

# 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.

## Der Einfluß der Temperatur auf die Salzgehaltstoleranz und Osmoregulation von *Nereis diversicolor* O. F. MUELL<sup>1)</sup>

VON KURT HOHENDORF

**Zusammenfassung:** Der experimentell ermittelte maximale Salzgehaltstoleranzbereich beträgt für Exemplare aus Brackwasser von 15‰ S (Kieler Förde) bei 1°C etwa 1 bis 55‰ S, bei 10°C hartes Süßwasser bis 55‰ S, bei 20°C etwa 0,5 bis 50‰ S. Die Kombination von niedrigem Salzgehalt mit Temperaturen um den Gefrierpunkt (unter 0,5°C) hat letale Wirkung. — Nach Voradaptation an die Versuchstemperaturen bzw. an den Versuchssalzgehalt ist die Toleranz der kritischen Grenzkonzentrationen gesteigert, insbesondere unter nichtoptimalen Temperaturbedingungen. — Die Überlebensfähigkeit in salzarmem Brackwasser (unter 2‰ S) ist am größten, wenn dieses etwa die gleiche Alkalinität wie normales Ostseewasser hat. Wesentlich niedrigere und höhere Alkalinitätswerte setzen die Überlebensfähigkeit in diesem Salzgehaltsbereich herab.

*Nereis diversicolor* besitzt in Brackwasser unter 15‰ S eine hypertensive Osmoregulation; in höheren Konzentrationen besteht passive osmotische Angleichung. Die Osmoregulation ist im wesentlichen eine Elektrolytregulation. Der maximale osmoregulatorische Effekt wird in Außenmedien mit 0,5 bis 2‰ S erreicht. — Die interne osmotische Minimalkonzentration ist anscheinend artspezifisch und entspricht einem Wert von etwa 7,0 bis 7,5‰ S. — Der Gehalt an organischen Substanzen in der Cöloflüssigkeit entspricht bei Individuen in salzarmem Brackwasser einem Äquivalentwert von 0,55‰ S, der bei Meerwasserexemplaren bis auf 1,2‰ S steigt. — Die osmoregulatorische Anpassung an salzarmes Brackwasser dauert bei 1°C etwa 7 Tage, bei 5°C etwa 4 Tage, bei 10°C etwa 2,5 Tage und bei 20°C etwa 1 Tag. — Die osmoregulatorische Leistung beginnt abzufallen und schließlich zu versagen bei 1°C in 2‰ S, bei 5°C in 1‰ S, bei 10°C in Süßwasser und bei 20°C in 0,5—1‰ S. — Die osmotische Innenkonzentration ist in salzarmem Brackwasser am größten, wenn dessen Alkalinität etwa der von normalem Ostseewasser entspricht.

**The influence of temperature on the salinity tolerance and the osmoregulation of *Nereis diversicolor* O. F. MUELL. (Summary):** The experimentally determined maximal range of salinity tolerance for brackish water specimens (from the Kieler Förde, salinity c. 15‰) is about 1—55‰ at 1°C, hard freshwater to 55‰ at 10°C and 0,5—50‰ at 20°C. The combination of low salinity with temperatures near the freezing-point (below 0,5°C) has a lethal effect on the animals. — After preceding adaptation to the experimental temperatures resp. to the experimental salinity the tolerance of critical limiting concentrations is increased, especially at non-optimal temperature conditions. — Resistance in diluted brackish water (below a salinity of 2‰) is best, when the latter has about the same alkalinity as normal Baltic water. Considerably higher as well as lower alkalinity values diminish the resistance in that range of salinity. —

*Nereis diversicolor* has a hypertensive osmoregulation in brackish water below a salinity of 15‰; in higher concentrations there is a passive osmotic adjustment. The osmoregulation essentially is an electrolyte regulation. The maximal osmoregulatory effect is obtained in a salinity medium between 0,5 and 2‰. — The internal osmotic minimal concentration seems to be specific and corresponds to an equivalent salinity value of 7,0 to 7,5‰. — The amount of organic substances in the coelomic fluid of animals of oligohaline brackish water corresponds to an equivalent salinity value of 0,55‰, in seawater animals it reaches an equivalent value of 1,2‰. — The osmoregulatory adaptation to diluted brackish water takes about 7 days at 1°C, 4 days at 5°C, 2,5 days at 10°C and about 1 day at 20°C. — The osmoregulatory capacity begins to decrease and finally to collapse in a salinity of 2‰ at 1°C, in 1‰ at 5°C, in freshwater at 10°C and in 0,5—1‰ at 20°C. — In diluted brackish water the internal osmotic concentration is at its highest when the alkalinity approximately amounts to that of normal Baltic water.

<sup>1)</sup> Gekürzte Dissertation des Verfassers (Kiel, Phil. Fak. 1963).

## I. Einleitung

Die ökologisch und geographisch weit verbreitete Polychaeten-Familie der Nereidae eignet sich vorzüglich für vergleichende Studien auf dem Gebiet der physiologischen Ökologie. Insbesondere hat sich für Untersuchungen der Salzgehaltstoleranz und Osmoregulation die an den Atlantikküsten Nordwest-Europas, Nordamerikas und in zahlreichen Nebenmeeren sehr häufige Art *Nereis diversicolor* O. F. MUELL. bewährt (SCHLIEPER 1929, BEADLE 1937, PORA et ROSCA 1944, 1952, BOGUCKI 1954, SMITH 1955 b, JØRGENSEN and DALES 1957). Dieser extrem euryhaline Polychaet besiedelt ausgesprochen marine Gebiete, typische Brackwasserareale und Mündungsgebiete mit Salzgehalten bis weit unter 1‰ (HEINEN 1911, PERCIVAL 1929, VÄLIKANGAS 1933, REMANE 1940, BASSINDALE 1943, EKMAN 1953, SMITH 1955 a, 1956). Ein abweichendes Verbreitungsverhalten zeigt *Nereis diversicolor* jedoch in der nordöstlichen Ostsee, im Bottnischen und Finnischen Meerbusen, wo sie in den ausgesüßteren Teilen nicht mehr vorkommt und innerhalb der charakteristischen Brackwasserfauna als erste Art ausfällt. Ihre ökologische Verbreitungsgrenze liegt dort bereits bei einem mittleren Sommersalzgehalt von 4‰ (VÄLIKANGAS 1933, SEGERSTRÅLE 1933, SMITH 1955 a). In der westlichen Ostsee dagegen, z. B. im Isefjord (Dänemark) mit einem durchschnittlichen Salzgehalt von 20‰, ist *N. diversicolor* — genauso wie in den britischen Mündungsgebieten — vorwiegend in den Bereichen mit dem geringsten Salzgehalt, den Flußmündungen, anzutreffen und dringt weiter als alle marinen Begleitformen ins Süßwasser vor (SMITH 1955 a, 1956, JØRGENSEN and DALES 1957). Auf Grund der hydrographischen Bedingungen in der Bucht von Tvärminne kam SMITH (1955 a) zu dem Schluß, daß der begrenzende Faktor für *N. diversicolor* an der finnischen Küste nicht der Salzgehalt während der Sommermonate sein kann, sondern der stark reduzierte Salzgehalt in Verbindung mit Temperaturen um den Gefrierpunkt zur Zeit der Frühjahrsschneeschmelze. SEGERSTRÅLE (1951) hat im Finnischen Meerbusen Salzgehaltsreduktionen auf weniger als 50% des Jahresmittels festgestellt, die fast jährlich für einige Zeit, vorwiegend in den Monaten Februar bis Mai, auftreten. Die Temperaturen des Küsten- und Oberflächenwassers im Bottnischen und Finnischen Meerbusen sinken in den kältesten Monaten (Januar bis April) regelmäßig für einige Wochen unter den Gefrierpunkt auf  $-0,2^{\circ}$  bis  $-0,3^{\circ}$  C und sogar noch tiefer. In dieser Zeit sind die Salinitätsverhältnisse annähernd normal, d. h. der Salzgehalt nimmt von 7‰ in den äußeren Teilen kontinuierlich bis auf ca. 3‰ im Buchtinneren ab (bei Tvärminne 5,0 bis 5,5‰ S). Aber während der sich anschließenden Schnee- und Eisschmelze werden in den inneren Teilen der Meerbusen für einige Tage oder Wochen im flachen Wasser Salzgehaltswerte von unter 0,5‰, gelegentlich sogar unter 0,1‰ registriert, wobei die Temperaturen noch um den Nullpunkt oder nur wenig darüber liegen (GRANQUIST 1938, 1954, KOROLEFF 1959).

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist nun, den Einfluß der Temperatur auf die Salzgehaltstoleranz und auf die Osmoregulation von *Nereis diversicolor* O. F. MUELL. zu analysieren und damit einen Beitrag zur experimentellen Physiologischen Ökologie (vgl. KINNE 1957) dieser Art und zum Problem der Einwanderung mariner Organismen in sehr salzarmes Brackwasser und in Süßwasser zu leisten (vgl. SCHLIEPER 1931). Außerdem soll die Frage untersucht werden, in welchem Umfang auch organische Substanzen in der Körperflüssigkeit von *N. diversicolor* osmotisch wirksam sind und einen Anteil zur Aufrechterhaltung des osmotischen Druckes liefern. Zu diesem Zweck ist die Konzentration der Lösungen jeweils auf zweierlei Weise ermittelt worden, einerseits mit der kryoskopischen Methode, die zur Bestimmung der osmotisch aktiven Gesamtkonzentration dient, und andererseits durch Messung der elektrischen Leitfähigkeit, bei der lediglich der Elektrolytgehalt erfaßt wird. Es wird ein nach modernen Gesichtspunkten neu entwickeltes und verbessertes Laboratoriumsgerät für die Mikrokryoskopie beschrieben,

dessen Bedienung unter Wahrung einer hohen Meßgenauigkeit sehr bequem ist. Für die Leitfähigkeitsbestimmung wird ebenfalls eine Mikromethode angegeben.

Für die Anregung zu dieser Arbeit, das ständige Interesse und die vielseitige Hilfe bei ihrer Durchführung bin ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. C. Schlieper, zu großem Dank verpflichtet. Ebenso danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Studienstiftung des deutschen Volkes für die finanzielle Unterstützung, ferner Herrn K. Bach für die technische Hilfe bei der Entwicklung der mikrokryoskopischen Apparatur sowie der Besatzung des F. K. „Hermann Wattenberg“ für die Beschaffung des Tiermaterials.

## II. Material und Methoden

### A. Herkunft und Haltung des Tiermaterials

Die Versuchstiere stammten aus der Kieler Förde bei Laboe, wo *Nereis diversicolor* den küstennahen und gelegentlich trockenliegenden Sandschlick während des ganzen Jahres in großer Zahl besiedelt. Die in selbstgebauten Röhren dicht unter der Oberfläche des Schlickbodens befindlichen Würmer wurden in knietiefem Wasser mit einem Spaten oder einer Steingabel ausgegraben. Der Salzgehalt in der Kieler Förde variiert wegen des hohen West-Ost-Gradienten je nach der Windrichtung außerordentlich stark, in den vergangenen Jahren beim Feuerschiff „Kiel“ z. B. zwischen 9 und 23‰ (Monatsmittel 12,0—19,5‰ S, vgl. Tab. 1, ferner KÄNDLER 1959). Die Wassertemperatur schwankt zwischen 0°C in den Monaten Februar/März und 21°C im Juli/August (Monatsmittel 0,5 bis 19,5°C). Das Wasser am Fundort der Versuchstiere wies wegen der geringen Wassertiefe noch wesentlich größere Salinitäts- und Temperaturschwankungen auf. Bei anhaltenden Südweststürmen sank der Salzgehalt gelegentlich sogar unter 5‰.

Für die Versuche wurden nur unverletzte und normale Individuen von etwa 4—12 cm Länge verwendet. Die Versuchstiere galten als „normal“, wenn sie in der Lage waren, sich im Sand einzugraben und auf mechanische Reize spontan zu reagieren. Dieser Test auf „Normalität“ wurde auch in den Resistenzversuchen angewandt.

Die Tiere wurden bis zum Versuchsbeginn in einem Stufenbecken des Institutsaquariums aufbewahrt, das fließendes, gut durchlüftetes und filtriertes Ostseewasser von 15—20‰ S enthielt. Die Wassertemperatur schwankte je nach der Jahreszeit zwischen 9° und 17°C. Der Boden des Beckens war mit einer mehrere cm hohen Sandschicht bedeckt, in die sich die Würmer sofort nach dem Einsetzen eingruben. Bei längerer Aufbewahrung vor dem Versuchsbeginn wurden die Tiere mit dem Fischfutter „Vitawil“ und Miesmuschelfleisch gefüttert. Unter diesen Aquariumsbedingungen zeigte *N. diversicolor* ein normales Verhalten, pflanzte sich fort und konnte ohne Mühe ein Jahr und länger gehalten werden.

### B. Methoden

#### 1. Methodik der Resistenzversuche

Vor Beginn der Versuche wurden die Würmer sorgfältig überprüft, so daß nur völlig intakte Versuchstiere zur Verwendung kamen. Die Salzgehaltstoleranz von *N. diversicolor* wurde untersucht, indem die Würmer in Versuchsmedien verschiedener Konzentration (Aqua dest., Leitungswasser, 0,5—3‰ S bzw. 30—60‰ S) überführt und auf Grund täglicher Beobachtung die Anzahl überlebender Individuen nach 10 Tagen, in einigen Fällen auch nach mehrwöchiger Versuchsdauer, festgestellt wurde. Der Überführung von Versuchstieren in die konzentrierten Medien ging meist eine 3- bis 4-tägige Anpassung an 30‰ S voraus. Als Versuchsbehälter dienten abgedeckte Kunststoffschalen (19×19×6 cm) mit einer dünnen Schicht von ausgewaschenem Seesand und

Tabelle 1. Salzgehalt und Temperatur des Oberflächenwassers der Kieler Außenförde. Monatsmittel und Extremwerte der Jahre 1958—1961 aus täglichen Meßwerten bei Feuerschiff „Kiel“ (Deutsch. Hydrogr. Institut, Hamburg)

Monat	1958			1959			1960			1961		
	Min.	Med.	Max.									
Salzgehalt in ‰												
Januar . . . . .	14,7	<u>17,0</u>	17,6	17,6	<u>18,3</u>	19,1	17,1	17,9	19,1	17,2	18,8	20,0
Februar . . . . .	14,7	<u>16,7</u>	17,3	12,7	<u>17,4</u>	18,9	19,1	<u>19,5</u>	<u>19,8</u>	17,0	17,6	18,6
März . . . . .	12,1	15,0	16,8	14,2	16,4	18,2	15,8	<u>18,2</u>	<u>19,8</u>	14,9	18,5	21,0
April . . . . .	10,7	12,2	14,5	14,1	15,2	17,3	15,0	16,6	<u>18,0</u>	13,4	18,6	<u>21,9</u>
Mai . . . . .	12,5	13,6	14,2	9,0	12,6	14,9	12,3	15,6	18,7	10,7	12,9	<u>16,0</u>
Juni . . . . .	10,0	<u>12,0</u>	13,9	12,4	<u>13,9</u>	17,0	12,9	14,8	16,9	10,4	<u>13,2</u>	14,6
Juli . . . . .	10,2	<u>12,3</u>	14,1	11,2	15,2	16,2	10,4	17,3	19,1	14,0	15,2	15,9
August . . . . .	13,7	14,8	15,7	11,7	13,1	15,4	10,3	13,4	16,6	14,2	15,2	16,0
September . . . . .	11,1	12,8	14,5	11,7	13,8	15,5	10,5	14,4	19,5	11,3	14,2	16,4
Oktober . . . . .	13,2	14,8	16,5	15,5	17,9	<u>19,5</u>	12,2	13,8	15,4	11,4	13,7	15,3
November . . . . .	9,2	15,2	<u>18,3</u>	17,1	17,7	<u>18,2</u>	13,6	14,0	14,8	15,0	16,7	18,4
Dezember . . . . .	14,2	16,8	<u>18,0</u>	16,8	17,4	18,1	14,3	17,0	18,6	18,1	<u>19,1</u>	20,5
Jahresmittel	14,4			15,7			16,1			16,1		
Temperatur in °C												
Januar . . . . .	0,9	2,1	3,5	1,5	2,9	5,1	0,9	2,4	4,4	0,6	2,9	4,8
Februar . . . . .	0,0	1,1	1,9	1,1	1,5	2,1	0,0	0,5	1,2	1,5	2,3	3,3
März . . . . .	0,0	0,4	0,8	2,0	2,7	4,4	0,4	1,2	2,0	3,2	4,4	5,9
April . . . . .	0,6	3,0	5,3	4,2	6,1	8,2	1,9	4,0	6,5	4,5	6,9	8,8
Mai . . . . .	5,7	7,7	10,3	8,0	10,2	13,5	6,5	9,2	12,8	8,8	10,8	12,3
Juni . . . . .	11,0	13,2	<u>17,2</u>	13,2	14,8	16,0	12,6	15,0	17,1	12,0	15,4	16,7
Juli . . . . .	14,4	16,1	<u>17,1</u>	15,9	18,2	20,8	13,3	15,3	<u>18,0</u>	15,2	15,9	17,0
August . . . . .	15,5	<u>16,3</u>	16,7	17,9	<u>19,6</u>	<u>20,3</u>	16,2	17,1	<u>18,0</u>	15,6	16,0	16,7
September . . . . .	15,0	<u>16,0</u>	16,8	14,8	17,1	18,3	13,1	<u>15,3</u>	16,9	14,7	<u>15,8</u>	17,3
Oktober . . . . .	10,7	13,1	15,0	10,5	12,9	14,8	10,2	11,9	13,8	11,0	12,9	<u>15,2</u>
November . . . . .	6,5	8,4	10,7	6,5	8,5	10,5	7,0	8,4	10,2	6,5	8,8	11,1
Dezember . . . . .	4,6	5,4	6,8	3,9	4,7	6,9	3,7	5,1	7,1	1,0	4,5	7,2
Jahresmittel	8,6			9,9			8,8			9,7		

Anm.: unterstrichen: jeweiliges Kolonnen-Maximum  
 unterstrichelt: jeweiliges Kolonnen-Minimum

ca. 750 ccm Versuchswasser, in die jeweils 10 Individuen gesetzt wurden. Bei einem Wasserstand von 1,5—2 cm war eine besondere Belüftung nicht notwendig; das Wasser wurde je nach Bedarf alle 3—5 Tage gewechselt. Abgestorbene und stark verletzte Tiere wurden bei der mehrmaligen täglichen Kontrolle sofort entfernt.

