

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.

Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß des hydrostatischen Druckes auf Überlebensfähigkeit und Stoffwechselintensität mariner Evertebraten und Teleosteer¹⁾

Von VOLKER NAROSKA

Zusammenfassung;

1. In einstündigen Experimenten wurde die Druckresistenz mariner Evertebraten und Fische anhand der Prozentzahl überlebender Individuen ermittelt. Die Ergebnisse (LD_{50} -Werte) lassen große — vermutlich artbedingte — Druckresistenzunterschiede erkennen.

Junge Plattfische (*Pleuronectes platessa*, *Platichthys flesus*), *Neomysis vulgaris* und dekapode Krebse (*Eupagurus bernhardus*, *Crangon crangon*, *Carcinus maenas*) sind relativ druckempfindlich. Die höchsten Druckresistenzen zeigen Echinodermen (*Asterias rubens*, *Psammechinus miliaris*), Mollusken (*Mytilus edulis*, *Mya arenaria*, *Cyprina islandica*, *Modiolus modiolus*, *Littorina littorea*), *Jaera albifrons* und *Nereis diversicolor*.

2. *Gammarus oceanicus*, *G. duebeni* und *Crangon crangon* sind in der Wärme (15°, 20°) druckempfindlicher als in der Kälte (5° C).
3. Die Druckresistenz von *G. oceanicus* steigt bei Erhöhung des Salzgehaltes bzw. der osmotischen Konzentration im Außenmedium.
4. Die Druckresistenz von *G. oceanicus* und *Crangon crangon* läßt jahreszeitliche Unterschiede erkennen. Sie wird bei *Gammarus* offensichtlich von Gonadenreifung und Tiergröße beeinflusst. *Crangon* ist bei der Fundorttemperatur im Sommer druckempfindlicher als im Winter.
5. Steigende subletale Drücke bewirken bei *Asterias rubens* und *Littorina littorea* Gewichtsabnahmen.
6. In einem mit Fenstern versehenen Druckgefäß wurde die Herzfrequenz von *G. oceanicus*, *G. duebeni* und jungen *Zoarces viviparus* in situ unter Druck beobachtet.

Relativ geringe Druckerhöhungen rufen anfangs vorübergehende Steigerungen der Herzfrequenz hervor. Druckminderungen verursachen kurzfristigen Herzstillstand oder Drosselung der Frequenz. Der Herzschlag von *Gammariden* ist während der Erholung nach der Dekompression erhöht. Diese Wirkungen des Druckes sind auch von der Versuchstemperatur abhängig.

7. In kurz- und langfristigen Versuchen wurde der O_2 -Verbrauch verschiedener Arten unter Druck in fließendem Meerwasser gemessen.

Carcinus maenas, *Hyas araneus*, *Nereis diversicolor* u. *Platichthys flesus* erhöhen bei 100—200 atm anfangs ihre Stoffwechselintensität. Bei anhaltendem Druck von 200 u. 300 atm fällt die Atmung unter die Norm ab.

Asterias rubens, *Henricia sanguinolenta*, *Ophiura textuata* und *Psammechinus miliaris* reagieren auf schrittweise Druckerhöhung (100—300 atm) jedesmal mit anfänglicher schockartiger Reduktion des O_2 -Verbrauches.

8. Geringere Atmungsänderungen bei stufenweiser Druckerhöhung (100—300 atm) und ein langsamer Wiederanstieg des O_2 -Verbrauches während langfristiger Druckeinwirkung bei einigen eurybathen Echinodermen könnten als Druckadaptation gewertet werden.

Investigations on the influence of hydrostatic pressure on the viability and metabolic rates of marine invertebrates and teleosts (Summary):

1. In experiments of one hour's duration the pressure resistance of marine invertebrates and fish was examined by determining the number of surviving specimens. The results (LD_{50} -data) show great (probably specific) differences in resistance to pressure.

Young *Pleuronectes platessa* and *Platichthys flesus*, *Neomysis vulgaris* and decapod crustaceans (*Eupagurus bernhardus*, *Crangon crangon*, *Carcinus maenas*) are relatively sensible to pressure. The highest

¹⁾ Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. C. Schlieper, zum 65. Geburtstag gewidmet.

levels of pressure resistance can be observed on echinoderms (*Asterias rubens*, *Psammechinus miliaris*), molluscs (*Mytilus edulis*, *Modiolus modiolus*, *Mya arenaria*, *Cyprina islandica*, *Littorina littorea*), *Jaera albifrons* and *Nereis diversicolor*.

2. *Gammarus oceanicus*, *G. duebeni* and *Crangon crangon* are more sensible to pressure at 15° and 20°C than at 5° C.
3. The resistance to pressure of *G. oceanicus* becomes greater with increase of salinity as well as of osmotic concentration in the external medium.
4. The pressure resistance of *G. oceanicus* changes with the seasons, being obviously influenced by the stage of maturity of the gonades and the size of the animals. *Crangon crangon* is more sensitive to pressure at higher temperatures in summer than at lower ones in winter.
5. *Asterias rubens* and *Littorina littorea* decrease in weight at increasing sublethal pressures.
6. The frequency of cardiac beat of *G. oceanicus*, *G. duebeni* and young *Zoarces viviparus* was studied under pressure.

Relatively little increase of pressure temporarily stimulates the heart-beat, whereas a decrease of pressure stops the beat or can slow it down for a short time. The heart-beat of *Gammarus* is accelerated after decompression. These effects of pressure also depend on the temperature.

7. Under pressure in short- and long-termed experiments the O₂-consumption of diverse species was measured in steadily running sea-water.

Increasing pressure by steps (100—300 atm) *Asterias rubens*, *Henricia sanguinolenta*, *Ophiura texturata* and *Psammechinus miliaris* react every time with initial "shock-like" reduction of O₂-consumption.

At 100—200 atm *Carcinus maenas*, *Hyas araneus*, *Nereis diversicolor* and *Platichthys flesus* initially accelerate their metabolism. Constant pressures of 200 and 300 atm lower the O₂-consumption below the normal rates.

8. The slight changes in metabolism of some eurybathic echinoderms under a step by step increase of pressure (100—300 atm) and a gradual recovery of O₂-consumption during long-termed exposure to pressure may be looked upon as an adaptation to pressure.

I. Einleitung

Der mit der Wassertiefe steigende hydrostatische Druck (ca. 1 atm je 10 m) stellt einen wichtigen ökologischen und physiologischen Faktor für das Leben im Meere dar. Bereits geringe Druckschwankungen werden von einigen marinen Organismen der Gezeitenregion mit Verhaltensänderungen und Tiefenregulation beantwortet (vgl. ENRIGHT 1962, RICE 1962, 1964, MORGAN 1965, Zusammenfassung bei: KNIGHT-JONES u. MORGAN 1966). Mit dem Nachweis organischen Lebens in den tiefsten pazifischen Gräben bei Wasserdrücken bis über 1000 atm gewann die Physiologie der höheren hydrostatischen Drücke (100—1000 atm) zusehends an Interesse (vgl. REGNARD 1891, CATTELL 1936, EBBECKE 1944, JOHNSON et al. 1954). SCHLIEPER (1963b) hält es für denkbar, daß dem hydrostatischen Druck für die vertikale Ausdehnung der Besiedlung im Meer die gleiche Bedeutung zukommt wie der Temperatur im Oberflächenbereich der Ozeane in Pol-Äquator-Richtung.

SCHLIEPER, FLÜGEL, THEEDE (1967) ermittelten die zellulären Druckresistenzgrenzen verschiedener Muschelarten aus der Nord- und Ostsee und dem Roten Meer. Unter anderem stellten sie dabei fest, daß die stenöken Arten weniger Druck vertragen als die euryöken Arten. PONAT (1967) fand ebenfalls bei Muscheln artspezifische Unterschiede sowie einen Einfluß von Temperatur, Salzgehalt und ionaler Zusammensetzung des Außenmediums auf die zelluläre Druckresistenz. PONAT u. THEEDE (1967) stellten durch Messung der Cilienaktivität von Muschelkiemen nach mehrstündiger Druckeinwirkung eine Verlagerung der maximalen zellulären Druckresistenz in niedrigere pH-Bereiche fest.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, zunächst die von SCHLIEPER (1963 a, b), SCHLIEPER et al. (1967) und PONAT (1967) begonnenen Untersuchungen zur zellulären Druckresistenz mariner Lamellibranchier an intakten Tieren anderer Arten fort-

zuführen. Weiterhin soll die Abhängigkeit der Druckresistenz von exogenen (Temperatur, Salzgehalt, Ionenrelation im Außenmedium) und endogenen Faktoren (Gonadenreifung, Tiergröße) näher analysiert werden. Ferner ist es notwendig, die Wirkung steigender hydrostatischer Drücke auf das Lebendgewicht einiger mariner Evertibraten zu prüfen (vgl. REGNARD 1884—1891, FONTAINE 1927—30). Zur weiteren Analyse des Druckeinflusses soll die Herzfrequenz intakter Tiere während der Druckeinwirkung und in der Erholungsphase im Anschluß an die Dekompression fortlaufend beobachtet werden. Außerdem soll eine neue Hochdruckapparatur ausprobiert werden, die bei konstantem Druck und gleichzeitig variabler Durchflußmenge eine längere Tierhaltung gewährleistet. Das Ziel der langfristigen Atmungsmessungen ist es, das Verhalten verschiedener, relativ eurybather Litoralformen bei einem konstanten Druck zu vergleichen. Dadurch nähern wir uns wiederum der Ausgangsfrage nach einer möglichen physiologischen Druckadaptation.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. C. Schlieper, danke ich herzlich für Anregung und Anleitung der vorliegenden Dissertation. Weiterhin gilt mein Dank Herrn Dr. H. Theede für wertvolle Hinweise und Ratschläge. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte die Durchführung meiner Arbeit durch Gewährung eines Stipendiums.

