersucht an den isolierten Kiemen in Brackwasser von 15‰ S und in Brackwasser mit erhöhtem Magnesiumgehalt (+ 50 bis + 100% Mg).
- Abb. 5: Die mechanische Aktivität der frontalen Kiemencilien von *Mytilus edulis* L., untersucht an den isolierten Kiemen in Brackwasser von 15‰ S und in Brackwasser mit erhöhtem Kaliumgehalt (+ 50 bis + 200% K).

Die Aktivität des Cilienschlages (frontale Cilien) der Kiemen von *Mytilus edulis*



Der Einfluß der Salzkonzentration und des Jonen-
 gehaltes im Brackwasser auf das Kiemengewebe
 von *Mytilus edulis* (bei langangepaßten Exemplaren).

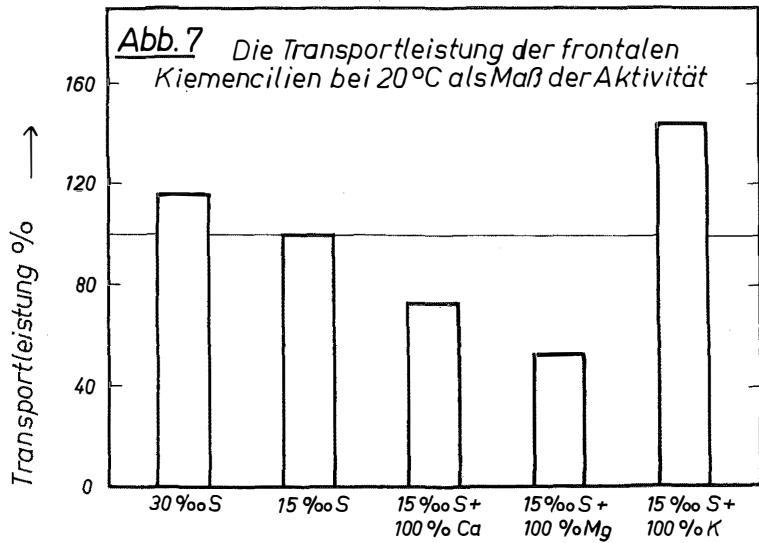
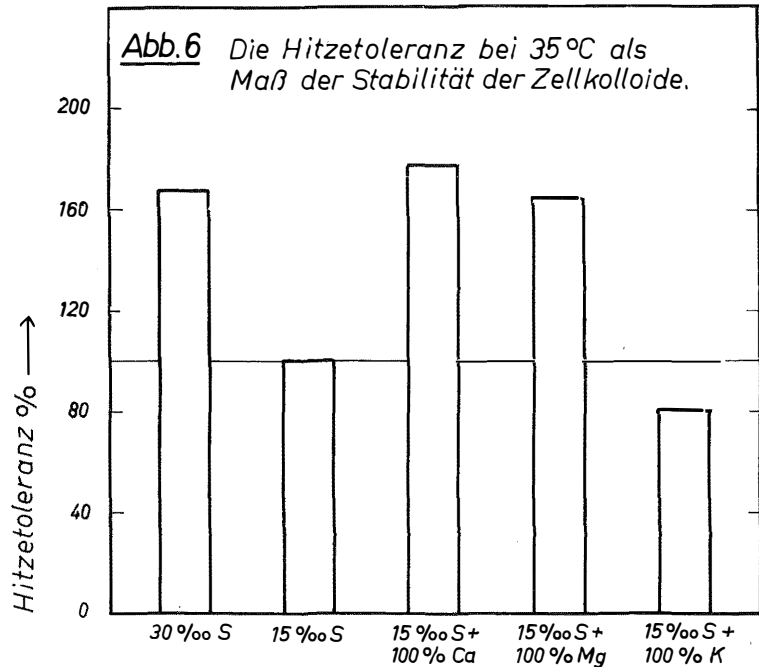


Tabelle 3

Der Einfluß der Anpassung auf die Abhängigkeit der mechanischen Aktivität der Kiemencilien vom Salzgehalt und der Ionenkonzentration im Brackwasser.