Die Untersuchung des Temperatureinflusses auf die Salzgehaltstoleranz erfolgte in temperaturkonstanten Räumen bei 1—2°, 5°, 10—12° und 20°C bei verschiedenartiger Voradaptation der Versuchstiere.

Die Versuchskonzentrationen von 0,5—3‰ S wurden durch Verdünnen von Ostseewasser mit Aqua dest., Leitungswasser bzw. einem Gemisch aus beiden im Verhältnis 2 : 1 hergestellt, die Konzentrationen von 30 bis 60‰ S durch Aufsalzen von Ostseewasser mit Büsumer Meersalz.

## 2. Methodik der kryoskopischen Bestimmungen

Das von DRUCKER und SCHREINER (1913) entwickelte und für physiologische Untersuchungen zuerst von FRITSCH (1916) angewandte Prinzip der Mikrokryoskopie besteht darin, die in dünnen Glaskapillaren zwischen Paraffinöl eingebetteten und bei sehr tiefer Temperatur eingefrorenen Proben in einem Flüssigkeitsbad durch langsames Erwärmen aufzutauen und ihren genauen Schmelzpunkt durch Beobachtung mit einem Mikroskop festzustellen. Die beim Verschwinden des letzten Eiskristalls abgelesene Badtemperatur entspricht der Gefrierpunktserniedrigung der untersuchten Probe. Mit dieser Methode haben RAMSAY (1949), HARGITAY et al. (1951), KINNE (1952), KESSELER (1958) und FLÜGEL (1960) Proben mit Volumina von  $10^{-2}$ — $10^{-4}$  mm<sup>3</sup> (10—0,1  $\gamma$ ) untersucht. HARGITAY et al. verfeinerten das Verfahren durch die Beobachtung der schmelzenden Proben im polarisierten Licht, in welchem die Eiskristalle bei gekreuzten Polarisationsfiltern vor einem dunklen Hintergrund hell aufleuchten. Auf diese Weise lassen sich auch die geringsten Spuren noch vorhandenen Eises leicht erkennen.

Die Brauchbarkeit und Exaktheit der mikrokryoskopischen Methode hängt zur Hauptsache von der Lösung des Heizproblems ab, da der Konzentrationsausgleich innerhalb der Proben nur sehr langsam auf dem Diffusionswege erfolgen kann. Außerdem muß beim Ablesen Temperaturgleichheit zwischen Probe, Bad und Thermometer gewährleistet sein (vgl. hierzu KESSELER 1958). Die in der vorliegenden Apparatur (vgl. Abb. 1) verwendete elektrolytische Heizung arbeitet völlig trägheitslos und ist in Verbindung mit dem äußeren Kältemantel beliebig fein regulierbar (bis auf 0,01°C Temperaturanstieg in 3 min), bei Bedarf kann sogar wegen der vorhandenen Kältereserve augenblicklich ein Temperaturstillstand oder auch ein Temperaturabfall erreicht werden. — Kapillaren mit einem lichten Durchmesser von 50—100  $\mu$  und Probenlängen von 200—400  $\mu$  erwiesen sich als zweckmäßig, so daß sich Probenvolumina von 0,3—3  $\gamma$  ergaben.

Die Genauigkeit der benutzten mikrokryoskopischen Apparatur wurde mehrfach mit verschiedenen sehr genau eingestellten Standardlösungen bei einer Thermometerablesegenauigkeit von 0,005°C bestimmt. Ein Einfluß der Kapillarstärke und Probenlänge war bei entsprechend geringen Heizgeschwindigkeiten nicht festzustellen. Der prozentuale Fehler der Methode erstreckte sich von 0,2% für 0,5-molare KCl-Lösung über 0,9% für 0,1-molare bis schließlich 3% für 0,01-molare Lösung, während der wahre Fehler in °C im gesamten Bereich maximal  $\pm 0,005^\circ\text{C}$  betrug.

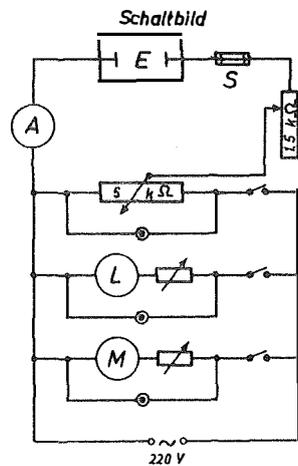
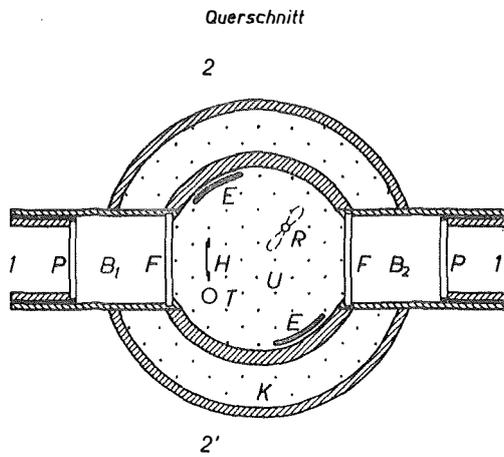
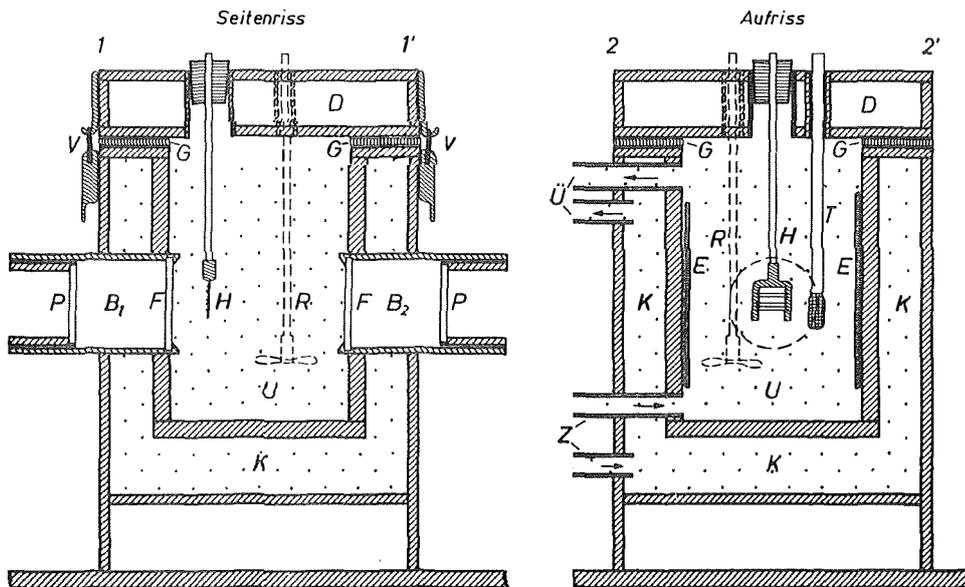
## 3. Methodik der elektrischen Leitfähigkeitsbestimmungen

Auch für die Leitfähigkeitsmessung wurde eine Mikromethode entwickelt, da zur Vermeidung von zusätzlichen Fehlerquellen das Innenmedium unverdünnt und für jedes Versuchstier getrennt bestimmt werden sollte. Als Widerstandsbrücke diente ein Leitfähigkeitsmesser der Type LBR von WTW (Wissenschaftlich-Technische Werkstätten, Weilheim/Obb.), der wahlweise mit den Meßfrequenzen von 50 Hz und 3000 Hz arbeitet und sich mit Hilfe eines Phasenwinkelreglers über einen magischen Fächer sehr genau ab-

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 1)

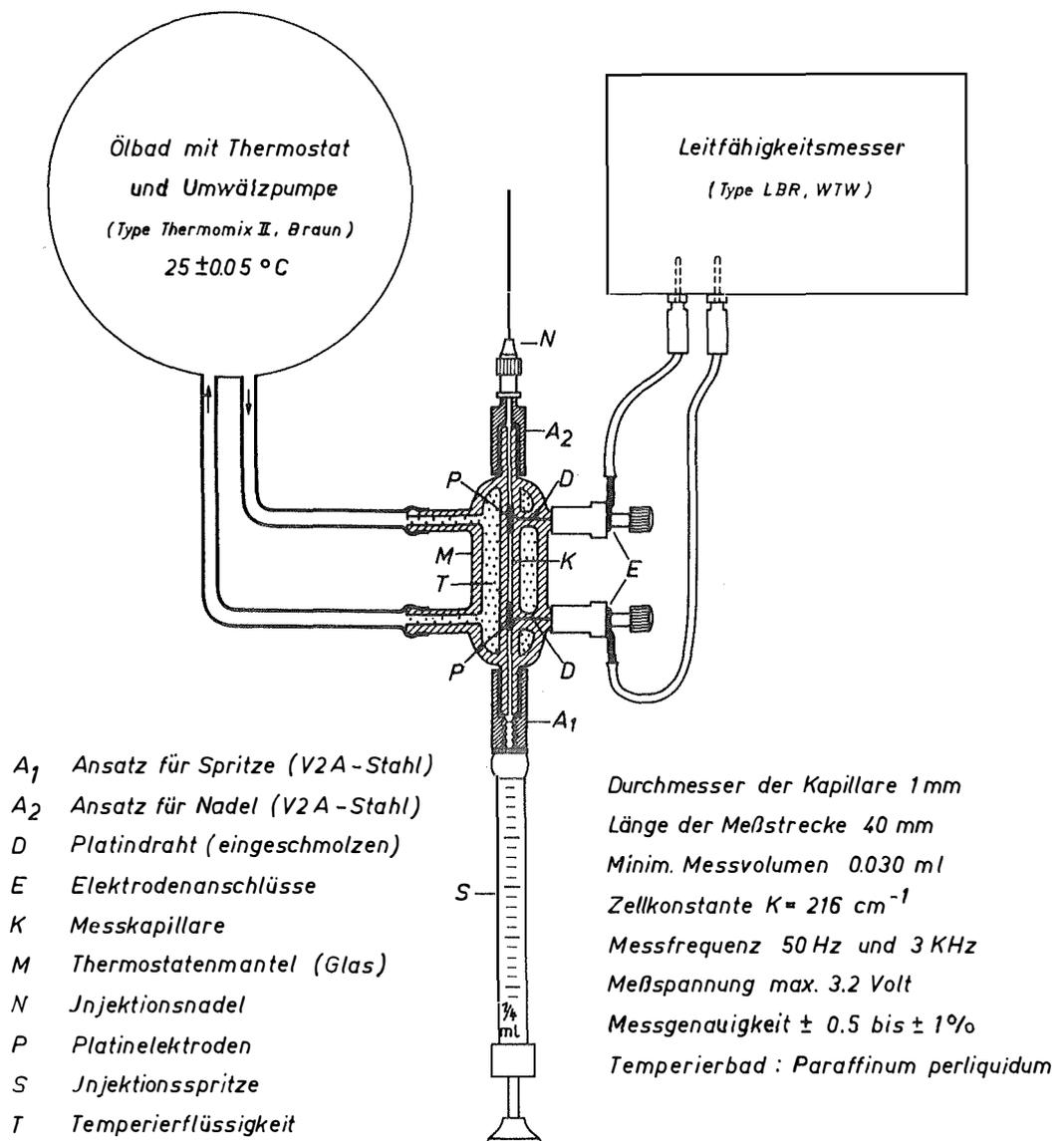
Abb. 1: Seitenriß, Aufriß, uerschnitt und Schaltskizze der mikrokryoskopischen Apparatur.

Abb. 1 Schnittbilder des Mikrokryoskops und Schaltskizze der dazugehörigen elektrischen Apparatur



- |                |                             |   |  |   |   |
|----------------|-----------------------------|---|--|---|---|
| A              | Amperemeter                 | H | Probenhalter (Glasstab mit Metallgabel und Gummistopfen) | S | Sicherung   |
| B <sub>1</sub> | Beobachtungstubus           | K | Kältemantel  | T | Thermometer   |
| B <sub>2</sub> | Beleuchtungstubus           | L | Lichtquelle  | U | Untersuchungskammer   |
| D              | Deckel (doppelwandig, hohl) | M | Rührmotor  | Ü | Überlaufstutzen   |
| E              | Heizelektroden (V2A-Stahl)  | P | Polarisationsfilter                                      | V | Deckelverschlüsse   |
| F              | Fenster                     | R | Rührer (Glasstab mit Propeller)                          | Z | Zuleitungsstutzen   |
| G              | Gummidichtung               |   |  |   | <div style="display: inline-block; width: 10px; height: 10px; border: 1px solid black; background-color: #cccccc;"></div> Gehäuse aus PVC<br><div style="display: inline-block; width: 10px; height: 10px; border: 1px solid black; background: repeating-linear-gradient(45deg, transparent, transparent 2px, black 2px, black 4px);"></div> Kühlflüssigkeit |

Abb.2 Mikrozelle mit Spritze und Versuchsanordnung zur Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit kleiner Flüssigkeitsmengen



Tafel 2 (zu K. Hohendorf)

gleichen läßt. Die Meßgenauigkeit des Gerätes beträgt für den in sieben Bereiche aufgeteilten Meßumfang ( $10^{-1}$  bis  $10^{-8}$  Siemens)  $\pm 0,5$ — $1\%$ . Durch die Umschaltmöglichkeit für direkte Ablesung in Siemens und Ohm kann man stets statt eines ungenaueren Skalenanfangswertes einen genaueren Skalenendwert in der reziproken Maßeinheit bekommen.

Als Leitfähigkeitsmeßzelle diente eine Mikro-Blutzelle mit Spritze für ein minimales Meßvolumen von  $30 \text{ mm}^3$  (Sonderanfertigung von WTW, Weilheim/Obb.). Die Meßzelle (vgl. Abb. 2) besteht aus einer Glaskapillare K (innerer Durchmesser 1 mm), in die in einem Abstand von ca. 30 mm zwei 7 mm lange zylindrische Platinelektroden P fest eingefügt sind. Auf das eine Ende der Glaskapillare ist ein V2A-Ansatz  $A_2$  zum Aufstecken einer Injektionsnadel N gesetzt, auf das andere Ende ein Ansatz  $A_1$  zum Anschrauben einer Injektionsspritze S (Record Tuberkulin-Spritze,  $\frac{1}{4} \text{ cm}^3$ ) mit deren Hilfe die Zelle gefüllt und gesäubert wird. Wegen der starken Temperaturabhängigkeit der elektrischen Leitfähigkeit ist die Zelle mit einem Thermostatenmantel M aus Glas mit Zu- und Abflußstutzen ausgerüstet. Zur Vermeidung kapazitiver Nebenschlüsse wird die Zelle nicht mit Wasser (DK = 80) temperiert, sondern mit Paraffinöl (DK = 2,3), das in einem 10-Liter-Gefäß mit Hilfe eines Thermomix II (Braun, Melsungen) thermostatisch auf  $25 \pm 0,05^\circ\text{C}$  gehalten, durchmischt und über Verbindungsschläuche in den Thermostatenmantel gepumpt wird. Aus dem gemessenen Widerstand R (in Ohm) bzw. dem gemessenen reziproken Widerstand oder Leitwert S (in Siemens) und der Zellkonstanten k (ca.  $216 \text{ cm}^{-1}$ ) errechnet sich die spezifische Leitfähigkeit  $\kappa$  (in  $\text{Ohm}^{-1} \text{ cm}^{-1}$  bzw.  $\text{S cm}^{-1}$ ) nach den Formeln  $\kappa = k/R$  bzw.  $\kappa = k \cdot S$ . Im Folgenden wird  $\kappa$  bei  $25^\circ\text{C}$  in der Maßeinheit  $10^{-3}$  Siemens  $\text{cm}^{-1}$  (abgekürzt: mS = milli-Siemens) angegeben.