II. Material und Methoden

1. Versuchstiere

Resistenz und Stoffwechselintensität folgender mariner Evertibraten und Teleosteer aus der westlichen Ostsee, dem Kattegat und der Nordsee wurden untersucht:

Art	Fundort	Größe der unters. Tiere (mm)	Tiefen- verbr. (m) ¹⁾
Mollusca:			
<i>Mya arenaria</i> (L.)	Kieler Förde	junge M.: 3—5	0—95 (140)
<i>Cyprina islandica</i> (L.)	westl. Ostsee	53—60 Schal.-Lg	15—160
<i>Modiolus modiolus</i> (L.)	Kattegat (40 m)	50—60 Schal.-Lg	bis 300
<i>Mytilus edulis</i> (L.)	a) Kieler Förde b) Nordsee	a) junge M.: 11—15 b) adult. M.: 45—47	0—250
<i>Littorina littorea</i> (L.)	Kieler Förde	8—14 Schal.-Höhe	0—15
Polychaeta:			
<i>Nereis diversicolor</i> (O. F. MUELL.)	Kieler Förde	60—80	Küsten- u. Gezeit.f.
<i>Arenicola marina</i> (L.)	Nordsee (Watt)	50—90	„
Crustacea:			
<i>Eupagurus bernhardus</i> (L.)	Kattegat (40 m)	8—12 Carap.-Br.	0—450
<i>Carcinus maenas</i> (L.)	Kieler Förde	a) junge C.: 14—20'' b) adult. C.: 33—40''	oberes Litoral
<i>Hyas araneus</i> (L.)	Kattegat (40 m)	13—18 Carap.-Br.	bis 360
<i>Crangon crangon</i> (L.)	Kieler Förde	27—45	0—130
<i>Gammarus oceanicus</i> (SEGERSTRALE)	Kieler Förde	3—5 bzw. 22—24	0—25
<i>Gammarus duebeni</i> (LILLJEBORG)	„Kleiner Kiel“	12—17	—
<i>Idotea baltica</i> (PALLAS)	Kieler Förde	6—15	0—300
<i>Neomysis vulgaris</i> (THOMPS)	Kieler Förde	15—17	Küstenf.
<i>Jaera albifrons</i> (LEACH)	Kieler Förde	bis 5	0—55
<i>Diastylis rathkei</i> (KRÖYER)	westl. Ostsee	10—15	5—800

Art	Fundort	Größe der unters. Tiere (mm)	Tiefen- verbr. (m) ¹⁾
Echinodermata:			
<i>Asterias rubens</i> (L.)	a) Kieler Förde b) Nordsee	a) junge A.: R=10—16 b) adult. A.: R=36—54	0—200 (650)
<i>Henricia sanguinolenta</i> (O. F. MUELL.)	Kattegat (40 m)	R = 11—38 (52)	20—2450
<i>Psammechinus miliaris</i> (GMELIN) . . .	Kattegat (40 m)	30—45	bis 100
Tunicata (Ascidia):			
<i>Ciona intestinalis</i> (L.)	Kieler Förde	35—40	0—500
Vertebrata:			
Pisces:			
(Teleostei):			
<i>Platichthys flesus</i> (L.)	Kieler Förde	junge P.: 18—31	0—25
<i>Pleuronectes platessa</i> (L.)	Kieler Förde	junge P.: 20—29	0—200
<i>Zoarces viviparus</i> (L.)	Kieler Förde	junge Z.: 39—43	Küstenf.

¹⁾ nach: DAHL (1928), GRIMPE u. WAGLER: Tierwelt der Nord- und Ostsee (verschiedene Autoren 1926—1942), KINNE (1952, 1954), STRESEMANN (1961), THORSON (1957), KAESTNER (1965).

Die jährlichen Temperatur- und Salinitätsschwankungen in der westlichen Ostsee bewegen sich im Mittel zwischen 0°—18° C bzw. 11‰—19‰ S (Feuerschiff „Kiel“, OHL 1959).

Die Mehrzahl der Ostseetiere wurde auf Sammelfahrten mit den Forschungskuttern des Institutes während der Frühjahrs- und Sommermonate 1965, 1966 und 1967 jeweils etwa 14 Tage vor den Versuchen eingebracht. Ihre Hälterung erfolgte zunächst einige Tage im Durchlaufbecken des Institutsaquariums in gefiltertem (Nylonwatte-Kohlefilter), belüftetem Seewasser (17‰ S, 12—16° C). Versuchstiere aus der Nordsee und den tiefen Kattegatrinnen wurden bei 5° C im Fundortwasser (28—32‰ S) gehalten. Die 8—10tägige Anpassung an die Versuchsbedingungen (Temperatur, Salzgehalt) wurde in temperaturkonstanten Räumen (5°, 10° und 15° C) bzw. bei Zimmertemperatur (20—21° C) durchgeführt. Vor und während dieser Zeit erfolgte keine Fütterung. Die Untersuchungen bei erhöhter Salinität des Außenmediums wurden in mit „Büsumer Meersalz“ aufgesalzenem Ostseewasser vorgenommen. Durch Verdünnen des Ostseewassers mit Aqua dest. und Leitungswasser im Verhältnis 2:1 (HOHENDORF 1963) erfolgte die Herstellung geringer Salzkonzentrationen (5‰, 10‰ S).

2. Bestimmung der Druckresistenz

In 1-stündigen Versuchen wurde die Druckresistenz zahlreicher mariner Evertebraten und Teleostere bestimmt. Für jede Druckstufe wurden mindestens 10—20, wenn möglich mehr, Exemplare einer Art verwandt, für die Festlegung der artspezifischen Druckresistenzgrenzen somit jeweils etwa 80—120 Individuen. Bei der Beschaffung des Tiermaterials wurde darauf geachtet, daß möglichst alle Exemplare einer Art zur gleichen Jahreszeit (Größe, Gonadenentwicklung) vom gleichen Biotop eingebracht wurden. Die Durchführung der Versuche erfolgte in einer AMINCO-Hochdruckanlage, deren Druckkammer zwei verschlossenen, dünnwandigen Tierbehältern aus Kunststoff von je 250 ml Inhalt Platz bot. Sie enthielten frisch belüftetes Seewasser mit einer nach Größe und Aktivität unterschiedlichen Anzahl von Versuchstieren. Als äußere Druckflüssigkeit diente filtriertes Leitungswasser. Im Anschluß an die 1-stündige Druckein-

wirkung wurden die Tiere unter gleichen Außenbedingungen 24 Stunden in belüfteten Glasaquarien gehalten und darauf die Anzahl der überlebenden Exemplare bestimmt (Kontrollversuche ohne Druck). Um für alle Individuen und Arten ein einheitliches Überlebenskriterium zu haben, wurde soweit als möglich der Herzschlag beobachtet. War dies nicht möglich, so wurden andere für die betreffenden Arten leicht zu beschreibende und charakteristische Merkmale (z. B. intakte Schließmuskeln bei Muscheln oder Reaktion auf taktile Reize bei *Arenicola marina*) herangezogen. Bei den Exemplaren einiger Arten wurde darüber hinaus der Erholungsvorgang 1, 3 bzw. 24 Stunden nach subletaler Druckeinwirkung an der Gesamtaktivität der Tiere bzw. dem Herzschlag beobachtet. Als Maß für die Druckresistenz wurden die LD₅₀-Werte angegeben (50% überlebende Tiere nach 1 Stunde Druckeinwirkung und anschließend 24 Stunden Erholung bei normalem Luftdruck und 10° C).

3. Herzschlagmessung unter Druck

Der Einfluß des hydrostatischen Druckes auf die Herzfrequenz von *Gammarus oceanicus*, *G. duebeni*, *Ciona intestinalis* und jungen *Zoarces viviparus* wurde untersucht.

Der Druckaufbau erfolgte in diesem Falle über eine hydraulische Pumpe mit anschließendem Hohlrohr und zwei Nadelventilen in einer bereits von PÖNAT (1967) beschriebenen Druckkammer von ca. 75 ml Inhalt. In Boden und Deckel ist je ein rundes Fenster aus Hartglas eingelassen. Die Beobachtung des Herzschlages erfolgte mit Hilfe eines umgekehrten Mikroskopes, das auf einem unter dem Druckgefäß angebrachten Kreuztisch montiert war. Speziell angefertigte kleine Kammern hielten die Tiere im Gesichtsfeld fest. Sie waren in ihren Größenabmessungen so eingerichtet, daß sich die Gammariden mit ihren Pereiopoden tigmotaktisch fest zwischen die sie begrenzenden Flächen einstemmen konnten und auf diese Weise relativ schnell zur Ruhe kamen (KINNE 1952). Die Tiere trennte in dem Druckgefäß nur Perlongaze (1 mm Maschenweite) von dem darüberstehenden luftgesättigten Versuchswasser. Das abgeblendete Licht einer 30 W Niedervoltlampe wurde durch das obere Fenster auf den Herzschlauch des Gammariden in Höhe des 3. und 4. Segmentes gerichtet. Das Zählen des Herzschlages begann erst nach einer 30 Minuten dauernden Anpassung an die Versuchsbedingungen.

In ähnlicher Weise erfolgte die Messung der Herzfrequenz lebendgeborener Aalmuttern (*Zoarces viviparus*: 32—34 mm Körperlänge).

Der Herzschlag von *Ciona intestinalis* konnte erst nach entsprechender Präparation beobachtet werden. Auf der der Herzlage zugewandten Seite wurde ein Ausschnitt aus der gallertigen Tunica entfernt und der so freigelegte Peribranchialraum mit einem Skalpell nur wenig geöffnet, ohne dabei anliegende Gewebeteile zu verletzen. Tiere, die nach diesem Eingriff 24 Stunden und länger bei 10° C und 15‰ S gehalten wurden, ließen keinerlei Beeinträchtigung der Herzpulsation erkennen. Die präparierte Ascidie wurde mit einem Glasfaden und Vaseline auf dem unteren Hartglasfenster befestigt. Die Zählungen erfolgten nur während der adviszeralen Pulsationsphasen. Es wurde jeweils mit der Stoppuhr in 5—10 Einzelmessungen die Zeit pro 10 Pulsationen bestimmt und daraus die mittlere Herzfrequenz (Schläge/Minute) errechnet.

4. Bestimmung der Stoffwechselintensität unter Druck

a. In konstantem Wasservolumen

Den 1-stündigen Atmungsmessungen unter Druck in der AMINCO-Hochdruckapparatur gingen in Abständen von jeweils 24 Stunden 6—7 Einzelbestimmungen des Ruheumsatzes bei Atmosphärendruck voran. Für diese Druckexperimente wurden zylindrische Plastikbehälter mit einem Durchmesser von 6,3 cm und einer Höhe von

9,7 cm (ca. 250 ml Inhalt) benutzt, deren obere Öffnung durch einen breiten Gummistopfen verschlossen war. In diesen Gefäßen befanden sich die Versuchstiere, nach Größe und O₂-Verbrauch jeweils 1—2 Exemplare. Nach der Dekompression wurden 100 ml Versuchswasser in eine Ganzglasspritze mit eingeschliffenem Kolben aufgesogen. Mit dieser Flüssigkeitsmenge konnten jeweils 2 braune, ca. 25—30 ml fassende, ausgewogene Flaschen zum Überlaufen gefüllt und der O₂-Gehalt nach WINKLER bestimmt werden. Kontrollversuche zeigten, daß die Versuchstiere 24 Stunden nach der Druckeinwirkung bei Hälterung in belüfteten Glasaquarien ihren normalen O₂-Verbrauch wieder erreichten.

b. In strömendem Meerwasser

Prinzip der Methode

Mit folgender Methode war es möglich, Stoffwechsel- und Aktivitätsänderungen mariner Organismen unter Druck in langfristigen Versuchen in strömendem Meerwasser zu messen. Voraussetzung für einen konstanten Durchfluß unter Druck war eine regulierbare, gleichmäßig arbeitende Kolbenpumpe, die eine pro Zeiteinheit gleichbleibende Wassermenge förderte, und ein Druckablaßventil mit verstellbarer Öffnungsweite. Die Erfahrung lehrte, daß ein einfaches, starres Nadelventil am Ablauf (vgl. A in Abb. 2), dessen Öffnungsweite zu Beginn des Versuches auf einen bestimmten Wert eingestellt wurde, den Druck nicht konstant hielt. Trotz fest einregulierter Fördermenge der Kolbenpumpe stieg der Druck im Druckgefäß (G) langsam an. Das Problem war erst durch eine von AMINCO entwickelte pneumatische Steuerung des Abflußregelventils mit Rückkoppelung zu lösen. Änderungen der Druckhöhe wurden am Druckregler (R) registriert und in Form von Steuerimpulsen an das Druckregelventil (V) weitergegeben. Dieses kompensierte flexibel jede Druckänderung und korrigierte ständig Öffnungsweite und Durchflußmenge. So bewegten sich die Druckschwankungen, die durch die Arbeitsweise der Kolbenpumpe hervorgerufen wurden, lediglich in einem Toleranzbereich von 5—10 atm.