(Transportleistung in mm/Min. bei 20° C, Mittelwerte).

Anpassungs- dauer Stunden	Zusammensetzung des Außenmediums				
	Meerwasser 30 ⁰ / ₀₀ S	Brackwasser 15 ⁰ / ₀₀ S	Brackwasser von 15 ⁰ / ₀₀ S		
			+100% Ca	+100% Mg	+100% K
0	37,9	33,4	33,2	33,5	33,4
0,5	„	„	27,4	23,9	42,0
1	„	„	24,7	19,9	48,8
24	„	„	23,5	17,0	50,8
48	„	„	23,5	16,8	47,9

5. Die Stoffwechselintensität des Kiemengewebes von *Mytilus*

Die Stoffwechselintensität der isolierten Kiemen der Miesmuschel läßt sich leicht durch Bestimmung des Sauerstoffverbrauches im Warburg-Manometer messen. Nach SCHLIEPER (1955) ist die Atmungsintensität des Kiemengewebes bei Ostsee-Miesmuscheln in Brackwasser von 15⁰/₀₀ Salzgehalt wesentlich höher als die der Nordseemuscheln in Meerwasser von 30⁰/₀₀ Salzgehalt. Im einzelnen sind die absoluten Werte je nach der Jahreszeit und der Größe der Muscheln verschieden, aber immer übertrifft die Gewebeatmung der Ostseemuscheln um etwa 40—70% die der Nordseemuscheln. Überführt man Ostsee-Miesmuscheln aus Brackwasser von 15⁰/₀₀ S in Meerwasser von 30⁰/₀₀ S, so sinkt der Sauerstoffverbrauch des Kiemengewebes innerhalb weniger Stunden um etwa 20%. Die weitere Abnahme erfolgt nur langsam, so daß erst nach drei bis vier Wochen das niedrigere Stoffwechsellniveau der Nordsee-Miesmuscheln erreicht wird. Die Geschwindigkeit der Anpassung hängt dabei etwas von der Temperatur des Außenmediums ab; sie ist deshalb im Sommer größer als im Winter.

Wir haben die Atmung des Kiemengewebes von Ostsee-Miesmuscheln in Brackwasser von 15⁰/₀₀ S und nach direkter Überführung in Brackwasser von um je 100% erhöhtem Calcium-, Magnesium- und Kaliumgehalt gemessen. Wesentliche Unterschiede zeigten dabei die Atmungswerte in Brackwasser von doppeltem Magnesiumgehalt (vergl. Tab. 4). In Brackwasser von doppeltem Calcium- oder Kaliumgehalt war aber der Sauerstoffverbrauch der Kiemen während der ersten drei Stunden nach der Überführung in das veränderte Medium praktisch unverändert. Dagegen war der Sauerstoffverbrauch des Kiemengewebes in Brackwasser von doppeltem Magnesiumgehalt um etwa 20% geringer. Diese Herabsetzung der Atmungsintensität entspricht der starken Verminderung der Cilienaktivität nach Erhöhung des Magnesiumgehaltes im Außenmedium. Es ist damit nicht gesagt, daß durch Erhöhung des Calcium- und Kaliumgehaltes im Brackwasser bei längerer Anpassung der Versuchstiere nicht doch die Stoffwechselintensität der Gewebe beeinflußt werden kann. Wir haben allerdings bei einigen Vorversuchen keine

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 12)

Abb. 6 und 7: Vergleich der Hitzeresistenz und der mechanischen Aktivität des Kiemengewebes von *Mytilus edulis* L., in Abhängigkeit von der Salzkonzentration und dem Ionengehalt des Brackwassers. Die Muscheln in dem Brackwasser mit verändertem Ionengehalt waren jeweils zwei Tage vor der Messung an das betreffende Versuchsmedium angepaßt worden.

diesbezüglichen Ergebnisse erhalten. Wir wollen aber der Beeinflussung des Gewebestoffwechsels nach Änderung des relativen Ionengehaltes im Brackwasser und langfristiger Anpassung eine besondere Untersuchung widmen.