#### 4. Probenentnahme

Zur Entnahme der Cölomflüssigkeit von *N. diversicolor* wird ein Exemplar auf eine umgekehrt liegende, mit Eis gefüllte Gefrierschale gebracht, die zur Entfernung des anhaftenden Außenmediums mit einer dünnen Lage sehr saugkräftigen Papiers belegt ist. Durch die Abkühlung ist der Wurm nach kurzer Zeit nahezu bewegungslos. Eine besonders dünnwandig ausgezogene Sammelkapillare mit abgeschrägter Spitze wird seitlich in den Wurm eingestochen und vorsichtig neben dem Darmkanal durch mehrere Septen geführt. Durch wiederholtes Anstechen wird mittels eines Gummischlauchs die notwendige Menge an Cölomflüssigkeit in die Sammelkapillare gesaugt. Eine Verletzung des Darms ist nach Möglichkeit zu vermeiden. Probenflüssigkeit mit Darminhalt, der schon an seiner gelbbraunen Färbung und öligen Konsistenz kenntlich ist, muß verworfen werden. Gelangte bei meinen Experimenten ausnahmsweise etwas Darmflüssigkeit in die Proben, wurde diese durch anomal hohe kryoskopische Werte und eine stark verringerte elektrische Leitfähigkeit angezeigt. So ist wohl auch die erhöhte osmotische Konzentration der Versuchstiere von SCHLIEPER (1929) darauf zurückzuführen, daß seine Proben durch die Verwendung der gesamten abzentrifugierbaren Körperflüssigkeit den Darminhalt enthielten, und nicht darauf, daß „the osmotic regulatory mechanism of the animals with which Schlieper worked was better developed as a result of continual subjection to water of lower salinity“, wie BEADLE (1937) meinte.

Die entnommene Körperflüssigkeit gelangt in ein kleines Zentrifugengläschen und wird anschließend 5 min bei 3000 U/min zentrifugiert, um die während des ganzen Jahres vorhandenen Oocyten und Cölompartikel abzusetzen. Von einem Tier durchschnittlicher

#### Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 2)

Abb. 2: Schnittbild der Mikro-Blutzelle mit Spritze und Versuchsanordnung (schematisch) zur Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit kleiner Flüssigkeitsmengen (ca.  $50 \text{ mm}^3$ ).

Länge (5—8 cm) erhält man auf diese Weise 50—100 mm<sup>3</sup> klare Cölomflüssigkeit, die mit Hilfe der Spritze und einer dünnen Injektionsnadel entnommen wird, zunächst zur einmaligen oder besser zweimaligen Spülung der Mikrozelle. Dazu genügen jeweils etwa 20 mm<sup>3</sup>, die mehrfach in der Zelle hin und her bewegt werden. Nach der Leitfähigkeitsmessung wird eine Glaskapillare für die kryoskopische Bestimmung mit 8—12 Proben derselben Flüssigkeit beschickt. — Zur Entfernung geringfügiger Reste von Proben des vorherigen Versuchstieres werden Mikrozelle, Spritze und Injektionsnadel nach jeder Messung voneinander getrennt und jeder Teil für sich mit einem Gummiball ausgeblasen. Nach jeder Versuchsserie werden Zelle und Spritze gründlich mit destilliertem Wasser gespült.

Gefrierpunkt und elektrische Leitfähigkeit von Innen- und Außenmedium wurden jeweils 1, 3 und 5 bzw. 7 Tage nach der Überführung der Versuchstiere in die Versuchsmédien bestimmt, und zwar stets von 3 bis 4 Exemplaren. Die Abbildungen enthalten dagegen nur die Konzentrationswerte nach 5- bzw. 7-tägiger Adaptationsdauer. Um die gemessenen kryoskopischen und Leitfähigkeitswerte miteinander vergleichen zu können, sind die Ergebnisse umgerechnet auf die äquivalenten Salzgehaltswerte von Meerwasser (vgl. Tab. 2) und die Maßstäbe für die Gefrierpunktserniedrigung  $\Delta^{\circ}\text{C}$  und die spezifische Leitfähigkeit  $\kappa_{25}$  (in mSiemens cm<sup>-1</sup>) der Abbildungen einheitlich bezogen auf die entsprechenden Salzgehaltswerte von isotonischem Meerwasser.

Tabelle 2. Beziehungen zwischen Salzgehalt, Gefrierpunktserniedrigung und elektrischer Leitfähigkeit des Meerwassers (verändert nach KRÜM-MEL 1907, THOMAS et al. 1934, BEIN et al. 1935)

S ‰	$\Delta$ °C	$\kappa_{25}$ mS cm <sup>-1</sup>	S ‰	$\Delta$ °C	$\kappa_{25}$ mS cm <sup>-1</sup>
1	0,055	1,835	21	1,129	33,50
2	0,108	3,63	22	1,184	34,95
3	0,161	5,39	23	1,239	36,39
4	0,214	7,125	24	1,294	37,81
5	0,267	8,83	25	1,349	39,23
6	0,320	10,51	26	1,405	40,64
7	0,373	12,16	27	1,460	42,04
8	0,427	13,78	28	1,516	43,44
9	0,480	15,38	29	1,572	44,83
10	0,534	16,97	30	1,627	46,21
11	0,587	18,55	31	1,683	47,58
12	0,640	20,11	32	1,740	48,95
13	0,694	21,65	33	1,797	50,31
14	0,748	23,17	34	1,853	51,66
15	0,802	24,68	35	1,910	53,01
16	0,856	26,18	36	1,967	54,35
17	0,910	27,67	37	2,024	55,69
18	0,965	29,14	38	2,081	57,02
19	1,019	30,60	39	2,138	58,34
20	1,074	32,05	40	2,196	59,66

### III. Ergebnisse

#### A. Untersuchungen zur Salzgehaltstoleranz

##### 1. Der Temperatureinfluß

Der Bereich der Salzgehaltstoleranz von *Nereis diversicolor* wurde experimentell in 10-tägigen Resistenzversuchen ermittelt. Als letal galten diejenigen Konzentrationen, in

denen mehr als 50% der Versuchstiere abgestorben waren. Dabei ergab sich, daß *N. diversicolor* aus der Kieler Förde stark euryhalin ist. Die Verdünnungstoleranz reicht bis hinunter zu Süßwasser, während die Toleranzgrenze im hyperhalinen Bereich ( $>40\text{‰}$ S) über  $50\text{‰}$  S liegt. Diese Art verträgt eine starke Aussüßung bzw. Konzentration des Außenmediums am besten bei  $10\text{--}12^\circ\text{C}$ , weniger gut bei  $1\text{--}2^\circ\text{C}$  und  $20^\circ\text{C}$  (vgl. Abb. 3). Die etwas höhere Anzahl überlebender Individuen bei  $1\text{--}2^\circ\text{C}$  in  $50$  und  $60\text{‰}$  S resultierte wahrscheinlich nur aus einem langsameren Absterben der Versuchstiere bei der tiefen Temperatur. Die Salzgehaltstoleranz in den kritischen Grenzkonzentrationen nimmt bei unteroptimalen und überoptimalen Temperaturen ab.

Die Verdünnungstoleranz in extrem ausgesüßtem Brackwasser wird durch sehr tiefe Temperaturen erheblich reduziert. Bei  $1\text{--}2^\circ\text{C}$  war der Prozentsatz an überlebenden Individuen in Leitungswasser und in  $0,5\text{‰}$  S wesentlich, in  $1\text{‰}$  S etwas geringer als bei  $20^\circ\text{C}$ . Besser wurden diese Medien bei  $5^\circ\text{C}$  und vor allem bei  $10\text{--}15^\circ\text{C}$  vertragen. (vgl. Tab. 3 und Abb. 3). Auch in langfristigen Experimenten konnte diese Tendenz wiederholt bestätigt werden (vgl. Tab. 4). Bei  $10\text{--}20^\circ\text{C}$  ist *N. diversicolor* in salzarmem Brackwasser oberhalb von  $0,5\text{‰}$  S offenbar unbegrenzt lebensfähig, während bei  $1^\circ\text{C}$  erst Salzgehalte von mehr als  $2\text{‰}$  S von fast allen Tieren vertragen werden. In Leitungswasser wurde stets eine hohe Sterblichkeit verzeichnet, aber auch in diesem Medium lebten einige Individuen bei  $10^\circ\text{C}$  und  $20^\circ\text{C}$  länger als 40 Tage. Es ist zu erwarten, daß bei optimalen Temperaturen und allmählicher, stufenweiser Adaptation an den geringen Salzgehalt besonders resistente Individuen noch wesentlich länger im Süßwasser lebensfähig sind.

Von großer Bedeutung für die Überlebensfähigkeit von *N. diversicolor* in sehr salzarmem Brackwasser bei extrem tiefen Temperaturen ist eine allmähliche Anpassung an diese Temperaturen, da die durch direkte Überführung hervorgerufene Schockwirkung offenbar eine Verminderung der Resistenz bewirkt. So waren nach langsamer Reduktion der Wassertemperatur bei  $0\text{--}1^\circ\text{C}$  in Leitungswasser zwar ebenfalls sämtliche Würmer nach 10 Tagen abgestorben, in  $0,5\text{‰}$  S aber erst nach 40 Tagen und in  $1\text{‰}$  S überlebten sogar 25% der Tiere. Ganz besonders wurde die Verdünnungstoleranz eingeschränkt, sobald die Temperatur unter  $0,5^\circ\text{C}$  sank. Wenn die Temperatur in Gefrierpunktsnähe abfiel, war die Verlustrate besonders hoch, und zwar nicht nur in Leitungswasser und  $0,5\text{‰}$  S, sondern auch in  $1\text{‰}$  S und sogar in  $2\text{‰}$  S.

Tabelle 3. Verdünnungstoleranz von *Nereis diversicolor* bei verschiedenen Temperaturen nach direkter Überführung aus Aquariumsbedingungen ( $15\text{--}18\text{‰}$  S,  $10\text{--}15^\circ\text{C}$ )

Prozentsatz überlebender Versuchstiere nach 10 Tagen (von je 20—50 Exemplaren)

Außenmedium	Versuchstemperatur			
	$1\text{--}2^\circ\text{C}$	$5^\circ\text{C}$	$10\text{--}15^\circ\text{C}$	$20^\circ\text{C}$
Leitungswasser	0	75	85	70
$0,5\text{‰}$ S . . . .	14	90	98	84
$1\text{‰}$ S . . . .	83	94	97	87
$2\text{‰}$ S . . . .	97	100	100	94

Die hohen Konzentrationen verträgt *Nereis diversicolor* eindeutig am schlechtesten bei hohen Temperaturen. Während nach einer direkten Überführung der Versuchstiere aus Aquariumsbedingungen in  $50\text{‰}$  S bei  $1\text{--}2^\circ\text{C}$  und  $10\text{--}12^\circ\text{C}$  annähernd die Hälfte die 10-tägigen Versuche überlebten, waren es bei  $20^\circ\text{C}$  nur noch 10% (vgl. Abb. 3).

Tabelle 4. Verdünnungstoleranz von *Nereis diversicolor* in langfristigen Resistenzversuchen bei 1°, 10° und 20°C (nach Überführung aus 15‰ S und 10°C) Anzahl der überlebenden Individuen von je 10 Versuchstieren

Versuchstemperatur	1°C (0,0—1,5°C)					10°C (9,9—10,3°C)					20°C (19,5—22,0°C)					
	Salzgehalt ‰	L	0,5	1	2	3	L	0,5	1	2	3	L	0,5	1	2	3
nach 1 Tag . . . . .	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
„ 5 Tagen . . . . .	2	10	10	10	10	7	10	10	10	10	8	10	10	10	10	10
„ 10 „ . . . . .	—	9	10	10	10	4	10	9	10	10	7	10	10	10	10	10
„ 15 „ . . . . .	—	9	9	10	10	3	10	9	10	10	6	9	10	9	9	9
„ 20 „ . . . . .	—	3	6	10	8	3	9	9	10	10	5	9	10	7	8	8
„ 25 „ . . . . .	—	1	4	10	8	3	8	9	10	10	5	8	10	7	8	8
„ 30 „ . . . . .	—	—	—	9	8	3	8	9	10	10	5	8	9	6	7	7
„ 35 „ . . . . .	—	—	—	9	7	3	8	9	10	10	5	8	8	6	7	7
„ 40 „ . . . . .	—	—	—	9	7	3	8	9	10	10	5	8	8	6	7	7

Anm.: L = Leitungswasser

## 2. Der Einfluß verschiedener Voradaptationen

Eine vorherige Adaptation der Würmer an die Versuchstemperaturen (10 Tage) in normalem Ostseewasser erhöhte ihre Resistenz in den Grenzkonzentrationen wesentlich. Die Wirkung war am größten bei 1—2°C in stark ausgesüßtem Brackwasser und bei 20°C in 50‰ S, wo eine Zunahme der Überlebensrate bis auf das Vierfache zu verzeichnen war (vgl. Abb. 4). Im hyperhalinen Bereich (>40‰ S) war der Adaptationseffekt durchweg stärker als in den salzarmen Medien. In 0,5‰ S war *Nereis* auch nach einer Temperaturakklimatisation bei 1—2°C weniger widerstandsfähig als bei 20°C.

Um den Einfluß einer kurzfristigen Adaptation auf die Verdünnungstoleranz bei verschiedenen Temperaturen etwas genauer zu studieren, wurden mehrere Versuchsreihen mit vergleichbarem Tiermaterial durchgeführt (vgl. Tabelle 5): Sämtliche Versuchstiere stammten aus demselben Fang und wurden vor Versuchsbeginn unter den gleichen Bedingungen im Aquarium gehalten. Die Adaptationsdauer betrug einheitlich 5 Tage. In der ersten Serie wurden die Würmer vorher an 10—12°C und normales Ostseewasser (15‰ S) adaptiert, so daß zu den extremen Versuchstemperaturen von 1°C bzw. ca. 20°C die gleiche Temperaturdifferenz zu überwinden war. In der zweiten Serie fand eine Anpassung der Versuchstiere an die jeweilige Untersuchungstemperatur in normalem Ostseewasser statt und in der dritten Serie schließlich eine Adaptation an die jeweilige Versuchskonzentration bei 10°C. Die Salzgehaltsanpassung war gleichzeitig mit einer Selektion der Würmer bezüglich ihrer Verdünnungstoleranz verbunden, da nur normal

### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 3)

Abb. 3: Der Einfluß der Temperatur auf die Salzgehaltstoleranz von *Nereis diversicolor*. Prozentsatz der überlebenden Individuen nach 10 Tagen von jeweils 20—50 Exemplaren. Die Versuchstiere wurden aus Aquariumsbedingungen (15—18‰ S, 10—15°C) in die Versuchslösungen bei 1—2°C, 10—12°C und ca. 20°C überführt.

Abb. 4: Der Einfluß einer vorherigen Temperaturadaptation auf die Salzgehaltstoleranz von *N. diversicolor*. Die Versuchstiere wurden vorher 10 Tage an die jeweilige Versuchstemperatur in Ostseewasser (ca. 15‰ S) bzw. in 30‰ S adaptiert. Angegeben ist die Steigerung im Prozentsatz überlebender Individuen gegenüber Versuchen ohne vorherige Adaptation an die Versuchstemperatur (Abb. 3).