Beschreibung und Arbeitsweise der Versuchsapparatur und ihrer Teile

Die für die langfristigen Atmungsmessungen unter Druck verwendete Hochdruckanlage wurde von der AMERICAN INSTRUMENT CO. INC. (AMINCO), Silver Spring, Md. . . . In Metropolitan Washington, D. C. entwickelt. Sie besteht aus folgenden Teilen (vgl. Abb. 1):

1. Einer Kolbenpumpe mit Drehstrommotor (208—220 V, 2,5/5,0 A).
2. Einem ca. 850 ml fassenden Druckgefäß von 25,5 cm Höhe und 6,5 cm lichter Weite aus nichtrostendem Stahl mit Hochdruckleitungen (Durchmesser: 2 mm, bis zu 2000 atm abgesichert), Manometer (Meßbereich: 0—1000 atm), zwei zusammengesetzten Kugelventilen und drei Nadelventilen.
3. Einer pneumatisch gesteuerten Druckregelmechanik, bestehend aus dem Druckregelventil und dem Druckregler.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

Abb. 1: AMINCO-Hochdruckapparatur

Links im Bild: Pneumatischer Druckregler mit Druckregelventil

Bildmitte: Zylinder der Kolbenpumpe mit Kugelventilen, schräg darüber die das Regelventil mit dem Druckgefäß verbindende isolierte gekühlte Druckleitung

Rechts im Bild: Manometer, dahinter Spirale (Druckleitung) und Druckgefäß in vertikaler Stellung

Abb. 2: Apparatur zur Messung des O₂-Verbrauches von Tieren unter Druck in fließendem Meerwasser (Schema von Abb. 1)

Abb. 1

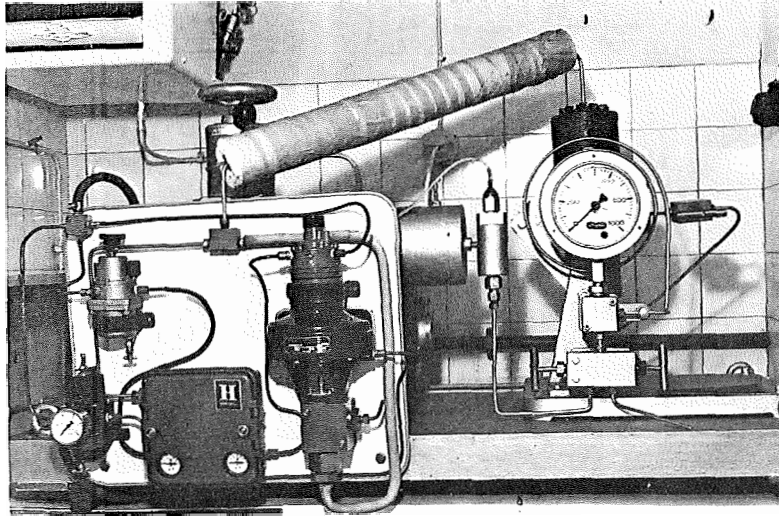
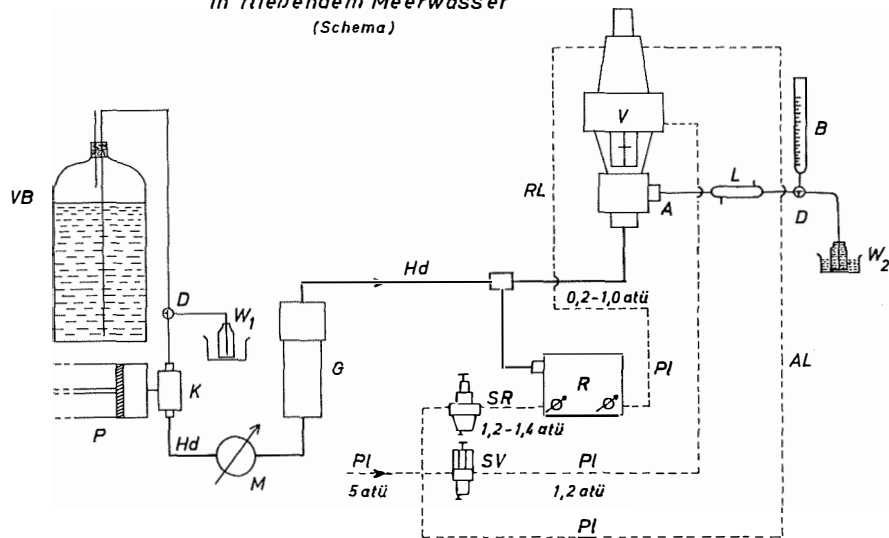
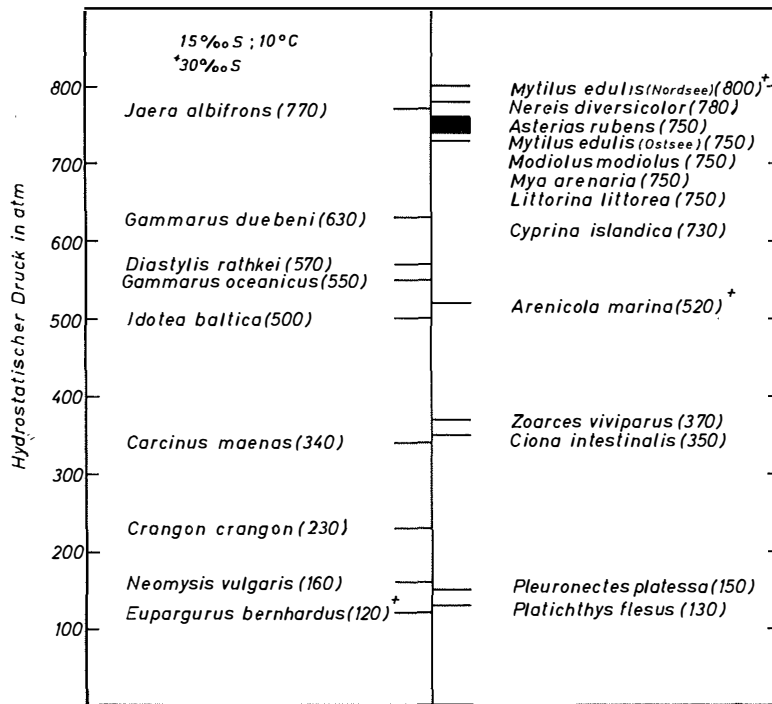


Abb. 2 *Apparatur zur Messung des O₂-Verbrauches von Tieren unter Druck in fließendem Meerwasser (Schema)*



- | | |
|-------------------|--|
| A Abfluß | V Druckregelventil |
| B Bürette | W Winklerflasche |
| D Dreiwegehahn | AL Arbeitsluft |
| G Druckgefäß | Hd Hochdruckleitung |
| K Kugelventile | PI Pressluftleitung |
| L Schlangenkühler | RL Regelluft |
| M Manometer | SR Druckluft-Reduzierventil (Regler "R,,") |
| P Kolbenpumpe | SV " " (Ventil "V,,") |
| R Druckregler | VB Vorratsbehälter |

Tafel 1 (zu V. Naroska)



(...) = LD₅₀-Wert in atm ; Kompressionsdauer pro Druckstufe: 60 Min.

Abb.3

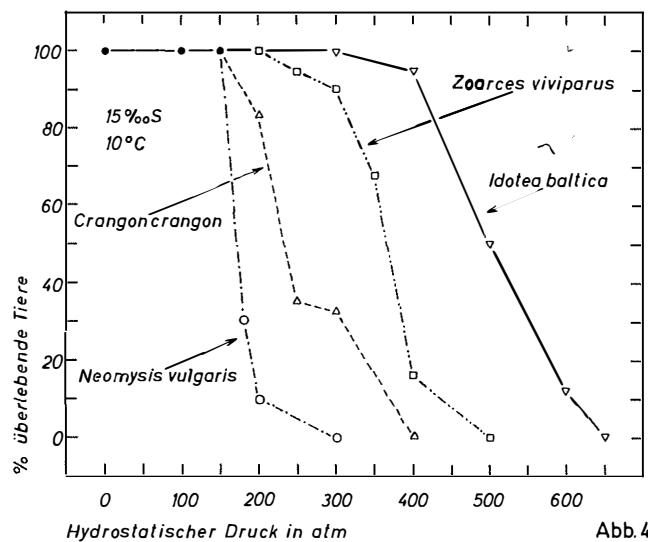


Abb.4

Die Kolbenpumpe (P in Abb. 2) saugt über einen Plastikschlauch Meerwasser aus einem etwa 30 Liter fassenden Vorratsbehälter (VB) an. Der Kompressionshub der Pumpe drückt es dann durch die Kugelventile (K) in die Hochdruckleitung (Hd) und über das Manometer (M) von unten in die Druckkammer (G). Hinter dem Druckgefäß spaltet sich die Hochdruckleitung an einem T-Stück auf. Eine Abzweigung führt an den Druckregler (R), die andere von unten an das Druckregelventil (V). Am Abfluß (A) verläßt das dekomprimierte Meerwasser das Ventil und fließt durch einen Schlangenkühler (L) in die Winklerflasche (W₂). Der O₂-Gehalt des einströmenden Wassers wird bei W₁ ermittelt.

Um bei einem eingestellten hydrostatischen Druck auch die Durchflußmenge konstant zu halten, wird das Abflußnadelventil (V) pneumatisch über den Druckregler (R) gesteuert. Die gefilterte, trockene Druckluft eines Kompressors (5 atü) fließt einmal als „Arbeitsluft“ (AL) auf die Oberseite des beweglichen Stellkolbens im Druckregelventil, der mit der Ventalnadel fest verbunden ist, zum anderen an zwei weitere Druckluftreduzierventile (SR + SV). Von SV gelangt die auf ca. 1,2 atü gesenkte Druckluft unter den Stellkolben des Ventils. Von dem Reduzierventil (SR) strömt der auf ca. 1,4 atü gespannte Druckluftanteil in den Regler (R) ein, wird hier nochmals an einer Düse eingestellt und fließt dann über ein Manometer als eigentliche „Regelluft“ (RL) in das Druckregelventil (V). Sie dosiert die auf den Stellkolben strömende Arbeitsluft, öffnet oder schließt dadurch nach Anforderung das Nadelventil und garantiert somit die Konstanz des Durchflusses. Die Regelluft schwankt je nach Einstellung an der Düse im Druckregler zwischen 0,2—1,0 atü. Die jeweils unterschiedlichen Größenordnungen der Druckluft ober- und unterhalb des beweglichen Stellkolbens bestimmen die Öffnungsweite des Druckregelventils. Der hydrostatische Druck in der Druckkammer wird an der Düse im Regler (R) eingestellt, die Durchflußmenge des Versuchswassers durch Regulierung des Kolbenhubs.

Das Druckgefäß kann sowohl in vertikaler als auch um 90° gekippt in horizontaler Lage angeschlossen werden.