Tabelle 4

Die Stoffwechselintensität des Kiemengewebes von *Mytilus edulis* L. in Abhängigkeit vom Salzgehalt und Ionengehalt des Mediums.

O₂-Verbrauch in ccm/Stunden und 100 mg Trockengewicht

a) Nordsee-Mytilus

b—d) Ostsee-Mytilus

a) 30⁰/₀₀ S: 82 ± 2 ccm O₂/Std.

b ₁) 15 ⁰ / ₀₀ S	c ₁) 15 ⁰ / ₀₀ S	d ₁) 15 ⁰ / ₀₀ S
126,3 ccm O ₂	130,5 ccm O ₂	143,6 ccm O ₂
120,6 „	145,5 „	148,7 „
131,2 „	120,0 „	147,0 „
138,5 „	118,0 „	122,1 „
133,9 „	144,3 „	123,2 „
114,8 „		113,0 „
119,7 „	$131,6 \pm 5,8$	123,2 „
138,8 „		125,4 „
$128,0 \pm 3,2$		$130,8 \pm 4,8$
b ₂) 15 ⁰ / ₀₀ S + 100% Ca	c ₂) 15 ⁰ / ₀₀ S + 100% Mg	d ₂) 15 ⁰ / ₀₀ S + 100% K
126,3 ccm O ₂	112,5 ccm O ₂	126,0 ccm O ₂
128,5 „	100,1 „	126,8 „
101,9 „	89,2 „	133,7 „
126,7 „	87,0 „	128,7 „
134,6 „	97,0 „	120,6 „
137,5 „	105,4 „	121,0 „
123,9 „		108,0 „
133,7 „	$98,5 \pm 3,9$	146,3 „
113,6 „		139,3 „
		139,6 „
$125,2 \pm 3,7$		$129,0 \pm 3,4$

6. Diskussion der Ergebnisse

Ausgangspunkt unserer Untersuchungen war der Vergleich der Gewebe von *Mytilus edulis* L. in Meerwasser von 30⁰/₀₀ Salzgehalt und in Brackwasser von 15⁰/₀₀ Salzgehalt. Das isolierte Kiemengewebe überlebt in Brackwasser von 15⁰/₀₀ S lange Zeit. Es zeigt aber, verglichen mit dem Gewebe von Muscheln, die an 30⁰/₀₀ S angepaßt sind, eine geringere Stabilität der plasmatischen kolloidalen Struktur sowie eine verminderte Aktivität der Cilien und einen außerordentlich gesteigerten Sauerstoffverbrauch. Es sollte die Frage beantwortet werden, ob diese physiologischen Unterschiede der Brackwassermuscheln allein durch die geringere osmotische Konzentration des Außenmediums verursacht werden, oder ob dabei auch der im Vergleich zum Meerwasser herabgesetzte Gehalt einzelner physiologisch wichtiger Kationen beteiligt ist.

In isotonischer Kochsalzlösung quellen die Kiemenzellen von *Mytilus* sehr schnell, während ihr Sauerstoffverbrauch vorübergehend außerordentlich steigt (SCHLIEPER 1936).

Diese Wirkung der Natriumionen tritt aber nur in reinen Salzlösungen auf. In natürlichem oder nur wenig verändertem Brackwasser werden diese Eigenschaften der Natriumionen durch den bekannten antagonistischen Effekt der Calcium- und Magnesium-Ionen weitgehend aufgehoben. GRAY (1928, S. 98), dem wir wertvolle Untersuchungen über den Mechanismus der Cilienbewegung bei *Mytilus* verdanken, schreibt: „It is easy to shew experimentally that considerable variations can be made in the concentration of sodium without markedly affecting ciliary activity“. Allerdings hat GRAY den osmotischen Effekt (Konzentrationseffekt) der Natrium-Ionen nicht berücksichtigt. Erhöht man nämlich, wie wir es getan haben, im Brackwasser den Natriumgehalt auf das Doppelte durch Zugabe der entsprechenden Menge von NaCl, so steigt — zumindest vorübergehend — die mechanische Cilienaktivität etwa auf die bei Meerwasserexemplaren vorhandene Intensität (siehe Abb. 2).