Abb. 3 Der Einfluß der Temperatur auf die Salzgehaltstoleranz von *Nereis diversicolor* bei direkter Überführung in die Versuchsmedien (ohne vorherige Adaptation an die Versuchstemperatur)

Anzahl der überlebenden Individuen nach 10 Tagen

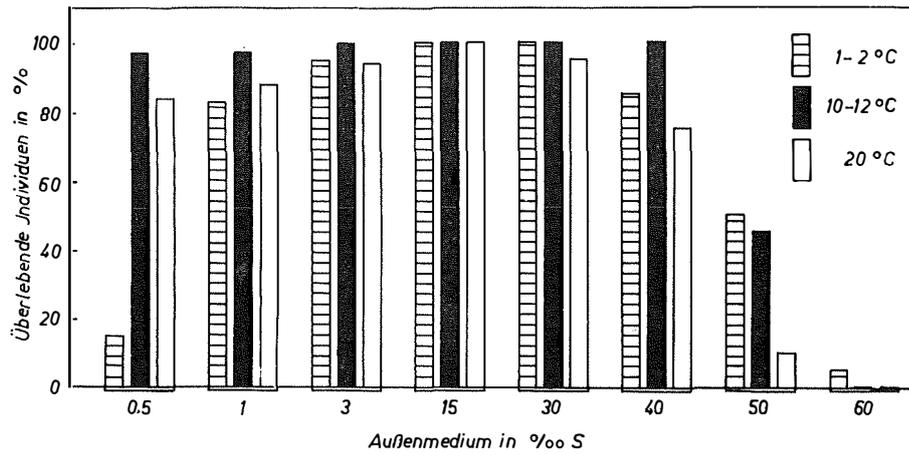


Abb. 4 Der Einfluß einer 10-tägigen Voradaptation an die Versuchstemperatur auf die Salzgehaltstoleranz von *Nereis diversicolor*

Differenz im Prozentsatz überlebender Individuen gegenüber Versuchen ohne Voradaptation

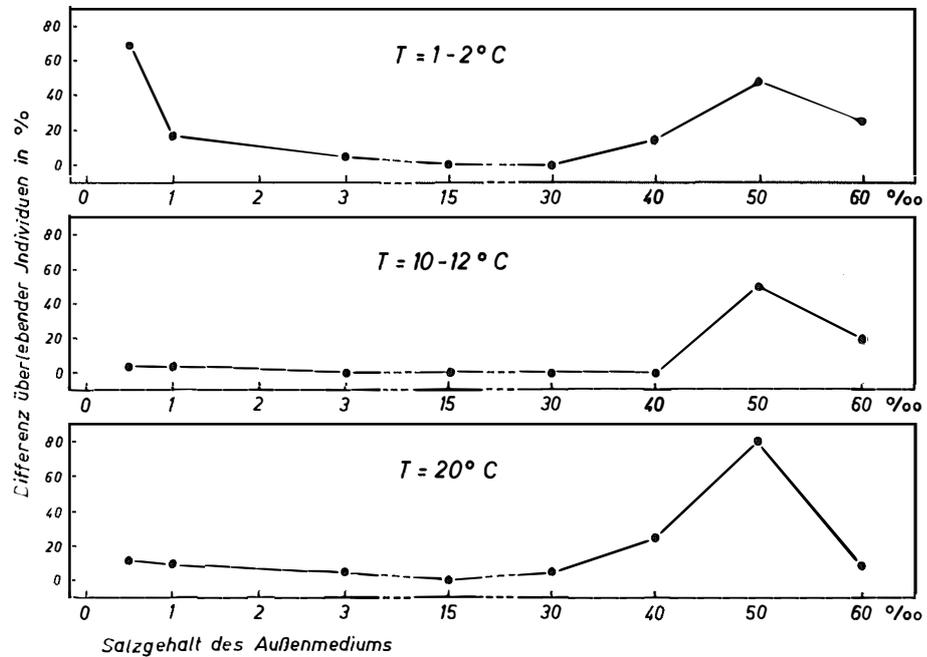
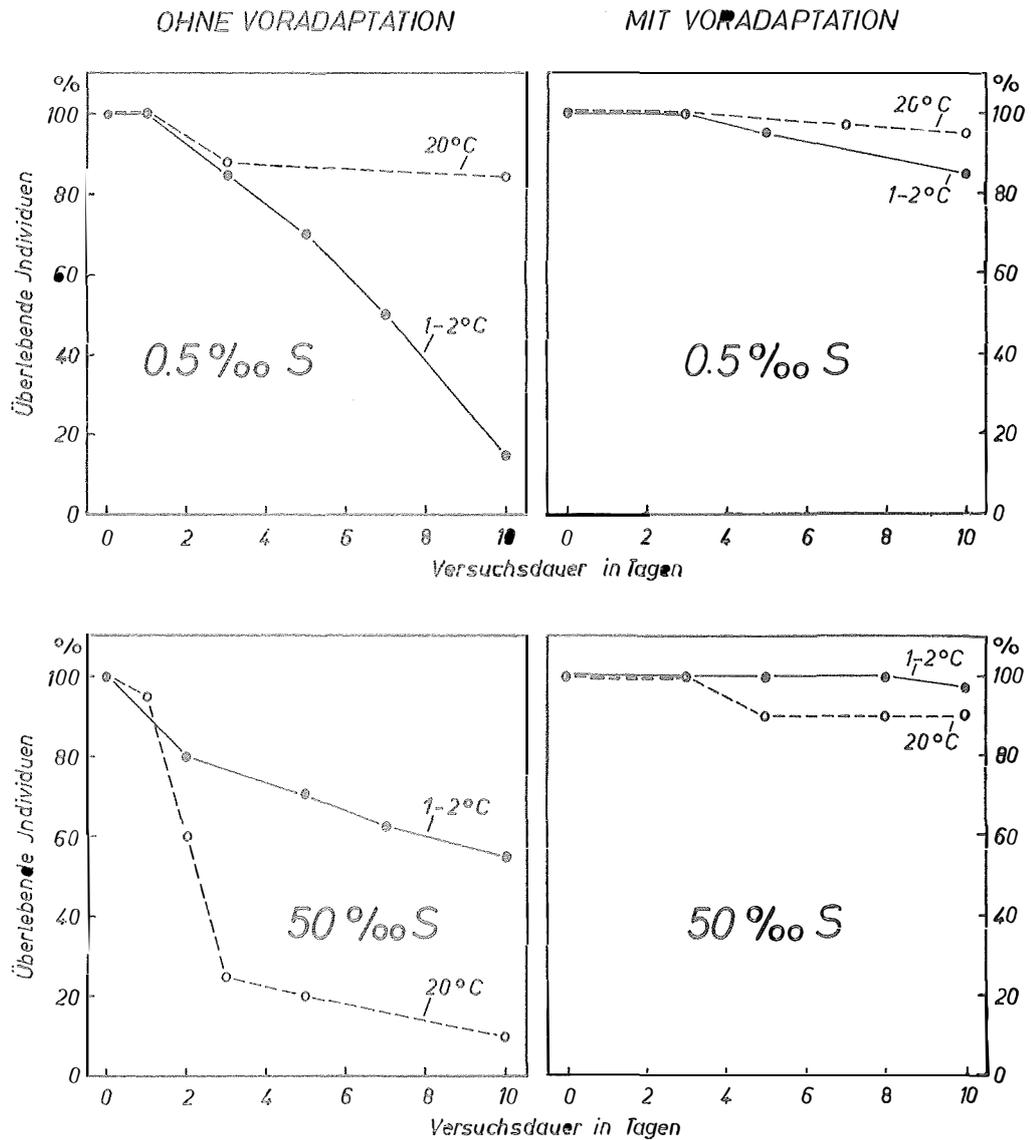


Abb. 5 Das Resistenzverhalten von *Nereis diversicolor* in extremen Konzentrationen auf Grund täglicher Beobachtungswerte ohne und mit vorheriger Adaptation an die Versuchstemperatur (10 Tage)



Tafel 4 (zu K. Hohendorf)

Tabelle 5. Verdünnungstoleranz von *Nereis diversicolor* bei 1°C, 10°C und 20°C nach verschiedener Vorbehandlung der Versuchstiere (jeweils 5 Tage). Anzahl der überlebenden Individuen von je 10 Versuchstieren nach 10 Tagen

Adaptat.- medium	S ‰	15 ‰					15 ‰					L 0,5 1 2 3				
	T °C	ca. 10—12°C					jeweilige Versuchstemperatur					10°C				
Versuchs- medium	S ‰	L	0,5	1	2	3	L	0,5	1	2	3	L	0,5	1	2	3
	T °C															
1°C (0,1—2,0)		0	0	3	6	10	0	0	0	2	5	2	6	7	7	10
10°C (10,0—10,5)		2	8	10	10	10	3	10	10	10	10	10	10	10	10	10
20°C (18,0—25,0)		0	7	7	8	8	0	7	8	7	8	2	9	8	8	9

Anm.: L = Leitungswasser

überlebende Individuen für den Resistenzversuch verwendet wurden. Mit diesen Versuchen konnten die Ergebnisse über den Temperatureinfluß auf die Toleranz in sehr salzarmem Brackwasser noch einmal bestätigt werden. Die Anzahl überlebender Individuen war in allen drei Serien bei 10°C durchweg am größten und bei 1°C außer in 3‰ S am geringsten. An die Versuchstemperatur vorher adaptierte Tiere waren bei 10°C und 20°C etwas resistenter als solche, die direkt aus Aquariumsbedingungen kamen (1. Serie), wenn man berücksichtigt, daß die Versuche bei 20°C nicht ganz regulär verliefen, da die Temperatur zeitweise bis auf 25°C stieg. Darauf deutet auch die ungefähr gleichmäßige Verlustrate in den Konzentrationsstufen von 0,5 bis 3‰ S aller drei Serien. Die geringe Überlebensfähigkeit bei 1°C nach einer vorherigen Temperaturadaptation ist wahrscheinlich eine Folge der langen Aufenthaltsdauer bei der extrem tiefen Temperatur, die im wesentlichen zwischen 0 und 1°C schwankte. Selbst in 2 und 3‰ S war der größte Teil der Versuchstiere abgestorben. Das sind Hinweise darauf, daß extrem tiefe Temperatur um 0°C für *Nereis diversicolor* einen stärkeren Begrenzungsfaktor in sehr salzarmem Brackwasser darstellt als der niedrige Salzgehalt selbst. Am resistentesten waren in allen drei Temperaturbereichen die an die Versuchskonzentrationen bei 10°C adaptierten Würmer. Ob es sich in dieser Serie vorwiegend um einen Adaptations- oder einen Selektionseffekt handelte, muß noch geklärt werden.

Als Ergebnis der Adaptationsexperimente lassen sich für die drei untersuchten Temperaturstufen ungefähr folgende Bereiche der Salzgehaltstoleranz von *N. diversicolor* abgrenzen: bei 1°C ca. 1—55 ‰ S, bei 10°C hartes Süßwasser bis 55‰ S, bei 20°C ca. 0,5—50‰ S.

### 3. Die Verdünnungstoleranz in extrem ausgesüßten Medien

Einige Würmer wurden nach Anpassung an 1°C in 5‰ S allmählich in verschiedene Verdünnungsstufen von Kieler Leitungswasser (L) mit Aqua dest. überführt und ihre Resistenz bei 1°C (0,6 bis 1,4°C) geprüft. Nach 50 Tagen überlebten von je 7 Versuchstieren in  $\frac{1}{8}$  L (0,07—0,08‰ S),  $\frac{1}{4}$  L (0,12—0,14‰ S) und  $\frac{1}{3}$  L (0,15—0,17‰ S)

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 4)

Abb. 5: Der 10 tägige Versuchsablauf des Resistenzverhaltens von *N. diversicolor* in den kritischen Grenzkonzentrationen bei 1—2°C und 20°C (ohne und mit vorheriger Adaptation an die Versuchstemperatur).

noch je zwei Exemplare, während in  $1/2$  L (0,20—0,23‰ S) und L (0,35—0,40‰ S) alle Individuen tot waren. Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß das Versuchswasser nicht mehr gewechselt wurde, wodurch wegen der Verdunstung allmählich eine geringfügige Konzentrierung der Medien erfolgte.

In Aqua dest. betrug die maximale Überlebensdauer von *N. diversicolor* nach direkter Überführung aus Ostseewasser bei 1—2°C 4 Tage, bei 20°C 2 Tage und bei 10°C sogar 7 Tage. Allerdings waren die meisten Individuen bei 20°C und 1—2°C bereits nach 1 bzw. 2 Tagen abgestorben.

In einer weiteren Versuchsserie wurde die Toleranz von *N. diversicolor* bei 1°C (0,6 bis 1,4°C) in sehr salzarmem Brackwasser untersucht, das auf verschiedene Art verdünnt worden war: 1. mit Aqua dest. (Ad), 2. mit Leitungswasser (L) und 3. mit einem Gemisch aus 2 Teilen Aqua dest. und 1 Teil Leitungswasser (Ad + L). Dabei stellte sich heraus, daß bei gleicher Gesamtkonzentration die mit dem Gemisch verdünnten Medien am besten vertragen wurden. Während von jeweils 7 Versuchstieren in 0,5‰ S nach 50 Tagen in der Ad + L-Lösung noch 5 Individuen lebten, waren in der Ad-Lösung 4 und in der L-Lösung nur 2 Exemplare am Leben. In 1‰ S überlebten in dem Ad + L-Medium sogar alle 7 Würmer, in der Ad- und L-Stufe dagegen nur jeweils 4 Tiere. In der dem Kieler Leitungswasser äquivalenten Salzgehaltsstufe von 0,35‰ S, die aus Ostseewasser durch Verdünnung mit Aqua dest. hergestellt war, überlebten von 7 Tieren nach 50 Tagen noch 5, in Leitungswasser dagegen waren alle tot. Die Alkalinität des Verdünnungsgemischs entsprach derjenigen von 15‰ Ostseewasser (1,8—1,9 mÄqu/l), während das Kieler Leitungswasser infolge eines starken Kalkgehaltes einen ungewöhnlich hohen Alkalinitätswert besitzt (5,6—5,7 mÄqu/l), der offenbar einen ungünstigen Einfluß auf die Verdünnungstoleranz von *Nereis diversicolor* hat.

#### 4. Weitere Beobachtungen über das Resistenzverhalten

Beim Vergleich der Salzgehaltstoleranz in extremen Konzentrationen auf Grund der täglichen Beobachtungswerte läßt sich deutlich der unterschiedliche Temperatureinfluß in oligohalinen und hyperhalinen Medien erkennen. Während in 0,5‰ S sowohl ohne als auch mit vorheriger Adaptation an die Versuchstemperatur die Sterblichkeitsrate der Versuchstiere bei 20°C geringer war als bei 1—2°C, war es in 50‰ S gerade umgekehrt (vgl. Abb. 5). Diese Darstellung zeigt ferner, daß die Hauptsterblichkeit in den kritischen Konzentrationen im allgemeinen bereits nach 3- bis 5-tägiger Versuchsdauer erfolgte.

In den hohen Salzkonzentrationen wurde bei 1—2°C stets eine große Zahl „geschädigter“ Individuen registriert, bei denen es sich in der Hauptsache wohl um eine Kältestarre handelte, denn: 1. Der Anteil „geschädigter“ Würmer war bei 10—12°C und 20°C stets minimal. 2. Die Hauptsterblichkeit in den letalen Konzentrationen wurde wie bei den übrigen Temperaturen innerhalb der ersten 3—5 Tage beobachtet, während danach nur noch wenige der „geschädigten“ Tiere eingingen. 3. In der kritischen Konzentrationsstufe von 50‰ S erholte sich ein Teil der „geschädigten“ Individuen nach 5—6 Tagen wieder. Ein solches Verhalten wurde bei 20°C niemals beobachtet.

Auch in der Volumenregulation sind bemerkenswerte Unterschiede festgestellt worden. Nach dem Überführen in die stark ausgesüßten Versuchslösungen, vor allem in Aqua dest., Leitungswasser und 0,5‰ S, schollen die Versuchstiere infolge osmotischer Wasseraufnahme stark an, in den hypertonischen Medien dagegen erlitten die Würmer große osmotische Wasserverluste, die bis zu 50% des normalen Volumens ausmachten. Während aber in den salzarmen Konzentrationen bei allen Versuchstemperaturen die überlebenden Individuen, außer in Leitungswasser und gelegentlich in 0,5‰ S, nach einigen Tagen wieder ein normales Aussehen erlangten und damit ihre Volumenregulation bereits beendet hatten, war dies in den konzentrierten Medien keineswegs

Tabelle 6. Elektrische Leitfähigkeit und Gefrierpunktserniedrigung der Cölomflüssigkeit von *Nereis diversicolor* in oligohalinem Brackwasser bei 1°, 5°, 10° und 20°C (nach direkter Überführung aus ca. 15°C und 20‰ S in die Versuchsmedien)

VK-Stufe ‰ S	VT-Stufe °C	Außenmedium		Innenmedium						IM-AM	
				nach 1 Tag		nach 3 Tagen		nach $\geq$ 7 Tagen		‰ S	$\Delta^{\circ}\text{C}$
		‰ S	$\Delta^{\circ}\text{C}$	‰ S	$\Delta^{\circ}\text{C}$	‰ S	$\Delta^{\circ}\text{C}$	‰ S	$\Delta^{\circ}\text{C}$		
L	1°	0,70	0,022	11,42	0,389	6,40	0,246	—	—	—	—
	5°	0,80	0,025	12,10	0,413	7,97	0,285	3,82	0,158	3,02	0,133
	10°	0,80	0,025	12,56	0,426	9,75	0,335	4,44	0,175	3,64	0,150
	20°	0,77	0,023	10,80	0,368	8,25	0,285	—	—	—	—
0,5	1°	1,10	0,034	15,76	0,525	10,83	0,365	9,03	0,305	7,46	0,261
	5°	0,96	0,030	12,48	0,415	11,25	0,380	10,80	0,365	9,84	0,335
	10°	0,99	0,030	13,00	0,433	12,20	0,405	12,85	0,430	11,86	0,400
	20°	0,99	0,030	11,83	0,390	11,32	0,373	11,40	0,378	10,41	0,348
1	1°	1,99	0,060	16,81	0,563	12,16	0,408	10,85	0,365	8,38	0,294
	5°	1,80	0,053	13,71	0,457	12,80	0,430	12,55	0,418	10,75	0,365
	10°	1,84	0,055	14,30	0,480	13,26	0,445	13,25	0,446	11,41	0,390
	20°	1,89	0,056	13,00	0,430	12,76	0,424	12,54	0,416	10,65	0,360
2	1°	3,39	0,100	17,15	0,570	14,45	0,480	13,66	0,445	10,27	0,445
	5°	3,23	0,096	14,66	0,495	14,65	0,495	13,85	0,460	10,62	0,364
	10°	3,31	0,097	13,50	0,448	14,58	0,489	14,26	0,469	10,95	0,372
	20°	3,38	0,100	14,18	0,472	13,80	0,459	13,48	0,447	10,10	0,347
3	1°	4,82	0,145	17,84	0,595	14,85	0,495	14,12	0,471	9,30	0,326
	5°	4,63	0,137	16,15	0,545	15,05	0,500	14,66	0,491	10,03	0,354
	10°	4,64	0,138	16,28	0,544	15,25	0,506	15,40	0,514	10,76	0,376
	20°	4,85	0,145	14,50	0,479	14,35	0,475	14,34	0,475	9,49	0,330

Anm.: unterstrichen maximale Differenzen bei der jeweiligen Temperaturstufe, VK = Versuchskonzentration, VT = Versuchstemperatur, L = Leitungswasser.

der Fall. Nur in 30 und 35‰ S nahmen die Würmer wieder ihre normale Gestalt an. In einem Experiment war das Volumen der Versuchstiere, gemessen an ihrem Durchmesser, bei 1–2°C in 40‰ S noch nach 10 Tagen etwa um  $\frac{1}{3}$ , in 50‰ S ungefähr um  $\frac{1}{2}$  und in 60‰ S fast um  $\frac{2}{3}$  reduziert. Bei 20°C war die Volumenabnahme nicht ganz so groß, in 50‰ S um ca.  $\frac{1}{3}$  und in 60‰ S um die Hälfte, während die Würmer in 40‰ S ihre normale Größe wiedergewonnen hatten. Diese unterschiedliche Reaktionsweise läßt auf eine raschere Volumenregulation von *Nereis diversicolor* bei erhöhten als bei erniedrigten Temperaturen schließen.