Versuchsdurchführung

Vorversuche

In Vorversuchen wurde zunächst ohne Tiere die Wirkung des hydrostatischen Druckes auf O₂-Gehalt und Temperatur des durchfließenden Wassers ermittelt. ZOBELL (1959) hat den Einfluß unterschiedlicher Kompression und Dekompression auf die Temperatur wässriger, gasfreier Lösungen in abgeschlossenen Druckgefäßen untersucht. Die maximale Erwärmung bei Druckerhöhung bzw. Abkühlung bei Druckabbau beliefen sich in seinen Experimenten auf 0,5—1,5° C bei 15° C warmem Wasser und hydrostatischen Drücken von 200—600 atm. Dabei war weniger die chemische Zusammensetzung des Mediums von Bedeutung als vielmehr die Geschwindigkeit von Kompression und Dekompression.

Das am Ablauf der AMINCO-Apparatur (A in Abb. 2) ständig ausströmende, dekomprimierte Wasser wies je nach vorangegangener Druckhöhe einen Temperaturanstieg auf. Die Wassertemperatur erhöhte sich z. B. bei Druckänderung von 200 auf 600 atm und 568 ml/h Durchströmungsgeschwindigkeit von vorher 15,8—16,2° C auf 18,6—18,8° C. Diese Zunahme war nicht auf die Kompressionswärme zurückzuführen.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

Abb. 3: Grenzen der Druckresistenz mariner Evertibraten und Teleosteeur aus der Nord- und Ostsee
 Abb. 4: Druckresistenz von *Neomysis vulgaris*, *Crangon crangon*, *Zoarcetes viviparus* u. *Idotea baltica* bei 10°C in 15⁰/₁₀₀ S. (1 Std. Druckeinwirkung u. 24 Std. Erholung). Sommer 1966 u. 1967

Kolben und Zylinder der Pumpe sowie die Hochdruckleitung wurden gekühlt, so daß das komprimierte Wasser mit Raumtemperatur (14° C) in das Druckgefäß einströmte. Erst am Ablauf des Regelventils nach der Dekompression wurde der Temperaturanstieg gemessen. Wahrscheinlich wird er durch die Reibung am Nadelventil beim Druckabbau hervorgerufen. In dem erwärmten Wasser setzte eine Gasausscheidung durch Bildung feiner Blasen ein. Sein O₂-Gehalt lag dementsprechend um 7—9% niedriger.

Weitere Vorversuche ließen im einzelnen den Einfluß der Durchströmgeschwindigkeit (Wassermenge pro Zeiteinheit) auf Temperatur und O₂-Gehalt des abfließenden, dekomprimierten Wassers erkennen. Bei konstantem Druck in der Druckkammer und steigendem Durchfluß erhöhte sich die Temperatur des ausströmenden Wassers. Dabei trat O₂-Verlust durch Ausgasung auf. Bei 400 atm und Erhöhung der Durchflußgeschwindigkeit von 567 ml/h auf 1113 ml/h stieg die Temperatur des Versuchswassers (vorher 14° C) am Ablauf von 16,6—17,0° auf 19,0—19,2° C.

Um diesen Temperatureffekt während der Tierversuche zu beseitigen, wurde das komprimierte Wasser in der Hochdruckleitung vor dem Druckregelventil (vgl. Abb. 1) sowie das dekomprimierte Wasser am Ablauf (L in Abb. 2) mit einer 0° C-Sole (Lösung aus Äthylenglykoll und Aqua dest. im Verhältnis 1 : 1) gekühlt. Dadurch wurde erreicht, daß die Temperatur am Abfluß stets um 2—3° C unter der des einströmenden Wassers lag. Eine 10-Stunden-Messung bei Durchfluß von gefiltertem Seewasser (14,2⁰/₀₀ S) ergab nunmehr bei 400 atm einen maximalen O₂-Verlust von 2%. Dieser geringe Fehler war vermutlich allein auf die O₂-Zehrung im Meerwasser zurückzuführen. Er konnte durch vorherige Ozonbehandlung des Meerwassers noch stärker herabgesetzt werden.

Gang einer Untersuchung

Jedes Experiment begann mit der Filtration von 20—30 l Seewasser (Tonfilter: Porenweite: ca. $\frac{1}{1000}$ mm). Die anschließende Temperaturanpassung des Wassers erfolgte bei schwacher Belüftung. Die voradaptierten Versuchstiere wurden getrennt in zwei 250 ml Plastikbehältern in das gefüllte Druckgefäß gesetzt. Boden und Deckel der Behälter waren mehrfach perforiert, so daß das Meerwasser ständig durch sie hindurchfließen konnte. Außerdem war dadurch gewährleistet, daß sich die Tiere nicht gegenseitig in Aktivität und Verhalten beeinflussten. Nach dem Verschuß des Druckgefäßes und dem Anschluß der Hochdruckleitung bei geöffnetem Regelventil erfolgte die Drosselung des Wasserdurchflusses mit dem Reguliertrieb der Kolbenpumpe. 3 Stunden wurden die Tiere an diese Versuchsbedingungen angepaßt. Dann erfolgten im Abstand von jeweils 30 Minuten über weitere 3 Stunden die ersten O₂-Messungen unter Normalbedingungen (Luftdruck). Nach jeder Bestimmung wurde die Temperatur des ausströmenden Versuchswassers kontrolliert. Erst nach diesen 3 Stunden wurde der hydrostatische Druck in der Druckkammer erhöht. Dabei mußte an der Düse des Druckreglers sowie am Stelltrieb der Kolbenpumpe so lange gegenreguliert werden, bis die Durchflußmenge den einmal vorgewählten Wert beibehielt. Bei allen Versuchen hat sich ein Durchfluß von 10—12 ml Meerwasser pro Minute als vorteilhaft erwiesen. Darauf erfolgten in Abständen von jeweils 30 Minuten über weitere 10 Stunden und länger die Atmungsmessungen unter Druck. Die Durchströmgeschwindigkeit ergab sich aus der Zeit, in der eine Bürette bis zum 20 ml-Eichstrich aufgefüllt wurde. Der O₂-Verbrauch (V) errechnete sich aus der Multiplikation der Durchströmgeschwindig-

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 3)

Abb. 5: Druckresistenz von *Gammarus oceanicus*, *G. duebeni* und *Crangon crangon* in Abhängigkeit von der Temperatur (jeweilige Voranpassung: 6—12 Tage). Oktober/November 1966

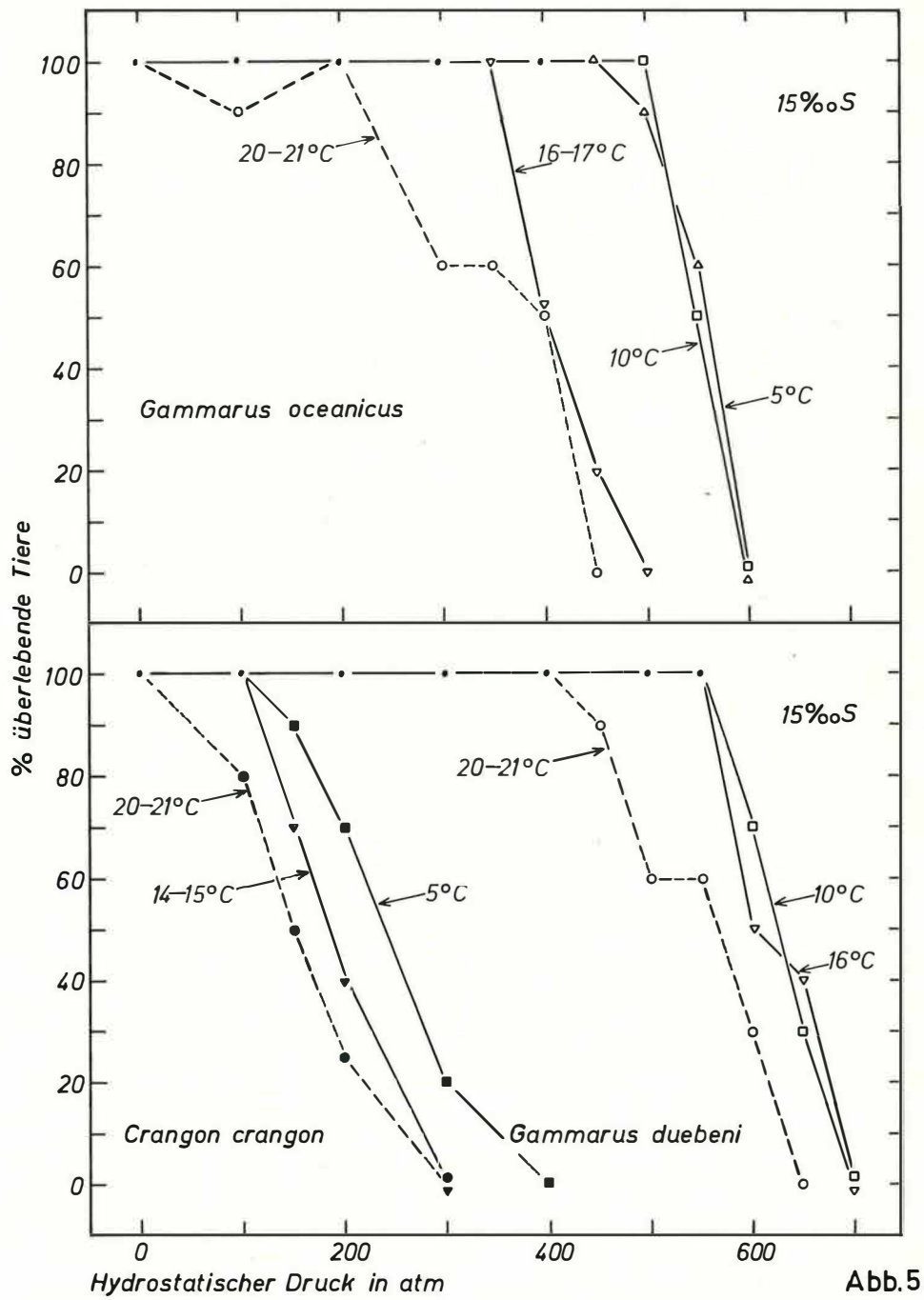
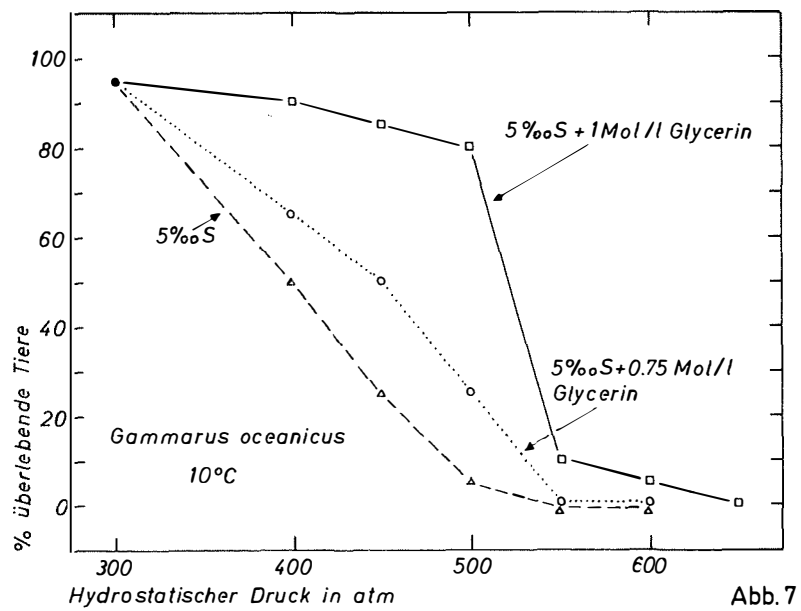
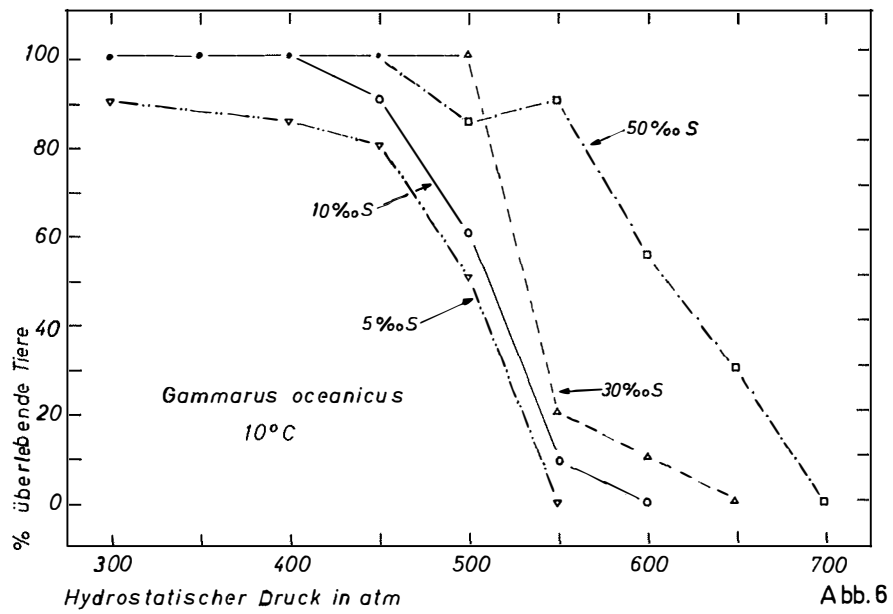