Noch leichter lassen sich spezifische Ionenwirkungen beim Calcium, Magnesium und Kalium im Brackwasser nachweisen, obgleich diese Ionen in viel geringerer Konzentration vorhanden sind. Jedoch ist es in jedem Fall notwendig, quantitativ zu analysieren. Beobachtet man nur qualitativ, so kann man beispielsweise wie GRAY (1928, S. 100) zu der Ansicht kommen: „To any increase in the concentration of calcium in the surrounding medium ciliated cells are remarkably indifferent.“ Erhöht man, wie wir es getan haben, den Calciumgehalt im Brackwasser auf das Doppelte, so wird die durch die Hitzeresistenz gemessene Stabilität der Zellkolloide deutlich gesteigert. Nach ein bis zweitägiger Anpassung an Brackwasser von doppeltem Calciumgehalt hat dann das Kiemengewebe praktisch die gleiche plasmatische Stabilität und Hitzeresistenz wie sie bei Meeresexemplaren in einem Medium von doppeltem Salzgehalt nachweisbar sind. Man könnte also versucht sein zu sagen, daß sich durch Verdoppelung des Calciumgehaltes im Brackwasser allein schon der Verdünnungseffekt (der osmotische Effekt) aufheben lasse. Das ist aber tatsächlich nicht der Fall, wie aus der gleichzeitigen Messung der Cilienaktivität und des Sauerstoffverbrauchs hervorgeht. Die Cilienaktivität ist nämlich in einem derartigen, calciumreichen Brackwasser deutlich herabgesetzt und der Sauerstoffverbrauch ist anscheinend unbeeinflußt. Hieraus geht hervor, daß wir es bei den beschriebenen Beobachtungen mit spezifischen Calcium-Effekten zu tun haben. Man kann in Brackwasser von 15‰ S durch Erhöhung der Calciumkonzentration auf das Doppelte die physiologischen Wirkungen der niedrigen osmotischen Gesamtkonzentration nicht vollständig ausgleichen.

Ähnlich wie bei den Calciumversuchen reagiert das Kiemengewebe der Brackwassermuscheln auf Erhöhung des Magnesiumgehaltes im Außenmedium. In Brackwasser von doppeltem Magnesiumgehalt ist die Hitzeresistenz und die Stabilität der Zellkolloide erhöht, dagegen die Cilienaktivität herabgesetzt. Die Tatsache, daß die Cilienaktivität aber noch stärker herabgesetzt ist als bei den Calciumversuchen, spricht für eine spezifische Wirkung der Magnesium-Ionen. Das kommt besonders darin zum Ausdruck, daß auch die Atmungsintensität des Gewebes im gleichen Medium stark reduziert ist. Diese „narkotisierende“ Wirkung der Magnesium-Ionen ist durch Versuche mit künstlichem Meerwasser seit langem bekannt. Nach GRAY (1928, S. 101) sollen allerdings die frontalen Cilien der isolierten *Mytilus*kiemen in einer meerwasserisotonischen Magnesiumchloridlösung mehrere Stunden unverändert schlagen. Wurde dagegen von dem gleichen Autor der Magnesiumgehalt in künstlichen Meerwasserlösungen herabgesetzt, so nahm die Geschwindigkeit des Schlages der lateralen Cilien deutlich zu. Der Widerspruch, der in diesen beiden Beobachtungen zu liegen scheint, läßt sich auf Grund unserer Brackwasserversuche klären. Um die Wirkung der Magnesium-Ionen auf die frontalen Kiemencilien von *Mytilus* zu erkennen, bedarf es eben quantitativer Messungen.