Individuen verschiedener Größe zeigten keine Unterschiede in ihrer Salzgehaltstoleranz, weder in den extrem ausgesüßten noch in den konzentrierten Medien. Es wurden Versuchstiere von 3–9 cm Länge verwendet.

## B. Untersuchungen zur Osmoregulation

### 1. Die osmotische Konzentration und der Elektrolytgehalt des Innenmediums im Toleranzbereich

Die Cölomflüssigkeit von *Nereis diversicolor* ist im gesamten Toleranzbereich stark vom Außenmedium abhängig. Während die Art aber in Brackwasser und Meerwasser oberhalb von 15‰ S ein mit der Außenkonzentration nahezu isotones Innenmedium hat,

sich hier also poikilosmotisch verhält, zeigt sie in Brackwasser unter 15‰ S deutlich homoiosmotische Eigenschaften. In diesen Medien besitzt sie eine Osmoregulation, d. h. aktive physiologische Prozesse zur Aufrechterhaltung einer zum Außenmedium anisotomischen osmotischen Konzentration des Innenmediums. *N. diversicolor* ist jedoch nicht in der Lage, in diesem Bereich unabhängig vom äußeren Salzgehalt ein konstantes Konzentrationsniveau zu behaupten. Vielmehr fällt mit zunehmender Verdünnung des Brackwassers auch die osmotische Konzentration des Innenmediums langsam weiter ab (vgl. Abb. 6). Die osmoregulatorische Leistung aber, gemessen an der Konzentrationsdifferenz zwischen dem Innen- und Außenmedium, steigt mit sinkendem Salzgehalt ständig an (vgl. Abb. 7). Die Tiere versuchen auf diese Weise offensichtlich, beim Vordringen in salzarmes Brackwasser eine für die Stoffwechselprozesse notwendige osmotische Mindestkonzentration in den Körperflüssigkeiten aufrecht zu erhalten. Das ermittelte Maximum der osmotischen Differenz lag jedoch nicht im ausgesüßtesten Teil des Toleranzbereichs, sondern bei 10°C etwa in 1‰ S. Es verschob sich bei Erniedrigung und Erhöhung der Temperatur in etwas konzentriertere Medien (vgl. Tab. 6).

Mit zunehmender Aussüßung des umgebenden Mediums werden die osmotischen Anforderungen so groß, daß ihnen die Regulationsmechanismen von *N. diversicolor* nicht mehr voll gewachsen sind. Dementsprechend ließ die osmoregulatorische Leistung im kritischen Salzgehaltsbereich allmählich wieder nach, um beim Zusammenbruch der Osmoregulation plötzlich abzusinken. Diese Grenze wurde auch schon durch das Aussehen und Verhalten der Versuchstiere angedeutet. Sie schwellen stark an und verlieren die Fähigkeit zum Eingraben. Zum größten Teil starben sie darauf bald ab. Dagegen zeigten fast alle Individuen in den tolerierten Medien, auch in den kritischen Grenzkonzentrationen, ein normales Verhalten und waren im Sand eingegraben. Die in dem unteren Grenzmedium (Süßwasser — 0,5‰ S) vorhandene osmotische Minimalkonzentration der Cölomflüssigkeit ist wohl artspezifisch fixiert. Sie entsprach bei 10°C im Durchschnitt einer Gefrierpunktserniedrigung von etwa 0,37—0,40°C (äquiv. 7—7,5‰ S) bzw. einer Leitfähigkeit der Elektrolytkonzentration von  $\kappa_{25} = 11,5—12,0$  mSiemens (äquiv. ca. 6,5—6,9‰ S).

Selbst die viel weniger euryhaline poikilosmotische Art *Nereis virens* aus der Kieler Förde, die im gesamten Toleranzbereich oberhalb von 10‰ S ein isotomisches Innenmedium hat, war in Brackwasser unter 10‰ S bemüht, ihre interne osmotische Konzentration durch hypertensive Regulation über dem Niveau ihres artspezifischen Minimalwerts (etwa 8—9‰ S äquivalent) zu halten, allerdings in 5‰ und 3‰ S auf die Dauer ohne Erfolg.

Ein Vergleich der kryoskopischen Meßergebnisse mit den Leitfähigkeitswerten von *N. diversicolor* ergibt, daß der Elektrolytgehalt im gesamten Salzgehaltstoleranzbereich stets den Hauptteil an der osmotisch aktiven Gesamtkonzentration der Körpersäfte ausmacht. Aber auch Nichtelektrolyte, also organische Substanzen, leisten einen Beitrag

---

#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 5)

- Abb. 6: Die osmotische Konzentration (gemessen als Gefrierpunktserniedrigung  $\Delta$ ) und der Elektrolytgehalt (gemessen als elektrische Leitfähigkeit  $\kappa_{25}$ ) in der Cölomflüssigkeit von *N. diversicolor* aus der Kieler Förde bei 10°C nach 3 tägiger Adaptation an die Versuchskonzentrationen (0,5—40‰ S) bei direkter Überführung aus ca. 20‰ S und 10°C.
- Abb. 7: Die osmoregulatorische Leistung von *N. diversicolor* bei 10°C nach 3 tägiger Adaptation an die Versuchsmedien, gemessen an der Konzentrationsdifferenz zwischen dem Innen- und dem Außenmedium. Der Gehalt an Nichtelektrolyten berechnet sich aus der Differenz zwischen der Gefrierpunktserniedrigung und der elektrischen Leitfähigkeit, ausgedrückt in äquivalenten Salzgehaltswerten von isotonischem Meerwasser.

Abb. 6 Die osmotische Konzentration und der Elektrolytgehalt in der Cöloflüssigkeit von *Nereis diversicolor*

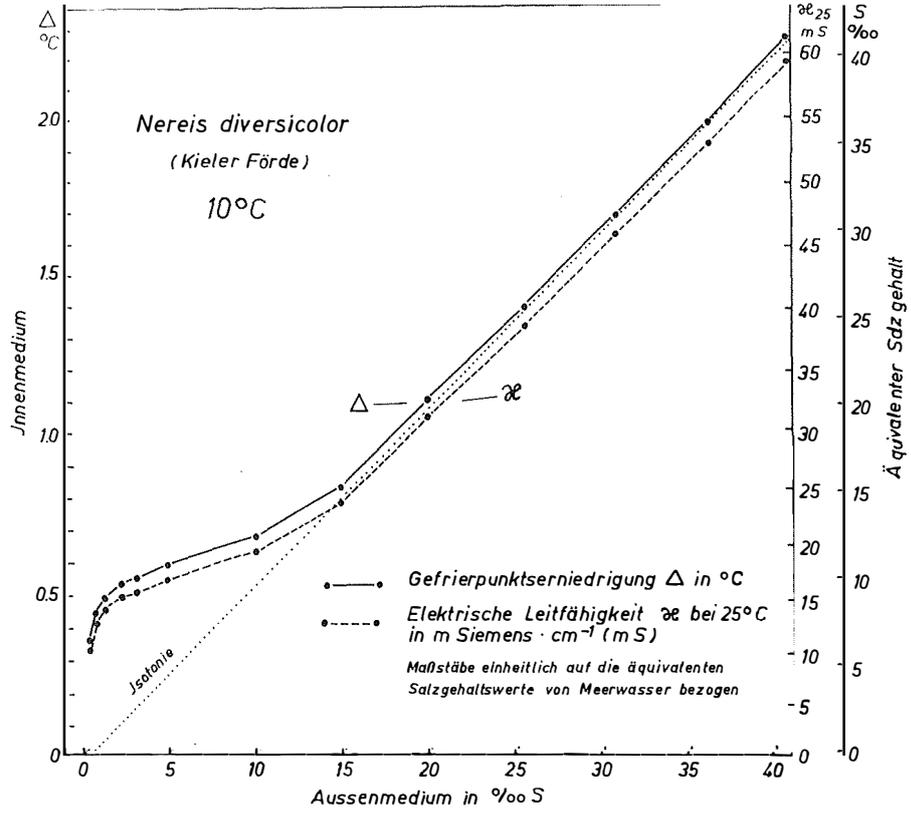


Abb. 7 Die osmoregulatorische Leistung von *Nereis diversicolor* bei 10°C Konzentrationsdifferenz zwischen dem Innen- und Aussenmedium

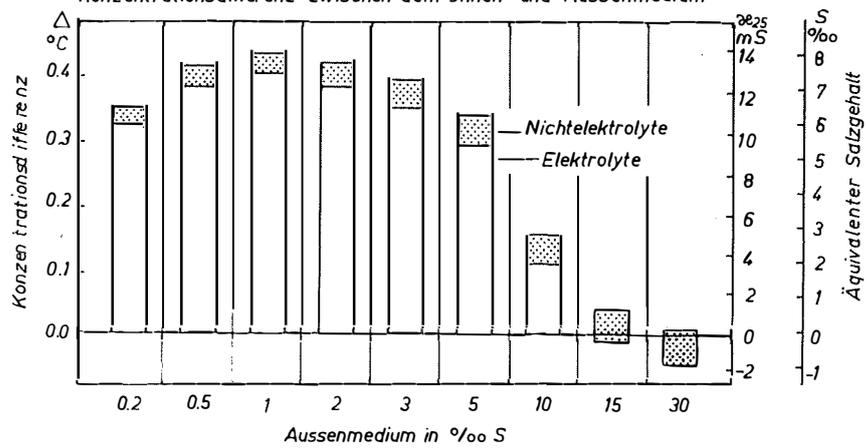
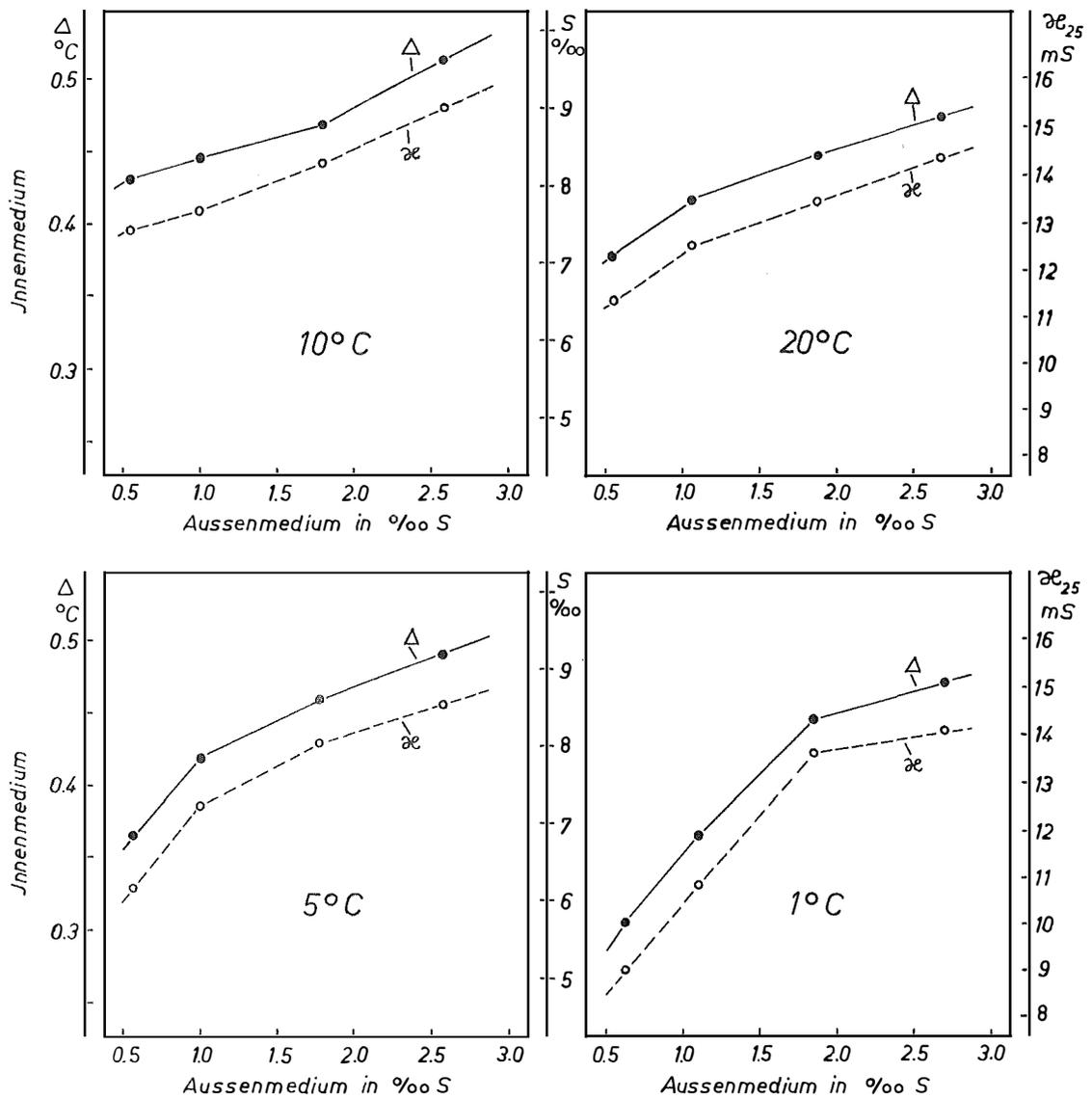


Abb. 8 Der Einfluß der Temperatur auf die Osmoregulation von *Nereis diversicolor* in oligohalinem Brackwasser

Gefrierpunktserniedrigung ( $\Delta^{\circ}\text{C}$ ) und elektrische Leitfähigkeit ( $\kappa$  bei  $25^{\circ}\text{C}$  in  $\text{m Siemens} \cdot \text{cm}^{-1}$ ) der Cölomflüssigkeit. Maßstäbe einheitlich auf die äquivalenten Salzgehaltswerte von Meerwasser bezogen.



Tafel 6 (zu K. Hohendorf)

zur Aufrechterhaltung des osmotischen Drucks im Innenmedium. Die absolute Differenz zwischen der Gesamtkonzentration und dem Elektrolytgehalt der Cöloflüssigkeit, durch die der Gehalt an Nichtelektrolyten ausgedrückt wird, variierte nur wenig. Sie nahm, in äquivalenten Salzgehaltswerten berechnet, von ungefähr 0,6‰ S in sehr salzarmem Brackwasser (0,5—1‰ S) auf ca. 1,2‰ in Meerwasser zu. Der relative Anteil organischer Substanzen an der Gesamtkonzentration erreichte maximal 8% in 2—5‰ S (vgl. Tab. 7).

Tabelle 7. Der Anteil an Elektrolyten und Nichtelektrolyten in der Cöloflüssigkeit von *Nereis diversicolor*

Außenmedium S ‰	Nichtelektrolyte		Elektrolyte
	absolut äquiv. S ‰	relativ %	relativ %
0,5	0,57	6,8	93,2
1	0,59	6,4	93,6
2	0,76	7,6	92,4
3	0,85	8,2	91,8
5	0,88	7,9	92,1
15	0,95	6,1	93,9
25	1,05	4,1	95,9
35	1,18	3,3	96,7

Wahrscheinlich handelt es sich bei diesen Substanzen um freie Aminosäuren (vgl. JEUNIAUX et al. 1961, DUCHATEAU-BOSSON and FLORKIN 1961). Die osmotische Konzentration von *N. diversicolor* ist oberhalb von 20‰ S annähernd isotonisch, die Elektrolytkonzentration dagegen leicht hypotonisch gegenüber dem Außenmedium. Die Osmoregulation in Brackwasser unter 15‰ S besteht im wesentlichen aus einer aktiven Elektrolytregulation, während der Anteil an organischen Substanzen ungefähr gleich bleibt (vgl. Abb. 6 und 7). Die geringfügigen Unterschiede sind wohl nicht als Folge einer aktiven Regulation des Nichtelektrolytgehalts zu betrachten.