Abb.5

Tafel 3 (zu V. Naroska)



Tafel 4 (zu V. Naroska)

keit (M = Wassermenge in Liter/Stunde) mit der Differenz der O_2 -Spannungen im ein- und ausströmenden Meerwasser (W_e und W_a), gemessen in ml O_2 /Liter Wasser.

$$V = M (W_e - W_a)$$

III. Ergebnisse

1. Druckresistenz mariner Evertebraten und Teleosteer

a. Artspezifische Unterschiede

Für die Bestimmung der Druckresistenz wurden vorwiegend kleinere, nicht geschlechtsreife Individuen der Arten ausgewählt. Die in Abb. 3 dargestellten Resistenzgrenzen geben die Drücke an, bei denen 24 Stunden nach Abschluß der 1-stündigen Versuche 50% der Tiere gestorben waren.

Bei den untersuchten Crustaceen fiel die relativ größere Druckempfindlichkeit der Dekapoden wie *Eupagurus bernhardus*, *Crangon crangon* und *Carcinus maenas*, aber auch der Mysidacee *Neomysis vulgaris*, auf. *Eupagurus bernhardus* konnte ich nur im geschlechtsreifen Zustand untersuchen. Eine geringfügig höhere Druckresistenz jüngerer Einsiedlerkrebse ist zu erwarten. Bei *Gammarus oceanicus* und *G. duebeni* erholten sich nach 550 bzw. 630 atm nur noch die Hälfte der Tiere wieder. Eine etwas höhere Druckresistenz mit LD_{50} -Werten zwischen 500 und 700 atm wiesen Cumaceen (*Diastylis rathkei*) und Isopoden auf. Die Assel *Jaera albifrons* widerstand bei 1-stündiger Kompression 770 atm.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit den in pazifischen Tiefseeegräben (über 6000 m Tiefe) gefangenen Crustaceenarten (vgl. WOLFF 1960), so fällt übereinstimmend der hohe Anteil an druckresistenten Isopoden und Amphipoden auf. Sie können folglich als relativ barophil bezeichnet werden. Dagegen sind dekapode Krebse in abyssalen Tiefen nur spärlich und in hadalen Bereichen gar nicht anzutreffen. Bisher wurden sie in Tiefen über 5300 m nicht beobachtet.

Schollen (*Pleuronectes platessa*) und Flundern (*Platichthys flesus*) sind, wie FONTAINE (1927—30) und EBBECKE (1935b) bereits erkannten, relativ druckempfindlich. Ich konnte jedoch junge Flundern 10 Stunden unter 100 atm Druck in fließendem Meerwasser halten, ohne daß sie am Ende des Versuches Aktivitätsbeeinträchtigungen erkennen ließen. Eine Ausnahme stellten junge Aalmuttern (*Zoarces viviparus*) dar. Sie waren mit einem Grenzwert von 370 atm wesentlich druckresistenter als junge Plattfische. Die Ascidie *Ciona intestinalis* tolerierte mittlere Drücke um 350 atm. Die weitaus höchsten Druckresistenzgrenzen wurden bei Echinodermen, Mollusken und dem Polychaeten *Nereis diversicolor* beobachtet. Bei ihnen waren jedoch die artspezifischen Unterschiede für diese relativ kurze Kompressionsdauer nur gering ausgeprägt. Die LD_{50} -Werte der Mollusken lagen alle um 750 atm. Die geringen Unterschiede der Druckresistenz der beiden Miesmuschelpopulationen (Nord- und Ostsee) sind vermutlich auf den Einfluß des unterschiedlichen Salzgehaltes (30‰ bzw. 15‰ S) zurückzuführen.

Die Resistenzgrenze von Seesternen aus der Ostsee (*Asterias rubens*) lag bei 750—800 atm. Hohe Drücke tolerierte auch *Psammechinus miliaris*. Erst 900—1000 atm riefen bei dieser Art irreversible Schädigungen hervor, die nach 1—2 Tagen zum Tode führten. Eine

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 4)

Abb. 6: Druckresistenz von *Gammarus oceanicus* aus der Ostsee in Abhängigkeit vom Salzgehalt des Außenmediums (jeweils 9—12 Tage Voranpassung). November 1966

Abb. 7: Druckresistenz von *Gammarus oceanicus* nach Glycerinzusatz zum Außenmedium (jeweils 4—5 Tage Voranpassung). Januar 1967

ähnlich hohe Widerstandsfähigkeit gegenüber Druck konnte EBBECKE (1935b) an *Echinus miliaris* und *Phiura fragilis* beobachten. 600 atm wirkten in seinen Versuchen noch nicht letal.

Neben der Druckhöhe war auch die Kompressionsdauer von Bedeutung. Drücke, die bei 1 Stunde Einwirkung noch subletal waren, töteten bei längerer Dauer die Versuchstiere. So waren alle Seesterne nach 10 Stunden bei 600 atm tot, während dagegen noch ca. 50% 750—800 atm bei 1-stündiger Druckdauer überlebten.

b. Beobachtungen des Verhaltens der Tiere während und nach der Druckeinwirkung

EBBECKE (1935b, c) hat bei kurzfristiger Einwirkung relativ geringer Drücke (50—200 atm) zum Teil Aktivitätszunahme, bei höheren Drücken über 300 atm in den meisten Fällen Ruhigstellung und Lähmungsstarre festgestellt. Ähnliches konnte ich durch Herzfrequenzmessungen bei *Gammarus oceanicus*, *G. duebeni* und *Zoarces viviparus* während der Druckeinwirkung und danach beobachten. Abb. 5 gibt am Beispiel von *Neomysis vulgaris* und *Asterias rubens* zwei typische Beobachtungen wieder. Die relativ druckempfindlichen Krebse ließen bei Drücken von 180-250 atm 1 Stunde nach der Dekompression zunächst eine scheinbar gute Erholung erkennen. Im weiteren Verlauf nach 3 bzw. 24 Stunden verminderte sich jedoch die Anzahl der überlebenden Mysidaceen.

Ein völlig anderes Bild boten die Seesterne. Sie waren erheblich druckresistenter. Die Erholung von 400—700 atm war nach 24 Stunden unter Normalbedingungen abgeschlossen. Die Seesterne blieben in den ersten Stunden nach der Dekompression noch regungslos auf dem Rücken liegen. Mit fortschreitender Erholung setzte die Aktivität der Terminalfühler und Saugfüßchen ein. Ihr folgte die normale Umkehrreaktion von der Rücken- in die Ventrallage. Festgesaugt am Gefäßboden verharteten die Tiere dann eine Zeitlang in dieser Stellung. Nach vollständiger Erholung krochen sie wie normal an der Gefäßwandung empor. Ich konnte mehrmals — insbesondere an adulten Seesternen — Gewebeschädigungen in Form von Einrißstellen an den Armansätzen bei Drücken über 500 atm beobachten. Sie könnten auch auf Autotomie der Arme unter Druckstreß zurückzuführen sein. Das Verhalten einiger Seesterne nach der Druckeinwirkung ließ auf Schädigung der Reizleitung schließen. Die ersten Umdrehversuche verliefen völlig unkoordiniert, jeder Arm führte mit seinen Saugfüßchen Eigenbewegungen aus.

Äußerlich sichtbare Schädigungen, die offensichtlich ebenfalls durch Druck hervorgerufen wurden, traten bei *Psammechinus miliaris* nach sehr hohen Drücken auf (900—1000 atm). Die Stacheln lagen parallel zur Körperoberfläche. Ihre Sperr- und Bewegungsmuskeln am Stachelfuß waren zerrissen.

Drücke über 700 atm schädigten bei zahlreichen Muscheln, z. B. auch bei *Cyprina islandica*, die Schließmuskeln. Die Weichkörper wurden von den Schalen getrennt, so daß sie lose aus den weit klaffenden Schalenklappen herausfielen.