Was die physiologische Wirkung der Kalium-Ionen betrifft, so ist uns aus zahlreichen früheren Untersuchungen bekannt, daß Beziehungen zwischen der Kaliumkonzentration

der Körperflüssigkeiten und der Aktivität mancher Organe (Cilienschlag, Herzschlag, Pulsationsfrequenz der Medusen) bestehen (vergl. HELBRUNN 1952). Manche höher organisierte, aktivere Meeresevertebraten halten im Vergleich zum Außenmedium einen erhöhten Kaliumgehalt im Blut aufrecht. ROBERTSON (1953) vertritt die Ansicht, daß bei Cephalopoden vielleicht der hohe Kaliumgehalt ihres Innenmediums mit zu ihrer größeren Beweglichkeit und Reaktionsfähigkeit beiträgt. Auch die Miesmuschel besitzt in ihrem Innenmedium eine Kaliumkonzentration, die etwa um 30% höher ist als im Außenmedium. Unsere Versuche haben nun gezeigt, daß eine Erhöhung der Kaliumkonzentration im Brackwasser die Cilienaktivität ganz außerordentlich steigert. Bei Verdoppelung des Kaliumgehaltes im Brackwasser steigt die Cilienaktivität um etwa 50%. Dagegen sind die Hitzeresistenz und die Stabilität der Zellkolloide herabgesetzt. Die Gewebeatmung ist — zumindest bei kurzfristigen Versuchen — unverändert. Alle diese Befunde weisen darauf hin, daß es sich hierbei um spezifische Kaliumwirkungen handelt, denn in dem natürlichen äquilibrierten Brackwasser geht ja mit einer verringerten Stabilität der Zellkolloide und einer reduzierten Cilienaktivität eine Steigerung der Atmungsintensität parallel. Es läßt sich also der Verdünnungseffekt im Brackwasser keineswegs durch alleinige Erhöhung der Kaliumkonzentration ausgleichen.

In Abbildung 6 und 7 ist noch einmal der Einfluß der Salzkonzentration und des Ionengehaltes im Brackwasser auf die Beständigkeit der plasmatischen Struktur und die Cilienaktivität des Kiemengewebes von *Mytilus* einander gegenübergestellt. Aus der graphischen Darstellung dieser Werte geht deutlich die entgegengesetzt physiologische Wirkung der osmotischen Gesamtkonzentration einerseits und der Konzentration der untersuchten Kationen (K, Ca, Mg) andererseits hervor.

Das natürliche Brackwasser übt seine physiologischen Wirkungen auf die es bewohnenden Organismen, soweit es sich um verdünntes Meerwasser handelt, also in erster Linie durch seine geringe osmotische Gesamtkonzentration aus. Nur in einigen salzarmen Brackwässern, z.B. in der Nähe von kalkreichen Süßwasserzuflüssen, hat ein anomal hoher Calciumgehalt des Außenmediums insofern eine biologische Bedeutung, als er die Stabilität der Zellkolloide und die thermische und osmotische Resistenz der tierischen Bewohner erhöht (vergl. SCHLIEFER u. KOWALSKI 1956).

Anders ist es dagegen, wenn wir unter den Begriff „Brackwasser“ auch solche, im Binnenland vorkommende salzhaltige Gewässer einbeziehen, deren ionale Zusammensetzung nicht mit der des Meerwassers übereinstimmt. Ein derartiges Brackwasser von anomaler Zusammensetzung ist beispielsweise das Wasser des im asiatischen Rußland gelegenen *Balkhash*-Sees mit einem im Verhältnis zum Meerwasser erhöhten Gehalt an Kalium- und Magnesium-Ionen. Die von BIRSTEIN u. BELIAEV (1946) nachgewiesene Giftigkeit dieses Brackwassers auf zahlreiche Süßwasser- und Meerestiere läßt sich auf Grund der von uns analysierten Ionenwirkungen im Brackwasser deuten.

Die oben berichteten Untersuchungen werden von uns fortgesetzt. Wir bemühen uns, in Sonderheit die physiologischen Wirkungen langfristiger Anpassungen an Brackwasser von anomalem Ionengehalt zu analysieren.