Da *N. diversicolor* die stärkste Osmoregulation im salzarmen Bereich aufweist, ist die Wirkung verschiedener Faktoren auf die Osmoregulation nur in verdünnten Medien studiert worden. Insbesondere sollten die Möglichkeiten bzw. Begrenzungsfaktoren für das Eindringen mariner Organismen in sehr salzarmes Brackwasser und Süßwasser untersucht werden. Daher sind alle folgenden Untersuchungen zur Osmoregulation in Außenmedien unter 3‰ S vorgenommen worden.

## 2. Der Einfluß der Temperatur auf die Osmoregulation

Die osmotische Konzentration und der Elektrolytgehalt waren sowohl bei erhöhten als auch bei erniedrigten Temperaturen geringer als bei 10°C (vgl. Abb. 8 bzw. Tab. 6). Während bei 10°C die Gefrierpunktniedrigung und die Leitfähigkeit der Cöloflüssigkeit in Brackwasser unter 3‰ S bis in 0,5‰ S nur allmählich und einigermaßen

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 6)

Abb. 8: Der Einfluß der Temperatur auf die Osmoregulation von *N. diversicolor* in oligohalinem Brackwasser. Gefrierpunktniedrigung  $\Delta$  und elektrische Leitfähigkeit  $\kappa_{25}$  der Cöloflüssigkeit bei 1°C, 5°C, 10°C und 20°C nach etwa 7 tägiger Adaptation an die Versuchsm Medien (0,5—3‰ S) bei direkter Überführung der Versuchstiere aus ca. 20‰ S und 10 bis 15°C.

gradlinig absank, lagen die entsprechenden Konzentrationen bei 20°C durchweg etwas tiefer. Wesentlicher aber als der geringfügige Konzentrationsunterschied war der Beginn eines stärkeren Absinkens der internen osmotischen Werte. Dieser plötzliche Abfall der Innenkonzentration setzte bei 5°C in Brackwasser von 1‰ S ein und begann bei 1°C bereits in 1,5–2,0‰ S. Es ergab sich also, daß die äußeren Grenzkonzentrationen mit sinkender Temperatur bei höheren Salzgehaltswerten lagen; die artspezifische osmotische Minimalkonzentration war jedoch in allen Fällen etwa die gleiche.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß diese Ergebnisse die Schlußfolgerungen aus den Resistenzuntersuchungen über den Temperatureinfluß auf die Verdünnungstoleranz von *Nereis diversicolor* bestätigen. Die Art verträgt eine extreme Ausübung ihres Mediums am besten bei Temperaturen um 10°C. Am ungünstigsten für das Eindringen in sehr salzarmes Brackwasser sind Temperaturen unter 1°C, insbesondere in der Nähe des Gefrierpunkts. Der Einfluß nichtoptimaler Temperaturen auf die Osmoregulation macht sich weniger in einer allgemeinen Verringerung der osmotischen Innenkonzentration bemerkbar als vielmehr in einem vorzeitigen Versagen der osmoregulatorischen und volumenregulatorischen Mechanismen. Dadurch wird die Toleranzgrenze in höhere Salzgehalte verschoben.

### 3. Die Beziehungen zwischen Osmoregulation, Temperatur und Adaptationsdauer

In der Abhängigkeit der osmotischen Konzentration von der Anpassungsdauer an die Versuchskonzentrationen war ebenfalls ein Temperatureffekt zu erkennen. In einer Versuchsserie bei 1°, 5°, 10° und 20°C wurden die Tiere direkt aus Aquariumsbedingungen (ca. 20‰ S und 10–15°C) in die Versuchsmedien überführt und die Gefrierpunktserniedrigung bzw. elektrische Leitfähigkeit der Cölomflüssigkeit nach 1, 3 und 7-tägiger Adaptationsdauer an die Versuchsbedingungen gemessen. Bei niedrigen Temperaturen dauerte die Einstellung eines neuen osmoregulatorischen Gleichgewichts zu dem erniedrigten äußeren Salzgehalt sehr viel länger als bei mittleren und höheren Temperaturen (vgl. Abb. 9). Bei 1°C nahm dieser Anpassungsprozeß mindestens 7 Tage in Anspruch. Der anhaltende Konzentrationsabfall in 0,5‰ S und 1‰ S ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß diese beiden Salzgehaltstufen bei den Versuchsbedingungen letal wirkten. Nach 1 Tag hatten die Individuen infolge der langsamen Anpassung sogar noch ein konzentrierteres Innenmedium als bei 10°C in den entsprechenden Medien. Bei 5°C dauerte die osmoregulatorische Anpassung an den erniedrigten Salzgehalt etwa 3 bis 5 Tage, während sie bei 10°C bereits nach 3 Tagen abgeschlossen war. Bei 20°C schließlich waren die Versuchstiere am raschesten angepaßt, und zwar bereits innerhalb von 1, höchstens von 2 Tagen. Die Leitfähigkeitskurven verliefen daher vom ersten Tag an praktisch horizontal, da sich das Innenmedium kaum noch änderte.

### 4. Die Abhängigkeit der Osmoregulation von der Voradaptation der Versuchstiere

Bei 1°C und 20°C wurden mehrere Versuchsserien in salzarmem Brackwasser mit verschiedenartig vorbehandelten Tieren durchgeführt: a) nach direkter Überführung aus

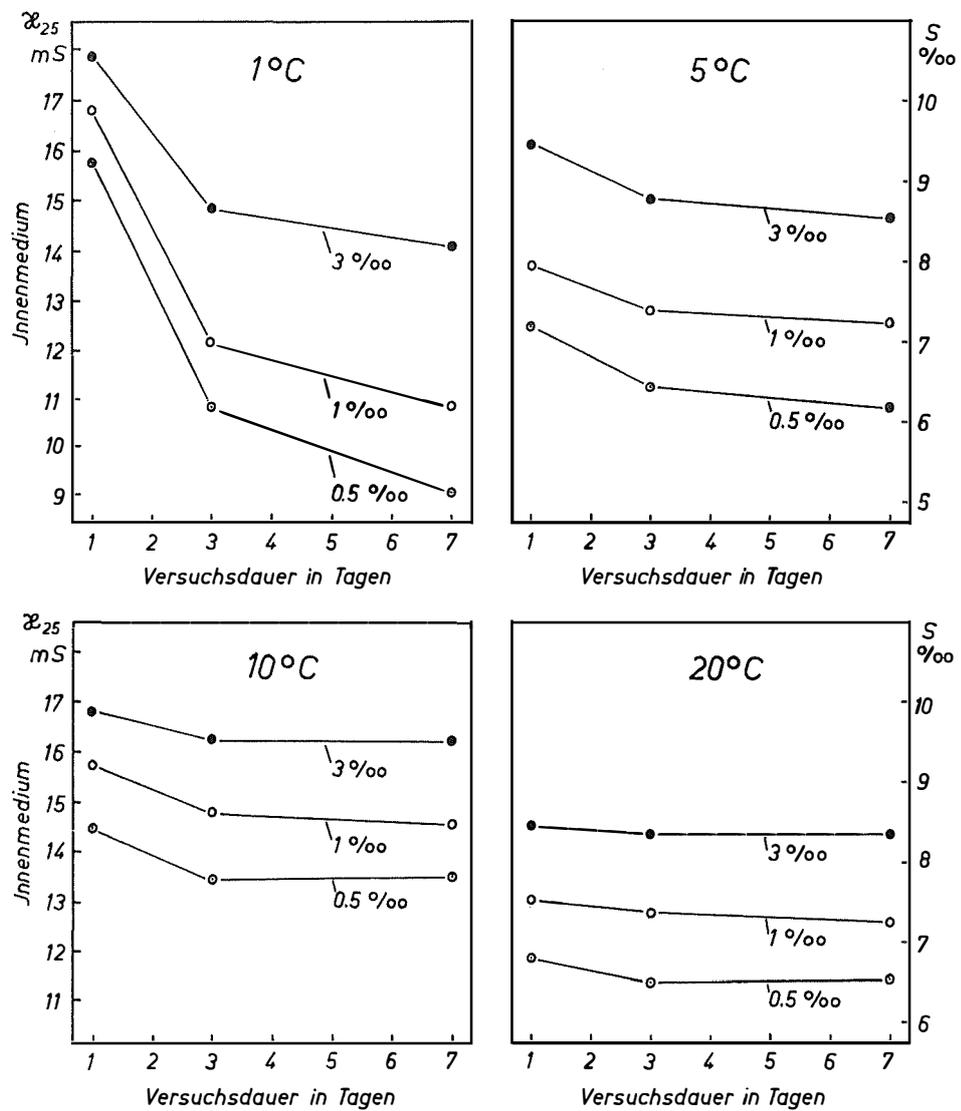
---

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 7)

Abb. 9: Der Einfluß der Temperatur auf die Einstellungsdauer des osmoregulatorischen Gleichgewichts bei *N. diversicolor* nach direkter Überführung der Versuchstiere aus Aquariumsbedingungen (ca. 20‰ S und 10–15°C) in oligohalines Brackwasser (0,5‰, 1‰ und 3‰ S). Elektrische Leitfähigkeit bzw. äquivalenter Salzgehalt der Cölomflüssigkeit bei 1°C, 5°C, 10°C und 20°C.

Abb. 9 Die Abhängigkeit der Osmoregulation von *Nereis diversicolor* in oligohalinem Brackwasser (0.5 ‰, 1 ‰, 3 ‰ S) von der Adaptationsdauer bei verschiedenen Temperaturen  
(nach direkter Überführung aus ca. 20 ‰ S und 10–15 °C)

Elektrische Leitfähigkeit bzw. äquivalenter Salzgehalt der Cölomflüssigkeit



Tafel 7 (zu K. Hohendorf)

Abb. 10 Die Osmoregulation von *Nereis diversicolor* in oligohalinem Brackwasser bei 1° und 20°C nach verschiedener Vorbehandlung der Versuchstiere

Messwerte nach jeweils 5 bis 7-tägiger Adaptation an die Versuchsmedien

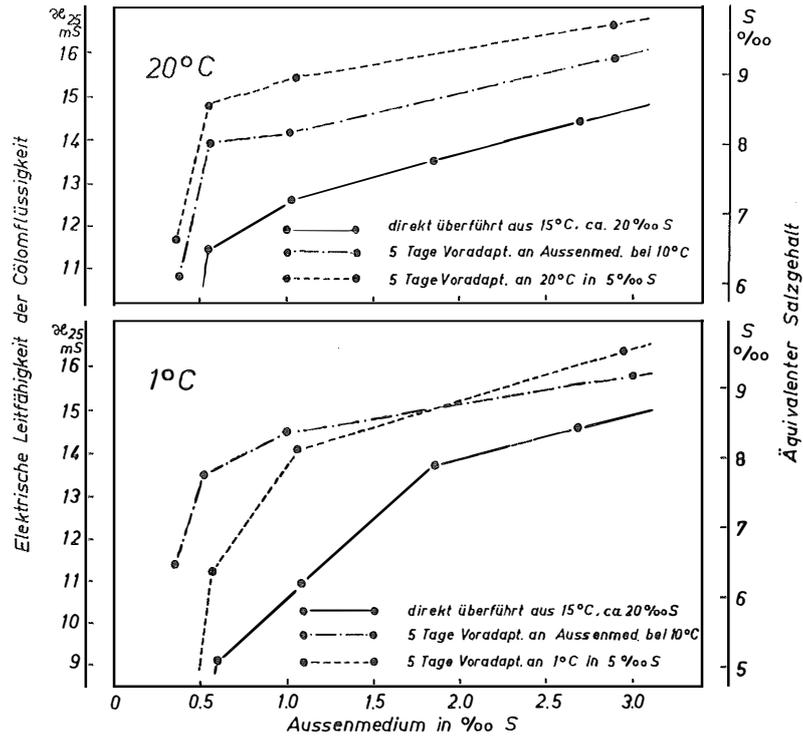
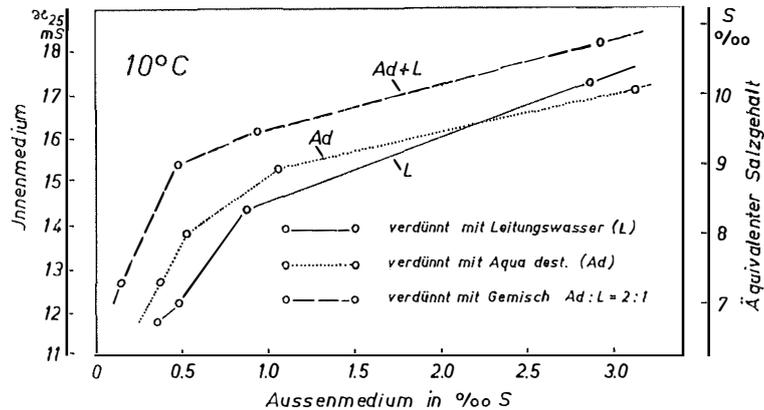


Abb. 11 Der Einfluss der Alkalinität auf die Osmoregulation von *Nereis diversicolor* in oligohalinem Brackwasser  
Aussenmedium hergestellt aus Ostseewasser mit verschiedenen Verdünnungsmitteln



Aquariumsbedingungen (15°C und 20‰ S) in die Versuchsmedien, b) nach 5-tägiger Voradaptation an die jeweilige Versuchskonzentration bei 10°C und anschließender langsamer Überführung in die Versuchstemperaturen, c) nach 5-tägiger Voradaptation an die jeweilige Versuchstemperatur (1° bzw. 20°C) in 5‰ S, danach Überführung in die Versuchsmedien (vgl. Abb. 10).

Die Würmer zeigten nach einer direkten Überführung aus Ostseewasser und 15°C in salzarmes Brackwasser im Mittel sowohl bei 1°C als auch bei 20°C den geringsten osmoregulatorischen Effekt, insbesondere bei 1°C in Medien unter 1,5‰ S. Eine Voradaptation der Tiere an die jeweilige Versuchskonzentration bei 10°C, die durch die Weiterverwendung der kräftigsten Individuen gleichzeitig mit einer Selektion verbunden war, erhöhte die osmotische Konzentration gegenüber nicht voradaptierten Würmern. Während bei 1°C in dieser Serie in den ausgesüßten Medien (unter 1‰ S) die höchsten osmotischen Werte erzielt wurden, wirkte bei 20°C eine vorherige Temperaturadaptation in 5‰ S noch günstiger.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß durch Voradaptation an die Versuchstemperatur bzw. den Versuchssalzgehalt die osmotische Konzentration von *N. diversicolor* in den eindeutig zum Toleranzbereich gehörenden Salzgehaltsstufen nur unwesentlich erhöht wurde. Der größere Effekt solcher Voranpassungen bestand darin, daß die Toleranzgrenze durch eine längere und bessere Aufrechterhaltung der internen osmotischen Minimalkonzentration in den kritischen Salzgehaltsmedien weiter in das Süßwassergebiet vorgeschoben wurde. Dagegen brach bei direkt überführten Tieren die Osmoregulation schon viel früher zusammen.

#### 5. Der Einfluß der Alkalinität auf die Osmoregulation in salzarmem Brackwasser

Während der experimentellen Untersuchungen tauchte die Frage auf, ob eventuell die Art der Süßwasserverdünnung des Brackwassers einen Einfluß auf die Osmoregulation von *Nereis diversicolor* hat. Zu diesem Zweck wurde in einem besonderen Experiment das Ostseewasser für die Versuchslösungen auf verschiedene Weise verdünnt: a) mit Leitungswasser (L),  $S = 0,35 - 0,40‰$ , Alkalinität = 5,68 mÄqu/l, b) mit Aqua dest. (Ad), c) mit einem Gemisch aus Aqua dest. und Leitungswasser im Verhältnis 2 : 1 (Ad + L),  $S = 0,15‰$ , Alkalinität = 1,87 mÄqu/l. Die Alkalinität dieses Gemischs entsprach etwa der von 15‰ Ostseewasser (vgl. Tab. 8).

Die osmotischen Werte der Individuen aus den mit dem Gemisch verdünnten Versuchslösungen (Serie Ad + L) lagen im Mittel über den Werten aus den beiden anderen Serien (vgl. Abb. 11). Sogar in dem Verdünnungsmittel selbst (0,15‰ S) hatten sich nach 5 Tagen noch alle Würmer eingegraben, reagierten also normal, und besaßen hier eine funktionsfähige Osmoregulation, durch die sie ihre interne Konzentration über dem artspezifischen Minimum hielten. In den ausgesüßtesten Medien war die osmotische Konzentration von *N. diversicolor* durchschnittlich in den mit Kieler Leitungswasser ver-

---

#### Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 8)

Abb. 10: Die Abhängigkeit der Osmoregulation in oligohalinem Brackwasser von der Vorbehandlung der Versuchstiere. Elektrische Leitfähigkeit der Cölomflüssigkeit bei 1°C und 20°C nach jeweils 5- bis 7-tägiger Adaptation an die Versuchsbedingungen.