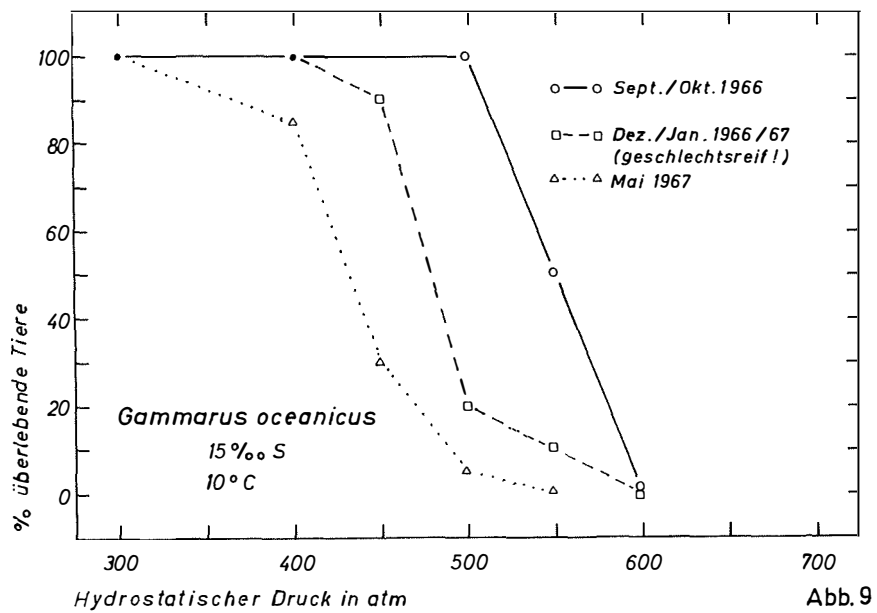
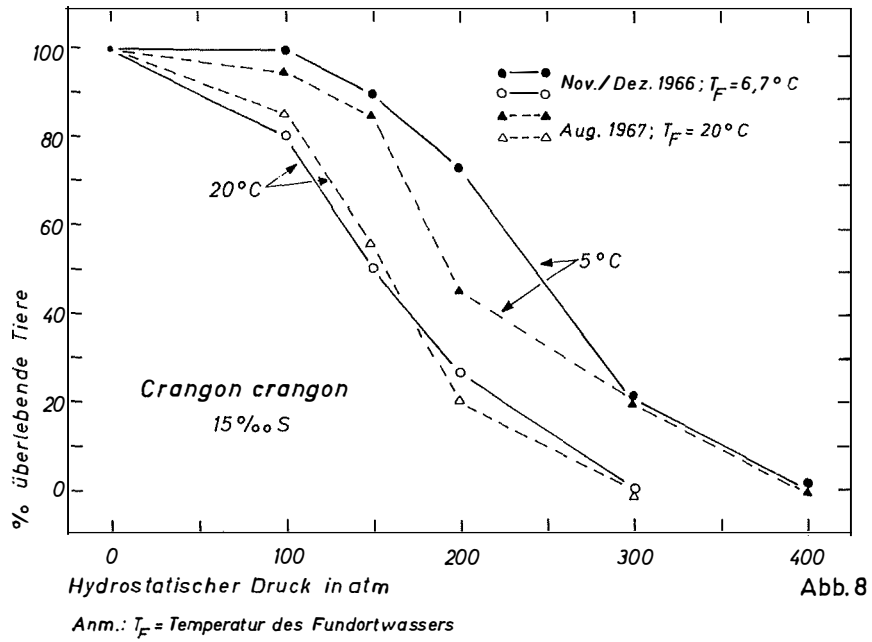
Kleine barophobe Plattfische (*Pleuronectes platessa* und *Platichthys flesus*) reagierten sehr empfindlich auf steigenden hydrostatischen Druck. Bereits bei 50—100 atm wurden sie periodisch außerordentlich unruhig. Im Anschluß an die Dekompression nach Drücken über 150 atm waren die Mäuler weit aufgesperrt, die Operkel abgespreizt und die

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 5)

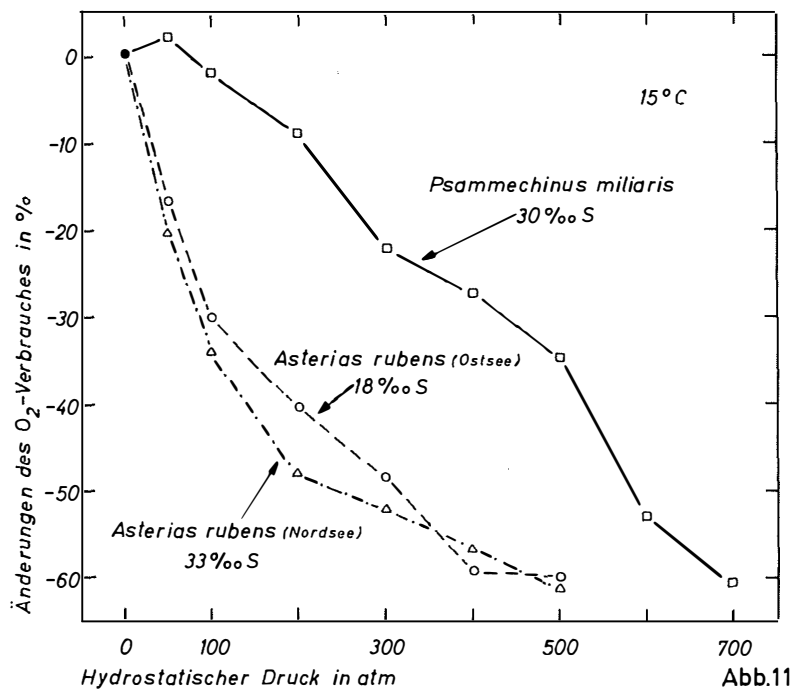
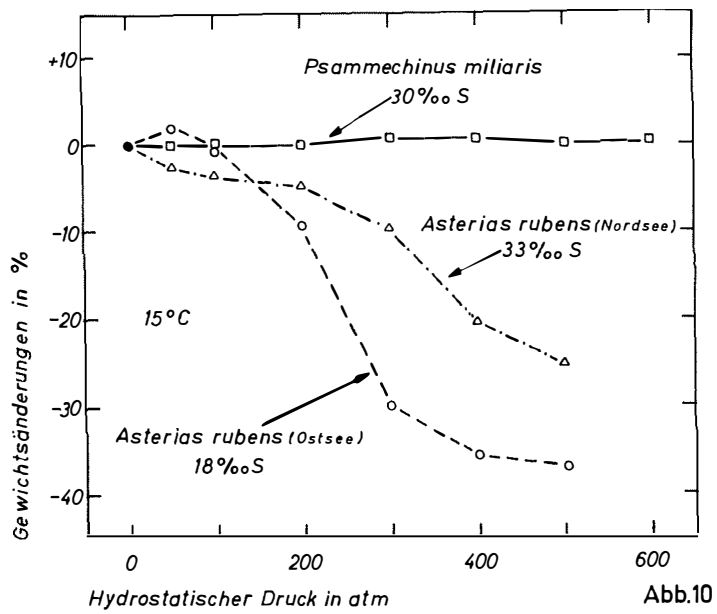
Abb. 8: Jahreszeitlich oder durch Adaptation (6—7 Tage) bedingter Temperatureinfluß auf die Druckresistenz von *Crangon crangon* aus der Ostsee (15°/100 S).

Abb. 9: Einfluß der Gonadenreifung u. Tiergröße (-alter) auf die Druckresistenz von *Gammarus oceanicus* bei 10° C in 15°/100 S.

- — ○ Größe: 13 ± 2 mm
- — □ Größe: 19 ± 2 mm (geschlechtsreife Individuen)
- △ . . . △ Größe: 3 — 5 mm



Tafel 5 (zu V. Naroska)



Tafel 6 (zu V. Naroska)

Kiemlamellen blaßrot gefärbt (Anzeichen von Erstickung). Lediglich vereinzelte, nur über die Oberfläche des Herzens verlaufende Pulsationen versorgten noch die caudalen Körperabschnitte mit Blut. Außerdem waren die Körper eigenartig gekrümmt, starr und steif. Derartig geschädigte Plattfische erholten sich nicht.

Junge Aalmuttern zeigten dagegen trotz ihrer bereits früh angelegten Schwimmblase bis zu 370 atm eine sehr gute Erholung (vgl. Abb. 4). Im wesentlichen ließen sich auch an ihnen die oben geschilderten Erstickungsmerkmale während und nach der Druckeinwirkung beobachten. Vereinzelt Exemplare, bei denen unter 350–450 atm und nach 24 Stunden Erholung das Herz lediglich schwach pulsierte, erlangten während der folgenden 3–4 Tage ihre normale Schwimmaktivität wieder.

2. Einfluß experimentell-exogener Faktoren auf die Druckresistenz

a. Temperatur

Die Biolumineszenz von Bakterien (BROWN, JOHNSON u. MARSLAND 1942, STREHLER u. JOHNSON 1954) und von Cypridina-Extrakten (BRONK, HARVEY u. JOHNSON 1952) wird oberhalb der optimalen Temperaturen durch Druck verstärkt. Ebenfalls an Bakterien beobachteten JOHNSON u. LEWIN (1946) und ZOBELL u. JOHNSON (1949) bei erhöhten Temperaturen eine Resistenzsteigerung und eine Zunahme der Teilungsrate unter Druck. SCHLIEPER (1963a, b) und PONAT (1967) fanden am Kiemengewebe von Miesmuscheln (*Mytilus edulis*) bei erhöhter Wassertemperatur eine größere zelluläre Druckresistenz. Temperaturzunahme verringerte in diesen Fällen die hemmende Wirkung eines erhöhten Drucks. ZOBELL u. COBET (1962) stellten andererseits bei *Escherichia coli* ein Ansteigen der letalen Druckwirkungen mit Temperaturerhöhung fest.

Temperatur-Druckresistenz-Beziehungen wurden von mir insbesondere an *Gammarus oceanicus*, *G. duebeni* und *Crangon crangon* näher analysiert. Die Voradaptation an 15⁰/₀₀ S und die entsprechenden Temperaturstufen (5°, 10°, 15–16° und 20–21°C) erstreckte sich über 6–12 Tage. Die gewählten Temperaturen lagen noch innerhalb des ökologischen Temperaturbereiches dieser relativ eurythermen Arten der oberflächennahen Wasserschichten. Nach höheren Drücken (≥ 300 atm) wurde neben der Pleopodenaktivität auch der Herzschlag als Überlebenskriterium herangezogen.

Bei 5° oder 10°C untersuchte Exemplare von *Gammarus oceanicus* zeigten keinerlei Unterschiede ihrer Druckresistenz (vgl. Abb. 5). Bei 500 atm überlebten 90–100%, bei 550 atm nur noch 50–60% der Tiere. 600 atm verursachten 100%ige Letalität. Stärker sank die Druckresistenz bei 16°C. 50%ige Letalität wurde in diesem Falle bei 400 atm erreicht. Keines der Tiere überlebte 500 atm Druck. Der LD₅₀-Wert von Exemplaren aus 20–21°C warmem Wasser war ebenfalls bei 400 atm erreicht. Es wurde jedoch deutlich, daß bereits geringere Drücke bei dieser Temperatur bei einer kleineren Anzahl von Krebsen letal wirkten.

Gammarus duebeni ließ einen höheren Druckresistenzbereich bei allen drei Temperaturstufen erkennen. Geringere Unterschiede ergaben sich bei 16° und 20–21°C Wassertemperatur (vgl. dagegen *G. oceanicus*). Exemplare aus 10°C ertrugen z. B. einen 70–100 atm höheren Druck als *G. oceanicus* unter gleichen Bedingungen. Sicherlich müssen diese Resistenzunterschiede auch im Zusammenhang mit der allgemein größeren

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 6)

Abb. 10 u. 11: Einfluß kurzfristiger hydrostatischer Drücke (50–700 atm) auf Lebendgewicht u. O₂-Verbrauch von *Asterias rubens* (Nordsee), *A. rubens* (Ostsee) u. *Psammechinus miliaris* bei 15°C (je 1 Std. Druckeinwirkung u. 24 Std. Erholung). Mittlere prozentuale Änderungen von je 6 (*A. rubens*) bzw. 12 Individuen (*P. miliaris*). November/Dezember 1965

physiologischen Potenz (t° , $S\text{‰}$, O_2 u. a.) von *G. duebeni* gesehen werden (KINNE 1954 a, b).