7. Zusammenfassung

Versuchsobjekt waren die isolierten Kiemen der an natürliches Brackwasser von 15‰ Salzgehalt angepaßten Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Im Vergleich zu den Kiemen von Miesmuscheln, die an Meerwasser von 30‰ Salzgehalt angepaßt sind, haben die Kiemen der Brackwassermuscheln eine u.a. durch die verringerte Hitzeresistenz nachweisbare herabgesetzte Stabilität der kolloidalen plasmatischen Struktur, eine reduzierte

Aktivität der Cilien und einen gesteigerten Sauerstoffverbrauch. Es sollte die Frage beantwortet werden, ob diese physiologischen Unterschiede der Brackwassermuscheln allein durch die geringe Gesamtkonzentration des Außenmediums verursacht werden, oder ob dabei auch der im Vergleich zum Meerwasser herabgesetzte Gehalt einzelner physiologisch wichtiger Kationen beteiligt ist.

Als Grundversuch wurde jeweils die Wirkung eines natürlichen Brackwassers von 15‰ S verglichen mit der eines entsprechenden Brackwassers, in dem die Konzentration an Natrium-, Kalium-, Calcium- oder Magnesium-Ionen verdoppelt worden war.

Hierbei ergab sich, daß die als Maß der Stabilität der Zellkolloide benutzte Hitze-resistenz des Gewebes durch Calcium- und Magnesium-Zusatz erhöht, durch Kalium-Zusatz dagegen erniedrigt wird.

Die als Maß der Aktivität des Gewebes benutzte mechanische Leistung der Kiemen-cilien wurde dagegen durch Natrium- und Kalium-Zusatz gesteigert, durch Calcium- und Magnesium-Zusatz aber herabgesetzt.

Bei dreistündigen Messungen wurde der Sauerstoffverbrauch des überlebenden Gewebes durch Calcium- und Kalium-Zusatz nicht beeinflußt, durch Magnesium-Zusatz dagegen reduziert.

Es wird die Ansicht vertreten, daß es sich bei den beobachteten Effekten um spezifische Ionenwirkungen handelt, und daß das natürliche Brackwasser, soweit es sich um ver-dünntes Meerwasser handelt, seine physiologischen Wirkungen auf die in ihm lebenden Organismen in erster Linie durch seine geringe osmotische Gesamtkonzentration ausübt.

Literaturverzeichnis

- BIRSTEIN, J. A. and G. M. BELIAEV: The action of the water of Balkhash lake on the Volga-Caspian invertebrates. Zool. Zurnal **25**, 225—236, 1946 (russisch, engl. Zusammenfassung). — BOGEN, H. J.: Untersuchungen über Hitzetod und Hitzeresistenz pflanzlicher Protoplaste. *Planta* **36**, 298—340, 1948. — GRAY, J.: Ciliary Movement. Cambridge University Press, 162 pp, 1928. — HARVEY, H. W.: The Chemistry and Fertility of Sea Waters. Cambridge Univ. Press, 1955. — HELBRUNN, L. V.: An outline of general physiology. Third Edition Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1953. — HÖBER, R.: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 6. Aufl., Leipzig, 1926. — LILLIE, R. S.: The relation of ions to contractile processes. I. The action of salt solutions on the ciliated epithelium of *Mytilus edulis*. Amer. Journ. of Physiol. **17**, 89, 1906. — ROBERTSON, J. D.: Further studies on ionic regulation in marine invertebrates. J. of Exper. Biol. **30**, 277—296, 1953. — SCHLIEPER, C.: Die Brackwassertiere und ihre Lebensbedingungen vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet. Verh. Internat. Ver. theor. u. angew. Limnologie, **6**, 113—146, 1932. — SCHLIEPER, C.: Die Abhängigkeit der Atmungsintensität der Organismen vom Wassergehalt und dem kolloidalen Zustand des Protoplasmas. Biol. Zentralbl. **56**, 87—94, 1936. — SCHLIEPER, C.: Über die physiologischen Wirkungen des Brackwassers (Nach Versuchen an der Miesmuschel *Mytilus edulis*). Kieler Meeresforschungen **11**, 22—33, 1955. — SCHLIEPER, C.: Praktikum der Zoophysologie. 2. Aufl. 272 pp. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1955. — SCHLIEPER, C. u. R. KOWALSKI: Über den Einfluß des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforschungen **12**, 37—45, 1956. — WITTIG, H.: Über die Verteilung des Kalziums und der Alkalinität in der Ostsee. Kieler Meeresforschungen **3**, 460—496, 1940.