Abb. 11: Der Einfluß der Alkalinität auf die Osmoregulation von *N. diversicolor* in salzarmem Brackwasser bei 10°C. Die unterschiedliche Alkalinität der Versuchslösungen wurde durch verschiedenartige Verdünnung von Ostseewasser (15‰ S) erzielt (vgl. Tab. 8). Elektrische Leitfähigkeit bzw. äquivalenter Salzgehalt der Cölomflüssigkeit nach jeweils 5-tägiger Adaptation an die Versuchsmedien.

Tabelle 8. Titrationsalkalinität in mÄqu/l der Versuchslösungen, hergestellt aus filtriertem Ostseewasser durch verschiedenartige Verdünnung

Salzgehalt in ‰	15	10	5	3	1	0,5	0,35
verdünnt mit L	1,82	3,18	4,53	5,03	5,54	5,65	5,68*)
verdünnt mit Ad	1,82	1,20	0,59	0,33	0,10	0,05	0,04
verdünnt mit Ad + L	1,82	1,85	1,87	1,87	1,87	1,87	1,87**)

\*) Kieler Leitungswasser (L)

\*\*\*) Verdünnungsgemisch A d : L = 2 : 1 (0,15 ‰ S)

dünnten Stufen am geringsten. In weniger salzarmem Brackwasser (über 3‰ S) scheint die Art der Verdünnung nur noch einen minimalen Effekt auf die osmotische Konzentration des Innenmediums zu haben.

Der geringere Grad des osmoregulatorischen Effekts in Leitungswasser und in den damit verdünnten Salzkonzentrationen unter 3‰ S ist vielleicht auf den hohen Ca-Gehalt bzw. die entsprechend hohe Alkalinität dieser Medien zurückzuführen (vgl. Tab. 8). Die Vermutung, daß nicht die niedrige Gesamtkonzentration von Leitungswasser (0,35—0,40 ‰ S), sondern die zu hohe Konzentration irgendeines für die Osmoregulation wichtigen Ions die Ursache dieses Phänomens ist, wird vielleicht auch bestätigt durch die Untersuchungen der osmotischen Konzentration von *Nereis diversicolor* in verschiedenen Verdünnungsstufen von Leitungswasser bei 10°C. Kieler Leitungswasser wurde mit Aqua dest. verdünnt auf 1/2 L (0,20—0,23‰ S, ca. 2,8 mÄqu/l), 1/4 L (0,12—0,14‰ S, ca. 1,4 mÄqu/l) und 1/8 L (0,07—0,08‰ S, ca. 0,7 mÄqu/l). Dabei stellte sich überraschenderweise heraus, daß die Osmoregulation in diesen extrem ausgesüßten Medien nicht zusammenbrach, sondern noch nach 5 Tagen intakt war. Die osmotische Konzentration der Tiere war darüber hinaus in allen Verdünnungsstufen praktisch gleich. Lediglich in 1/8 L war sie nach 5 Tagen etwas geringer. In den übrigen drei Medien veränderte sie sich während des Versuchs kaum, die osmoregulatorische Anpassung war also bereits nach 1, spätestens nach 2 Tagen beendet und blieb dann auf einem nahezu konstanten Niveau (vgl. Tab. 9).

Tabelle 9. Elektrische Leitfähigkeit und Gefrierpunktserniedrigung der Cölomflüssigkeit von *Nereis diversicolor* in verschiedenen Verdünnungsstufen von Leitungswasser bei 10°C. (Nach stufenweiser Überführung in die Versuchskonzentration bei 10°C)

VK-Stufe S ‰	Außenmedium		Innenmedium					
			nach 1 Tag		nach 3 Tagen		nach 5 Tagen	
	$\kappa_{25}$	$\Delta^{\circ}\text{C}$	$\kappa_{25}$	$\Delta^{\circ}\text{C}$	$\kappa_{25}$	$\Delta^{\circ}\text{C}$	$\kappa_{25}$	$\Delta^{\circ}\text{C}$
L	0,68	0,020	12,33	0,404	11,60	0,388	11,74	0,391
1/2 L	0,38	0,014	12,30	0,418	10,88	0,360	11,70	0,390
1/4 L	0,22	0,008	12,80	0,422	11,53	0,390	11,83	0,393
1/8 L	0,12	0,005	12,70	0,431	11,49	0,385	10,63	0,360

Anm.: VK = Versuchskonzentration, L = Leitungswasser;  $\kappa_{25}$  in mSiemens  $\text{cm}^{-1}$ .

#### IV. Diskussion

R. I. SMITH (1955a) sah die Ursache der ökologischen Begrenzung von *Nereis diversicolor* O. F. MUELL. im Finnischen Meerbusen in dem Zusammenwirken von minimalem Salzgehalt mit Temperaturen nahe 0°C während der Schneeschmelze im Frühjahr. Für die letale Wirkung der Kombination dieser beiden extremen Umweltfaktoren auf *N. diversicolor* nannte er folgende Hypothesen: 1. das Versagen der osmoregulatorischen Mechanismen der erwachsenen Tiere, 2. die Unfähigkeit zur Fortpflanzung oder Verbreitung der Larven.

Tabelle 10. Resistenz verschiedener Entwicklungsstadien von *Nereis diversicolor* aus der Ostsee (7,3‰ S) in Süßwasser und verdünntem Ostseewasser, T = 15 — 20°C (nach BOGUCKI 1954)

Entwicklungsstadium	Versuchsmedium	Anzahl der Tiere	Lebensdauer in Tagen
Gastrula . . . . .	Süßwasser	20	< 1
Trochophora . . . . .	1,8 ‰ S	20	< 1
Trochophora . . . . .	3,6 ‰ S	20	< 3
Trochophora . . . . .	5,4 ‰ S	20	3 <sup>1)</sup>
Larven mit 3 Segmenten . . .	Süßwasser	10	< 1
Larven mit 4 Segmenten . . .	Süßwasser	5	5
Larven mit 5 Segmenten . . .	Süßwasser	10	6
Larven mit 6 Segmenten . . .	Süßwasser	5	9—13
Jungtiere . . . . .	Süßwasser	44	19—250 <sup>2)</sup>
(2—4 cm, 15—30 Segmente)	1,8 ‰ S	65	150—450 <sup>3)</sup>
Adulte Tiere . . . . .	Süßwasser	12	1—4
(8—10 cm, ca. 90 Segmente)	1,8 ‰ S	97	2—21

Anm.: <sup>1)</sup> 1 Exemplar entwickelte sich zu einer Larve mit 2 Segmenten  
<sup>2)</sup> 1 Tier lebte 465 Tage  
<sup>3)</sup> Die langlebigen Tiere starben jeweils nach Abgabe der Keimzellen, je 1 Tier lebte 21 bzw. 22 Monate

Die zweite Möglichkeit ist grundsätzlich bereits durch die Untersuchungen von BOGUCKI (1954) bestätigt worden, nach denen die frühen Entwicklungsstadien von *N. diversicolor*, insbesondere Gastrula, Trochophora und Larven mit drei borstentragenden Segmenten, im Gegensatz zu Jungtieren gegenüber verdünntem Brackwasser (unter 5‰ S) und Süßwasser außerordentlich empfindlich sind und darin absterben (vgl. Tab. 10). Dagegen beeinträchtigt der Salzgehalt im Bereich von 7 bis 35‰ den Entwicklungsprozeß dieser Art nicht (BOGUCKI 1953b). Die zweite Hypothese allein kann zur Erklärung der Verbreitungsbegrenzung von *N. diversicolor* in den finnischen Gewässern bei einem Sommersalzgehalt von 4‰ keinesfalls ausreichen, da die Fortpflanzungsperiode dieser Art nach DALES (1950) und BOGUCKI (1953b) bei etwa 5°C einsetzt, in der nordöstlichen Ostsee also erst im Mai, wenn die Salinitätsverhältnisse bereits wieder normal sind. Andererseits kommt aber *N. diversicolor* in der westlichen Ostsee, z. B. im Isefjord (Dänemark), in Brackwasser von weniger als 4‰ S vor und verträgt für einige

Tage oder Wochen sogar Salzgehalte weit unter 1‰ (SMITH 1955a, JØRGENSEN and DALES 1957). Wenn in diesen Gebieten noch eine passive Besiedlung durch die Tidenströmung in Frage kommt, so ist das in der südöstlichen Ostsee, z. B. in der Weichselmündung oder dem Frischen Haff, nicht möglich. Auch hier ist *N. diversicolor* noch in Arealen anzutreffen, deren Salzgehalt stets unter 4‰ liegt (MENDTHAL 1889) und in die die Tiere unter allen Umständen infolge des Fehlens planktonischer Stadien (DALES 1950) nach der Larvalentwicklung aktiv eingewandert sein müssen.

Das Fehlen von *N. diversicolor* an der finnischen Küste muß also noch andere Ursachen haben. So konnte die erste Hypothese von SMITH, wonach die osmoregulatorischen Mechanismen der erwachsenen Tiere in stark ausgesüßtem Brackwasser bei Temperaturen nahe 0°C versagen, durch die vorliegenden Untersuchungen experimentell bewiesen werden. Sowohl die Salzgehaltstoleranz als auch die osmoregulatorischen Fähigkeiten von *N. diversicolor* aus der Kieler Förde sind in extrem salzarmen Medien bei 1°C (ca. 0,5—1,5°C) stark reduziert. Im gesamten übrigen Toleranzbereich oberhalb von 3‰ S bis zu den hyperhalinen Medien von 50—55‰ S ist dagegen die Salzgehaltstoleranz bei 1°C höher als z. B. bei 20°C. Der Einfluß stark unteroptimaler Temperaturen auf die Osmoregulation besteht in einem vorzeitigen Zusammenbruch der Osmoregulation in den kritischen salzarmen Grenzkonzentrationen. Temperaturen um den Gefrierpunkt haben auf die Dauer auch in Medien mit 2—3‰ S letale Wirkung infolge des Versagens der Osmoregulation.

Die alleinige Erklärung für die ökologische Begrenzung von *N. diversicolor* bei einem Sommersalzgehalt von 4‰ S in den finnischen Gewässern kann aber das Zusammenbrechen der Osmoregulation in extrem salzarmem Brackwasser bei Temperaturen nahe 0°C während der Schneeschmelze auch nicht liefern, da diese Kombination nur an einzelnen Stellen der finnischen Küste kurzfristig auftritt und im übrigen auch in anderen Verbreitungsarealen von *N. diversicolor*, z. B. in der südöstlichen und westlichen Ostsee, anzutreffen ist. Wahrscheinlich spielen also beide Möglichkeiten, die Verhinderung der Fortpflanzung durch den geringen Salzgehalt und das Versagen der osmoregulatorischen Mechanismen beim Zusammenwirken von niedrigem Salzgehalt und tiefen Temperaturen, als Begrenzungsfaktoren eine Rolle, eventuell aber auch noch weitere. Es wurde z. B. festgestellt, daß die Salzgehaltstoleranz und die Osmoregulation von *N. diversicolor* in salzarmem Brackwasser (unter 2—3‰ S) mit der gleichen Alkalinität wie Ostseewasser von 15‰ S (1,8—1,9 mÄqu/l) besser sind als in den entsprechenden Salzgehaltsmedien mit stark erniedrigter Alkalinität (0,33—0,04 mÄqu/l). Noch mehr reduziert sind sie in salzarmem Brackwasser mit anomal hohen Alkalinitätswerten (5,0—5,7 mÄqu/l), wie sie bei einer Verdünnung von Ostseewasser mit hartem Süßwasser entstehen. In der südlichen und östlichen Ostsee, speziell auch im Finnischen Meerbusen, sind Alkalinität und Ca-Gehalt durch kalkreiche Süßwasserzuflüsse erhöht (vgl. WITTIG 1940). Da ein Überschuß von Ca- und Mg-Ionen die Aktivität der Organismen und ihrer Organe herabsetzt (vgl. z. B. SCHLIEPER und KOWALSKI 1956), wäre es möglich, daß ein zum übrigen Ionenverhältnis anomal hoher Ca-Gehalt in extrem ausgesüßtem Brackwasser eventuell die hier notwendige maximale osmoregulatorische Arbeitsleistung von *N. diversicolor* verhindert.

Die erzielten Resultate erlauben auch allgemeinere Schlüsse hinsichtlich des Problems der Einwanderung homoiosmotischer mariner Organismen in salzarmes Brackwasser oder in Süßwasser. Den erhöhten Anforderungen an die osmoregulatorischen Fähigkeiten können selbst die erwachsenen Tiere in stark ausgesüßtem Wasser nur nachkommen, wenn die Wassertemperaturen einigermaßen innerhalb des optimalen artspezifischen Temperaturbereichs bleiben. Es ist schon früher darauf hingewiesen worden, daß die Einwanderung von Arten aus dem Meere in salzarmes Brackwasser und in Süßwasser in den Tropen

wesentlich erleichtert ist und daher häufiger erfolgt (v. MARTENS 1858, PANIKKAR 1940). Vielleicht ist die Ursache dieses Phänomens darin zu suchen, daß die marinen Einwanderer im tropischen Brackwasser infolge der dort nahezu konstanten Temperaturbedingungen nur innerhalb ihres optimalen Temperaturbereiches die erhöhte osmoregulatorische Arbeit zu leisten brauchen. Diese Theorie konnte durch SMITH (1957) an *Nereis limnicola* von der kalifornischen Küste bestätigt werden. Begünstigt wird das Vorkommen dieses Polychaeten im Süßwasser durch die vivipare Fortpflanzung. Die Jungen werden in einem Stadium geboren, in dem sie bereits voll ausgebildete osmoregulatorische Fähigkeiten besitzen. SMITH ist der Ansicht, daß die Verhältnisse an der finnischen Küste auch für *N. limnicola* eine Begrenzung bedeuten würden, während andererseits die ovipare Art *N. diversicolor* im adulten Zustand wahrscheinlich im Süßwasserareal von *N. limnicola* zwar überleben, sich hier aber nicht fortpflanzen könnte. Bei meinen Untersuchungen konnte jedoch eine uneingeschränkte Überlebensfähigkeit von *N. diversicolor* in Süßwasser nicht festgestellt werden, da die Tiere nach einiger Zeit auch bei optimalen Temperaturen abstarben. SMITH (1957) fand — analog zu meinen Ergebnissen —, daß *N. limnicola* die Kombination von tiefer Temperatur und niedrigem Salzgehalt ebenfalls nicht verträgt. Bei Temperaturen unter 1°C brach die Osmoregulation sowohl in Süßwasser als auch in stark verdünntem Brackwasser (0,4‰ S) zusammen.

Über den Einfluß der Temperatur auf die Salzgehaltstoleranz und auf die Osmoregulation von *N. diversicolor* liegen bisher nur wenige Untersuchungen vor. SMITH (1955b) beobachtete im mittleren Temperaturbereich (7—21°C) keine deutlichen Unterschiede im Grad der Chloridregulation, auch nicht in den kritischen niedrigen Salzgehaltsstufen. БОГУСКИ (1953a) stellte fest, daß *N. diversicolor* eine Temperatur von 28°C ohne Schaden verträgt, eine Überführung in 35—37°C dagegen letal wirkt. KINNE (1954) fand heraus, daß *N. diversicolor* und andere Brackwassertiere mit zunehmender Verdünnung des Außenmediums gegenüber einer Temperaturerhöhung empfindlicher werden. Dieselbe Erscheinung beobachteten SCHLIEPER und KOWALSKI (1957) am isolierten Kiemenewebe von *Mytilus edulis*, GOMPEL und LEGENDRE (1928) an dem Turbellar *Convoluta roscoffensis* und bereits LOEB und WASTENEYS (1912) an dem Brackwasserteleostier *Fundulus heteroclitus*. Umgekehrt nimmt bei Erniedrigung der Temperatur von 20°C auf 10°C bzw. 5°C die Verdünnungstoleranz von *N. diversicolor* zu. Dagegen ist bei tiefen Temperaturen (unter 1°C) die Salzgehaltstoleranz bzw. die Osmoregulation, auch anderer homoiosmotischer Evertibraten (vgl. GRESENS 1928, WIKGREN 1953, McLEESE 1956, FLÜGEL 1960), wieder reduziert.

Die von PORA und ROSCA (1944, 1952) ermittelten Bereiche der Salzgehaltstoleranz von *Nereis diversicolor* aus dem Schwarzen Meer (15—24‰ S) und aus den Salzseen von Eforia (1946: 30—48‰ S, 1950: 33—62‰ S) sind mit meinen Ergebnissen nur schwer in Einklang zu bringen. Die Tiere aus dem Schwarzen Meer zeigten keine osmoregulatorischen Fähigkeiten, die Autoren hielten sie daher für eine besondere physiologische Rasse. Beim Vergleich des Grades der Chloridregulation von *N. diversicolor* aus verschiedenen Teilen des ökologisch sehr unterschiedlichen Verbreitungsareals konnte SMITH (1955b) entgegen der Auffassung von ELLIS (1937) und KROGH (1939) keine Anhaltspunkte für die Aufspaltung dieser Art in physiologisch differenzierte Rassen finden. Sämtliche Tiere besaßen unabhängig vom Fundort den gleichen Grad der Osmoregulation. Auch SCHLIEPER (1929) hatte keine Unterschiede zwischen Ost- und Nordseetieren gefunden. Möglicherweise ist auch eine Schwefelwasserstoff-Vergiftung (SCHLIEPER 1958) bzw. Sauerstoffmangel für die Verschiebung des Toleranzbereichs der Schwarzmeer-Population verantwortlich. BEADLE (1943) fand, daß *N. diversicolor* in sauerstoffarmem Wasser oder bei Zugabe von atemungshemmenden Stoffen (KCN) die homoiosmotischen Eigenschaften verliert und sich poikilosmotisch verhält. Meines Erachtens

kann auch in Frage gestellt werden, ob es sich bei den von PORA und ROSCA untersuchten Tieren tatsächlich um *N. diversicolor* gehandelt hat, da bisher in keinem anderen Fall eine derart eng begrenzte Euryhalinität und vor allem eine so geringe Brackwassertoleranz ohne jede Osmoregulation bei dieser Art beobachtet werden konnte.