Die an 5°C vorangepaßten Garnelen (*Crangon crangon*) widerstanden höheren Drücken als Exemplare aus wärmerem Versuchswasser (15° , 20°C). Die Unterschiede der LD_{50} -Werte betragen bis zu 50–60 atm (5° – 15°C) bzw. 100 atm (5° – 20°C). Die Grenze mit 100%iger Letalität lag in der Wärme bei 300 atm. Sämtliche Garnelen aus 5°C wurden dagegen erst durch 350–400 atm getötet.

b. Konzentration des Außenmediums

PONAT (1967) hat an isolierten Gewebestücken (Kiemenepithel) der euryöken Miesmuschel *Mytilus edulis* einen Einfluß des Salzgehaltes im Außenmedium auf die zelluläre Druckresistenz nachgewiesen. Erhöhte Salinität bewirkte eine unspezifische, nicht-genetische Resistenzsteigerung. Verminderungen der zellulären Resistenz mariner poikilomotischer Lamellibranchier in Brackwasser gegenüber Hitze wurden auch von SCHLIEPER u. KOWALSKI (1956), RESHÖFT (1961), gegenüber Frost von THEEDE (1965), gegenüber Frost, Hitze und hohe Salzgehalte von THEEDE u. LASSIG (1967) festgestellt.

Die Wirkung einer veränderten Salinität im Außenmedium auf die Druckresistenz wurde an intakten Krebsen (*Gammarus oceanicus*) untersucht. Es handelt sich hierbei um eine relativ euryhaline Art, die unter normalen Bedingungen in einem Salzgehaltsbereich von etwa 5–50‰ S lebensfähig ist. *G. oceanicus* wurde bei 10°C an verschiedene Salzgehaltsstufen angepaßt. Die Voradaptation (9–12 Tage) an die extremen Salzgehaltstufen (5‰, 40‰ und 50‰ S) erfolgte in 2tägigen 5‰ Stufen. Unter erhöhtem Druck sank die Überlebensfähigkeit umso stärker ab, je geringer die Salinität des Außenmediums war (vgl. Abb. 6). Dementsprechend wirkten bei 5‰ S bereits 500 atm zu 50% letal, während in normalem Meerwasser und bei höheren Salzgehalten 600 atm und mehr ertragen wurden. Die absoluten Resistenzgrenzen (= 100% tote Individuen), die bei niedrigen Salzgehaltstufen (5–20‰ S) unterhalb oder bei 600 atm lagen, wurden bei steigender Salinität des Außenmediums (30–50‰ S) in höhere Druckbereiche verschoben.

Geschlechtsgebundene Unterschiede der Druckresistenz ließen sich nicht feststellen.

Es bleibt nunmehr zu klären, ob bei der geschilderten Resistenzsteigerung durch höhere Salzgehalte der Anhebung des osmotischen Wertes im Außenmedium oder den ionalen Veränderungen die größere Bedeutung zukommt. Zur Untersuchung dieser Frage wurden die folgenden Experimente durchgeführt:

Von insgesamt etwa 600 gleich großen Gammariden (*G. oceanicus*) wurde nach entsprechender Voradaptation an Brackwasser von 5‰ S ($\Delta = 0,27^\circ\text{C}$), 5‰ S + 0,75 Mol/l Glycerin ($\Delta = 1,66^\circ\text{C}$) oder 5‰ S + 1,0 Mol/l Glycerin ($\Delta = 2,12^\circ\text{C}$) und 10°C die Druckresistenz ermittelt. Alle Tiere vertrugen die Zusätze ohne sichtbare Schädigung und zeigten völlig normales Verhalten. Hohe osmotische Konzentrationen des Außenmediums, wie wir sie hier durch Glycerinzusätze erreichten, bewirkten ähnlich wie die Salzgehaltserhöhungen signifikante Steigerungen der Druckresistenz (vgl. Abb. 7). Besonders deutlich trat dies bei den Gammariden in Erscheinung, die in Brackwasser von 5‰ S + 1,0 Mol/l Glycerin untersucht wurden. Die Druckresistenzgrenze mit 50%iger Letalität lag in diesem Falle zwischen 510 und 520 atm. Dagegen wirkten bereits 400 atm bei Exemplaren aus 5‰ S letal.

4–5 Tage an Brackwasser von 5‰ S + 0,5 Mol/l Glucose ($\Delta = 1,19^\circ\text{C}$) voradaptierte und unter gleichen Bedingungen untersuchte Gammariden zeigten eine deutlich geringere Druckresistenz als vergleichsweise Kontrolltiere aus 5‰ S ($\Delta = 0,27^\circ\text{C}$). Es galt dies insbesondere für den Druckbereich zwischen 300 und 500 atm, in dem zum Teil bis zu 35% größere Verlustraten ermittelt wurden. Die Krebse ließen während der Anpassung keinerlei Schädigung durch die Glucose erkennen.

c. Calciumgehalt im Außenmedium

Eine Verfestigung cortikaler und plasmatischer Gelstrukturen und Plasmakolloide durch Calcium wird vermutet (HEILBRUNN 1958). Für diese Auffassung sprechen auch die Ergebnisse der Druckversuche von PONAT (1967). Die Cilienschlagdauer und Resistenz isolierten Kiemengewebes (*Mytilus edulis*) unter Drucknahme nach Verdoppelung des Calciumgehaltes im Außenmedium zu. SCHLIEPER et al. (1967) beobachteten auch an *Eupagurus zebra* aus dem Roten Meer nach Calciumzusatz eine Druckresistenzsteigerung.

Hieran anschließend wurde zunächst untersucht, inwieweit sich ein erhöhter Calciumgehalt im Außenmedium auf die Druckresistenz von Gammariden (*G. oceanicus*) auswirkte. Die Grenzen der Druckresistenz bei variierten Calciumionenkonzentrationen des Mediums wichen jedoch nicht signifikant voneinander ab. 50%ige Letalität wurde in allen drei Fällen 1) 15‰ S; 2) 15‰ S + 100‰ Ca; 3) 15‰ S + 200‰ Ca bei 450—470 atm erreicht. Die Grenze mit 100%iger Sterberate lag jedesmal bei 600 atm. Somit kann man aus diesen Befunden folgern, daß sich Calciumzusatz zum Außenmedium nicht auf die Druckresistenz von *G. oceanicus* auswirkt. BEADLE u. CRAGG (1940), KINNE (1952) vermuten, daß die homoiosmotischen Gammariden die ionale Zusammensetzung ihrer Körperflüssigkeiten durch aktive Ionenabsorption und Salzretention gegenüber dem Außenmedium zu regulieren vermögen.

Ein weiterer Versuch wurde an den relativ poikilosmotischen Wattwürmern (*Arenicola marina*) (SCHLIEPER 1929) durchgeführt. Bei ihnen differieren die ionalen Zusammensetzungen des Innen- und Außenmediums kaum (vgl. ROBERTSON 1949, PROSSER u. BROWN 1961, KINNE 1964).

Jeweils etwa 50—60 Exemplare von *Arenicola marina* wurden bei 10°C an Brackwasser von 15‰ S oder 15‰ S + 100‰ Ca angepaßt und unter gleichen Bedingungen hydrostatischen Drücken von 400 bis 600 atm ausgesetzt. Die in mit Calcium angereichertem Seewasser untersuchten Wattwürmer zeigten aber gegenüber den Kontrolltieren bei allen angewandten Drücken nur eine geringfügig höhere Druckresistenz (10—20%).

3. Einfluß der Jahreszeit

a. Wassertemperatur

Bisher ist nur sehr wenig über den Einfluß der Jahreszeit auf das Resistenzverhalten mariner Evertebraten bekannt. FRIEDRICH (1967) hat an isoliertem Kiemengewebe von *Mytilus edulis* aus der Nord- und Ostsee eine Abhängigkeit der zellulären Hitze-resistenz von der sich jahreszeitlich ändernden Umgebungstemperatur und des Reifezustandes der Gonaden festgestellt.

In den folgenden Versuchen wurde der jahreszeitliche Temperatureinfluß auf die Druckresistenz der Nordseegarnele (*Crangon crangon*) näher untersucht. Hierfür wurden insgesamt 2 Versuchsserien durchgeführt: Die erste im November/Dezember 1966, die zweite im August 1967. Die Wintertiere wurden in 3—5 m Tiefe mit der Garnelenkurre bei einer Wassertemperatur von ca. 6°C, die Sommertiere bei 20°C in flachem Wasser (0,5—1,0 m) mit dem Schiebehamen gefangen. Für diese Untersuchungen wurden ausschließlich etwa gleich große (35—45 mm), geschlechtsreife Garnelen verwandt. Zunächst erfolgte die Resistenzbestimmung der Exemplare beider Gruppen jeweils unter Fundortbedingungen, d. h. in 15‰ S bei 5°C bzw. 20°C. Dabei zeigten sich deutliche Unterschiede der Druckresistenz (vgl. Abb. 8). Bei allen Drücken ließen die Sommertiere eine geringere Druckresistenz erkennen. Die größten Unterschiede mit einem Maximum von fast 55% bei 200 atm traten zwischen 150 und 250 atm auf. Die absolute Resistenzgrenze (= 100% tote Individuen) war bei den Wintertieren in einen höheren Druckbereich verschoben (von 300 atm bei 20°C nach 350—400 atm bei

5°C). Um weiterhin zu klären, inwieweit bei diesen hinsichtlich Größe und Reifegrad relativ gleichen Garnelen neben der Wassertemperatur noch andere Faktoren, wie z. B. eine jahreszeitlich gesteuerte Änderung der Stoffwechselintensität oder endogene Rhythmen, einen Einfluß ausüben, wurden Exemplare beider Tiergruppen (Sommer- und Wintertiere) an jeweils 5° bzw. 20°C adaptiert. Die an die gleiche Temperatur angepaßten Garnelen wichen dann in ihrer Druckresistenz nur unwesentlich voneinander ab. In jedem Falle waren also wiederum die warmadaptierten Exemplare druckempfindlicher.

b. Gonadenreifung und Tiergröße (-alter)

Zur Frage der Abhängigkeit der Druckresistenz mariner Krebse von endogenen Einflüssen, wie der Keimdrüsentätigkeit (Gonadenreifung) bzw. Tiergröße und Alter (Wachstum), wurden die folgenden Untersuchungen durchgeführt.

In drei Versuchsserien wurden zu verschiedenen Jahreszeiten zahlreiche Exemplare von *Gammarus oceanicus* jeweils gleichen hydrostatischen Drücken von 300—600 atm unterworfen. Die erste Versuchsreihe begann im September/Oktober 1966 mit ca. 13 ± 2 mm großen Gammariden. Es handelte sich hierbei um größere, noch nicht geschlechtsreife Krebse. Die zweite Serie schloß sich im Dezember/Januar 1966/67 mit geschlechtsreifen Tieren von im Mittel 19 ± 2 mm Körperlänge an. Bei ihnen trug die Mehrzahl der Weibchen Eier oder bereits geschlüpfte Jungkrebse zwischen den Oostegiten. Die dritte Versuchsreihe wurde im Mai 1967 an sehr kleinen Gammariden von 3—5 mm Länge fortgesetzt. Sämtliche Krebse wurden nach 8tägiger Voranpassung bei der mittleren Temperatur von 10°C untersucht.