Der Mechanismus, der das große Ausmaß der Euryhalinität von *Nereis diversicolor* ermöglicht, besteht aus zwei physiologisch verschiedenen Prozessen: a) Hypertonische Osmoregulation in Brackwasser unterhalb von 15‰ S, b) Intrazelluläre osmotische Angleichung in Brack- und Meerwasser oberhalb von 15‰ S. (vgl. dazu auch SCHLIEPER 1929, BEADLE 1937, BOGUCKI 1954, SMITH 1955b, JEUNIAUX et al. 1961). Im Vergleich zu den wasserlebenden Wirbeltieren und einer Reihe von Evertebraten mit hypo- und hypertonischer Osmoregulation ist *N. diversicolor* nur als begrenzt homoiosmotisch zu bezeichnen. Die osmotische Angleichung des Innenmediums an die Außenkonzentration ist wohl als der ursprünglichere Prozeß zu betrachten. Die Mehrzahl der übrigen sich meist poikilosmotisch verhaltenden Nereiden besitzt nur diese Fähigkeit und ist daher viel weniger euryhalin (z. B. *Nereis pelagica*, *Perinereis cultrifera*). Demgegenüber kann der Mechanismus von *N. diversicolor* und *Nereis limnicola* phylogenetisch zweifellos als eine Höherentwicklung betrachtet werden. *Nereis virens* nimmt in dieser Hinsicht eine Übergangsstellung ein (vgl. dazu auch SCHLIEPER 1929, SAYLES 1935, BEADLE 1937, JØRGENSEN and DALES 1957).

Die leicht hypotonische Elektrolytkonzentration von *N. diversicolor* im Bereich oberhalb von 15‰ S (vgl. Abb. 6) ist wahrscheinlich nicht die Folge einer echten Elektrolytregulation, sondern eher von passiven Diffusionsvorgängen, die vielleicht auf das Donnan-Gleichgewicht oder elektrochemische Adsorptionsphänomene zurückzuführen sind. Beim Absinken des Salzgehalts unter 15‰ werden die osmoregulatorischen Fähigkeiten von *N. diversicolor* wirksam. Welche Organe diesen Konzentrationswechsel perzipieren, ist noch ungeklärt. Offen ist auch die Frage, ob die Osmoregulation zentral nervös bzw. hormonal oder lokal in den einzelnen Segmenten gesteuert wird. Für die Beantwortung dieser Frage wäre es interessant, die Osmoregulation von ganzen Tieren mit der von Teilen, die durchaus längere Zeit auch in verdünntem Brackwasser lebensfähig sind, zu vergleichen. Bei Fischen hat z. B. die Schilddrüse Bedeutung für die Regulation des Wasser- und Mineralhaushalts (FONTAINE 1953, 1956). Zu den physiologischen Prozessen und Organen, die der Osmoregulation von *N. diversicolor* dienen, gehören zweifellos die reduzierte Ionenpermeabilität der Körperoberfläche (BETHE 1934, JØRGENSEN and DALES 1957), eine aktive Ionenaufnahme (SCHLIEPER 1929, FRETTER 1955, BEADLE 1957, JØRGENSEN and DALES 1957), die Nephridien (JÜRGENS 1935, KRISHNAN 1952) und die Volumenregulation (SCHLIEPER 1930, ELLIS 1933, BEADLE 1937). — Die Osmoregulation dieser Art besteht im wesentlichen aus einer aktiven Elektrolytregulation, während eine Regulation des Nichtelektrolytgehalts fraglich erscheint. JEUNIAUX et al. (1961) haben eine beachtliche Änderung der intrazellulären Konzentration an freien Aminosäuren bei der osmotischen Angleichung von *N. diversicolor* beobachtet. Die Differenz zwischen der Gesamtkonzentration und dem Elektrolytgehalt der Cöloflüssigkeit, die dem Gehalt organischer Substanzen entspricht, stieg in den vorliegenden Untersuchungen von 0,6‰ (in äquivalenten Salzgehaltswerten) in sehr salzarmem Brackwasser auf ca. 1,2‰ in Meerwasser. Dagegen war der relative Anteil der Nichtelektrolyte an der Gesamtkonzentration in oligohalinen Medien 2 bis 3 mal so groß wie in 35‰ S. Im wesentlichen handelt es sich bei diesen Substanzen wohl um freie Aminosäuren.

Mit zunehmender Verdünnung des Brackwassers sinkt die osmotische Innenkonzentration von *N. diversicolor* langsam weiter ab, die osmoregulatorische Leistung aber steigt ständig an, um eine für die Stoffwechselfprozesse notwendige interne osmotische Minimal-

konzentration aufrecht zu erhalten, die einem Salzgehalt von etwa 7‰ äquivalent ist. Diese artspezifische Mindestkonzentration wird bei 10°C in extrem ausgedünntem Brackwasser länger und besser behauptet als bei 1°C und 20°C.

#### Literaturverzeichnis

- BASSINDALE, R. (1943): Studies on the biology of the Bristol Channel. XI. The physiological environment and intertidal fauna of the southern shores of the Bristol Channel and Severn Estuary. *J. Ecol.* 31, 1—29. — BEADLE, L. C. (1937): Adaptation to changes of salinity in the Polychaetes. I. Control of body volume and of body fluid concentration in *Nereis diversicolor*. *J. Exp. Biol.* 14, 56—70. — BEADLE, L. C. (1943): Osmotic regulation and the faunas of inland waters. *Biol. Rev.* 18, 172—183. — BEADLE, L. C. (1957): Osmotic and ionic regulation in aquatic animals. *Ann. Rev. Physiol.* 19, 329—358. — BEIN, W., HIRSEKORN, H. G., MÖLLER, J. (1935): Konstantenbestimmungen des Meerwassers und Ergebnisse über Wasserkörper. Veröff. Inst. f. Meeresk. Berlin N. F. R. A., Heft 28. — BETHE, A. (1934): Die Salz- und Wasserpermeabilität der Körperflächen verschiedener Seetiere in ihrem gegenseitigen Verhältnis. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.* 234, 629—644. — BOGUCKI, M. (1953a): *Nereis diversicolor* (O. F. MÜLLER). Ecological notice. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 14, 79—87. — BOGUCKI, M. (1953b): The reproduction and the development of *Nereis diversicolor* (O. F. MÜLLER) in the Baltic. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 14, 251—270. — BOGUCKI, M. (1954): Adaptation of *Nereis diversicolor* to diluted Baltic water and to fresh water. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 15, 237—251. — DALES, R. P. (1950): The reproduction and larval development of *Nereis diversicolor* O. F. MÜLLER. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 29, 322—360. — DRUCKER, C., und SCHREINER, E. (1913): Mikrokryoskopische Versuche. *Biol. Zbl.* 33, 99—103. — DUCHATEAU-BOSSON, Ch., and FLORKIN, M. (1961): Change in intracellular concentration of free amino acids as a factor of euryhalinity in the crayfish *Astacus astacus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 3, 245—249. — EKMAN, S. (1953): Zoogeography of the Sea. London. — ELLIS, W. G. (1933): Calcium and the resistance of *Nereis* to brackish water. *Nature* 132, 748. — ELLIS, W. G. (1937): The water and electrolyte exchange of *Nereis diversicolor* (MÜLLER). *J. Exp. Biol.* 14, 340—350. — FLÜGEL, H. (1960): Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotische Resistenz und die Osmoregulation der decapoden Garnele *Crangon crangon* L. *Kiel. Meeresf.* 16, 186—200. — FONTAINE, M. (1953): Equilibre hydro-minéral et quelques particularités de sa régulation chez les vertébrés. *Arch. Sci. Physiol.* 7, C 55—78. — FONTAINE, M. (1956): The hormonal control of water and salt-electrolyte metabolism in fish. *Mem. Soc. Endocrinol.* 5, 69—82. — FRETTER, V. (1955): Uptake of radioactive sodium (<sup>24</sup>Na) by *Nereis diversicolor* MÜLLER and *Perinereis cultrifera* GRUBE. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 34, 151—160. — FRIEDRICH, H. (1938): *Polychaeta*. In: Tierwelt der Nord- und Ostsee, VIb, 1—201. — FRITSCH, H. (1916): Studien über die Schwankungen des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeiten bei *Daphnia magna*. *Int. Rev. Hydrobiol.* 8, 22—80, 125—203. — GOMPEL, M., et LEGENDRE, R. (1928): Limites de température et de salure supportées par *Convolvata roscoffensis*. *Compt. Rend. Soc. Biol. Paris* 98, 572—573. — GRANQUIST, G. (1938): Zur Kenntnis der Temperatur und des Salzgehaltes des Baltischen Meeres an den Küsten Finnlands. *Merentutk. Julk./Havsforskn. Skrift* 122, 1—166. — GRANQUIST, G. (1954): Surface temperature and salinity records along the coast of Finland. July 1940 — June 1952. *Merentutk. Julk./Havsforskn. Skrift* 155, 1—106. — GRESENS, J. (1928): Versuche über die Widerstandsfähigkeit einiger Süßwassertiere gegenüber Salzlösungen. *Z. Morph. u. Ökol.* 12, 707—800. — HARGITAY, B., KUHN, W., u. WIRZ, H. (1951): Eine mikrokryoskopische Methode für sehr kleine Lösungsmengen (0,1—1 γ). *Experientia* 7, 276. — HEINEN, A. (1911): Die Nephthyden und Lycorideen der Nord- und Ostsee einschließlich der verbindenden Meeresteile. *Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, N. F.*, 13, 1—88. — JEUNIAUX, Ch., DUCHATEAU-BOSSON, Ch., et FLORKIN, M. (1961): Free amino acids in the intracellular osmoregulation of euryhaline worms. *Biochem. J.* 79, 24—25. — JØRGENSEN, C. B., and DALES, R. P. (1957): The regulation of volume and osmotic regulation in some Nereid Polychaetes. *Physiol. Comp. et Oecol.* 4, 357—374. — JÜRGENS, O. (1935): Die Wechselbeziehungen von Blutkreislauf, Atmung und Osmoregulation bei Polychaeten (*Nereis diversicolor* O. F. MÜLLER). *Zool. Jahrb. Physiol.* 55, 1—46. — KÄNDLER, R. (1959): Hydrobiologische Beobachtungen in der Kieler Förde 1952—57. *Kieler Meeresf.* 15, 145—156. — KESSELER, H. (1958): Eine mikrokryoskopische Methode zur Bestimmung des Turgors an Meeresalgen. *Kieler Meeresf.* 14, 23—41. — KINNE, O. (1952): Ein neues Gerät zur Bestimmung der Gefrierpunktniedrigung kleiner Flüssigkeitsmengen. Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven 1, 47—51. — KINNE, O. (1954): Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Salzgehaltes auf die Hitzeresistenz von Brackwassertieren. *Zool. Anz.* 152, 10—16. — KINNE, O. (1957): Physiologische Ökologie — ein modernes Forschungsgebiet. Gedanken zur Problematik und Methodik der Ökologie. *Biol. Zbl.* 76, 475—485. — KOROLEFF, F. (1959): Temperature and salinity at the fixed Finnish stations July 1954 — Dec. 1956. *Merentutk.*

Julk./Havsforskn. Skrift 192, 1—147. — KRISHNAN, G. (1952): On the nephridia of *Nereidae* in relation to habitat. Proc. Nat. Inst. Sci. India 18, 241—255. — KROGH, A. (1939): Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge. — KRÜMMEL, O. (1907): Handbuch der Oceanographie. Stuttgart. — LOEB, J., and WASTENEYS, H. (1912): On the adaptation of fish (*Fundulus*) to higher temperatures. J. Exp. Zool. 12, 543—557. — MARTENS, E. von (1858): Ann. Mag. Nat. Hist. (3), 1, 50. — MCLEESE, D. W. (1956): Effects of temperature, salinity and oxygen on the survival of the American Lobster. Fish. Res. Board of Canada 13, 247—272. — MENDTHAL, M. (1889): Untersuchungen über die Mollusken und Anneliden des Frischen Hafis. VI. Über die Geschlechtsverhältnisse der *Nereis diversicolor*. In: Schr. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg 30, 27—42. — PANIKKAR, N. K. (1940): Influence of temperature on osmotic behaviour of some crustacea and its bearing on problems of animal distribution. Nature 146, 366—367. — PERCIVAL, E. (1929): A report on the fauna of the estuaries of the River Tamar and the River Lynher. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 16, 81—108. — PORA, A. E., et ROSCA, D. I. (1944): La survie du vers polychaete *Nereis diversicolor* de la Mer Noire et du lac salé d'Eforia, dans des milieux de salinités différentes. Ann. Sci. Univ. Jassy (Roumanie) 30, 1—17. — PORA, A. E., et ROSCA, D. I. (1952): Le comportement aux variations de salinité. XXXII. L'effet de la sursalure des lacs de l'Eforie sur la résistance aux salinités variables de l'espèce *Nereis diversicolor*. Studii si Cercetari Stiintifice 3, 209—213. — PROSSER, C. L., BISHOP, D. W., BROWN, Jr. F. A., JAHN, T. L., and WULFF, V. J. (1950): Comparative Animal Physiology. London. — RAMSAY, J. A. (1949): A new method of freezing point determination for small quantities. J. Exp. Biol. 26, 57—64. — REMANE, A. (1940): Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In: Tierwelt der Nord- und Ostsee, Ia, 1—238. — SAYLES, L. P. (1935): The effects of salinity changes on body weight and survival of *Nereis virens*. Biol. Bull. Wood's Hole 69, 233—244. — SCHLIEPER, C. (1929): Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Z. vgl. Physiol. 9, 478—514. — SCHLIEPER, C. (1930): Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev. 5, 309—356. — SCHLIEPER, C. (1931): Über das Eindringen mariner Tiere in das Süßwasser. Biol. Zbl. 51, 401—412. — SCHLIEPER, C. (1935): Neuere Ergebnisse und Probleme aus dem Gebiet der Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev. 10, 334—360. — SCHLIEPER, C. (1958): Physiologie des Brackwassers. In: A. REMANE u. C. SCHLIEPER, Die Biologie des Brackwassers. Stuttgart. — SCHLIEPER, C., und KOWALSKI, R. (1956): Quantitative Beobachtungen über physiologische Ionenwirkungen im Brackwasser. Kieler Meeresf. 12, 154—165. — SCHLIEPER, C., und KOWALSKI, R. (1957): Weitere Beobachtungen zur ökologischen Physiologie der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf. 13, 3—10. — SEGERSTRÅLE, S. G. (1933): Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. II. Übersicht über die Bodentierwelt, mit besonderer Berücksichtigung der Produktionsverhältnisse. Soc. Scient. Fenn., Comment. Biol., 4 (9), 1—79. — SEGERSTRÅLE, S. G. (1951): The seasonal fluctuations in the salinity off the coast of Finland and their biological significance. Soc. Scient. Fenn. Comment. Biol. 13 (3), 1—27. — SMITH, R. I. (1955a): On the distribution of *Nereis diversicolor* in relation to salinity in the vicinity of Tvärminne, Finland, and the Isefjord, Denmark. Biol. Bull. 108, 326—345. — SMITH, R. I. (1955b): Comparison of the level of chloride regulation by *Nereis diversicolor* in different parts of its geographical range. Biol. Bull. 109, 453—474. — SMITH, R. I. (1956): The ecology of the Tamar Estuary. VII. Observations on the interstitial salinity of intertidal muds in the estuarine habitat of *Nereis diversicolor*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 35, 81—104. — SMITH, R. I. (1957): A note on the tolerance of low salinities by Nereid Polychaetes and its relation to temperature and reproduction habit. L'Annee Biol. 33, 93—107. — THOMAS, B. D., THOMPSON, T. G., and UTTERBACK, C. L. (1934): The electrical conductivity of sea water. J. du Conseil 9, 28—35. — VÄLIKANGAS, J. (1933): Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verh. int. Ver. Limnol. 6, 62—112. — WIKGREN, B. J. (1953): Osmotic regulation in some aquatic animals with special reference to the influence of temperature. Acta Zool. Fenn. 71, 3—102. — WITTIG, H. (1940): Über die Verteilung des Kalziums und der Alkalinität in der Ostsee. Kieler Meeresf. 3, 460—496.