Die Exemplare aller drei Versuchsserien zeigten bei gleichen Drücken signifikant voneinander abweichende Überlebensraten (vgl. Abb. 9). Sehr druckempfindlich waren die kleinsten Krebse. Die größte Druckresistenz wiesen die noch vor der Geschlechtsreife stehenden, größeren Gammariden auf. Zwischen beiden lag der Resistenzbereich der ausgewachsenen, geschlechtsreifen Amphipoden.

4. Wirkung des Druckes auf das Lebendgewicht

Bei *Asterias rubens* aus der Nord- und Ostsee und *Psammechinus miliaris* wurde das Lebendgewicht vor und nach der Druckeinwirkung gemessen. Eine dritte Wägung erfolgte jeweils 24 Stunden nach der 1-stündigen Kompression.

In Abb. 10 sind die mittleren prozentualen Gewichtsänderungen in Abhängigkeit vom hydrostatischen Druck dargestellt. *Psammechinus miliaris* ließ keinen Einfluß steigender Drücke auf das Lebendgewicht erkennen. Dagegen traten signifikante Gewichtsverluste bei *A. rubens* aus der Nord- und Ostsee unter Druck auf. Sie waren jedoch beim Ostsee-Seestern größer. Bei 400—500 atm betrug die Abnahme über 30%. Bei Drücken über 300 atm wurden die Arme schlanker, der Seestern insgesamt steifer und fester (Muskelkontraktion). Zum Teil waren die Cardia blasig hervorgestülpt. Je nach der Höhe des vorangegangenen Druckes traten die Saugfüßchen mehr oder minder tief in die Ambulakralfurchen zurück. Schädigungen der Kiemenbläschen oder Risse in

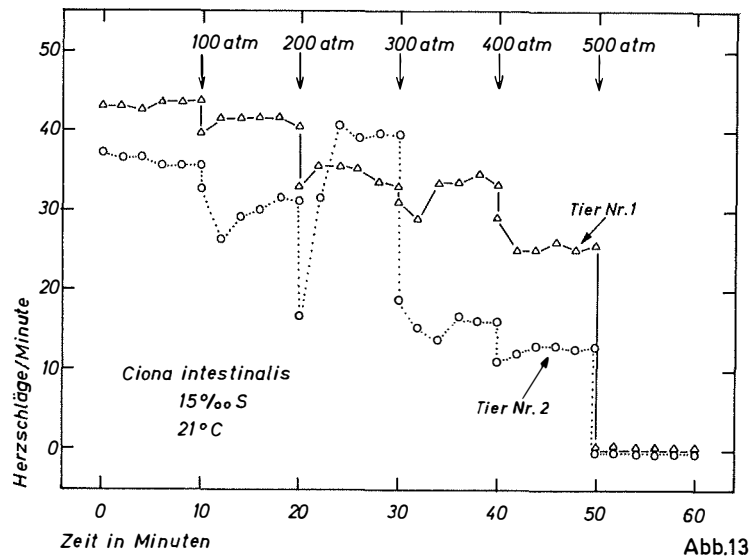
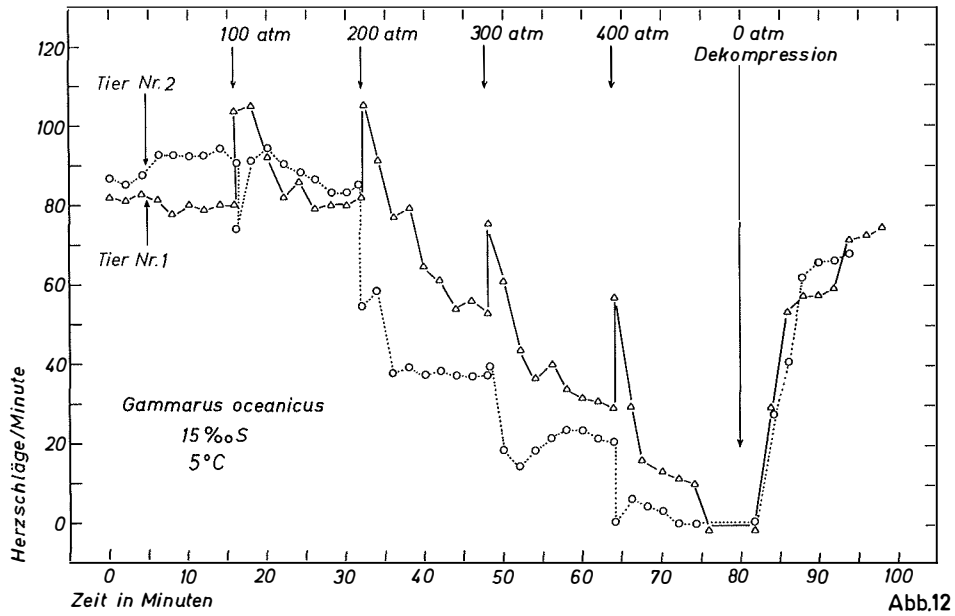
Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 7)

Abb. 12: Beispiele für den Einfluß stufenweise steigender hydrostatischer Drücke (100—400 atm) auf die Herzfrequenz von *Gammarus oceanicus* bei 5°C in $15^{\circ}/_{100}$ S.

Tier Nr. 1: ♂, 12,5 mm; gleichmäßig ruhiger Herzschlag!

Tier Nr. 2: ♂, 13 mm; unruhig, mit hoher Ausgangsfrequenz!

Abb. 13: Beispiele für den Verlauf der Herzfrequenz von *Ciona intestinalis* unter stufenweise steigenden Drücken bei 21°C in $15^{\circ}/_{100}$ S. September 1966.



Tafel 7 (zu V. Naroska)

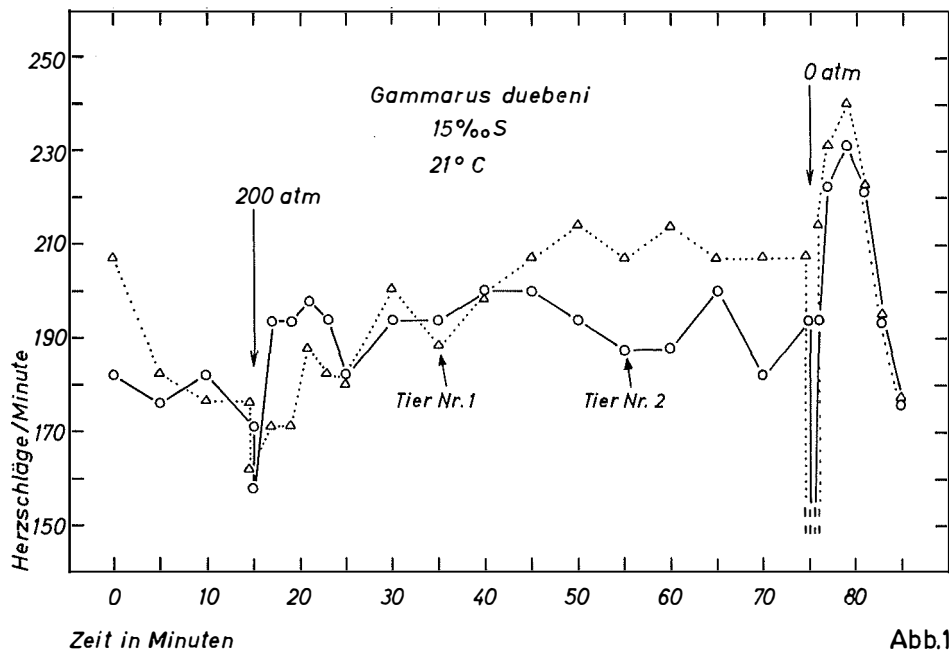
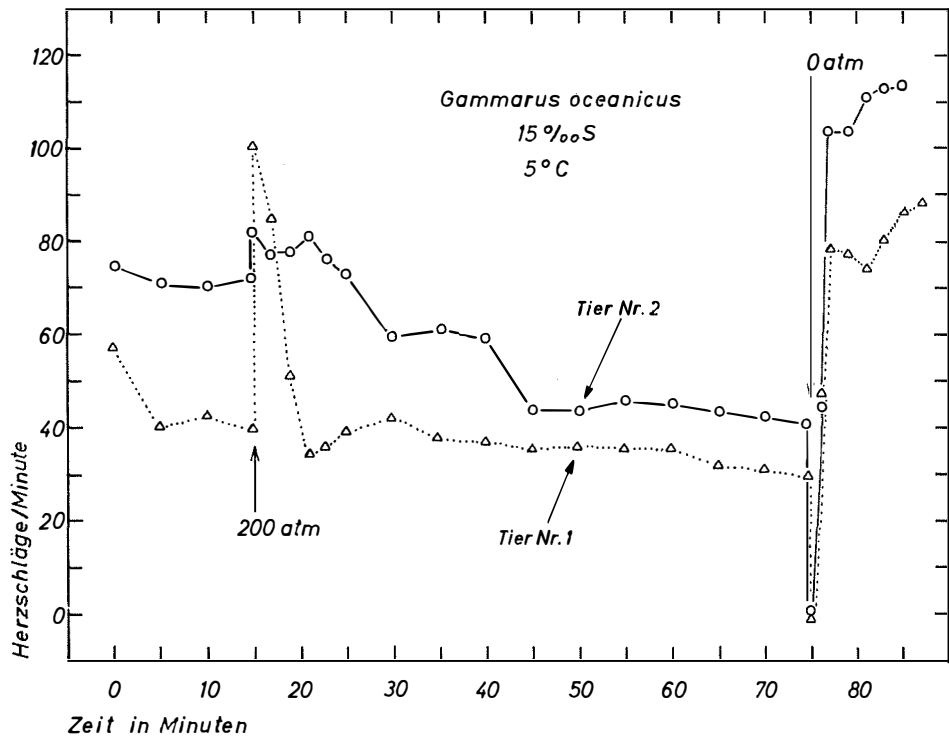


Abb.14

Tafel 8 (zu V. Naroska)

der Körperepidermis durch Druck wurden bei diesen Versuchen nicht festgestellt. Vermutlich tritt unter Druck durch Veränderungen der Zellwandpermeabilität ein Teil der Cöloflüssigkeit aus. Nach 24 Stunden Erholung von 50—500 atm waren die Ausgangsgewichte der Seesterne wieder erreicht.

Auch an *Littorina littorea* aus der Ostsee wurden nach Druckeinwirkung Gewichtsverluste beobachtet (vgl. Tab. 1). Bei sehr hohen Drücken verringerte sich die Differenz aus Lebend- und Schalengewicht um mehr als $\frac{1}{3}$ ihres Ausgangswertes. Die Verluste wuchsen mit steigenden Drücken. Bei 500 atm waren ca. 30% erreicht. Eine weitere Drucksteigerung auf 700 und 900 atm bewirkte nur noch geringe zusätzliche Gewichts-minderungen.

Diese Abnahme ist m. E. auf eine verstärkte Retraktion des Schneckenweichkörpers in die hintersten, kleinsten Schalenwindungen zurückzuführen. Dadurch wird vermutlich ein Teil des Wassers herausgedrückt, der sich unter normalen Bedingungen in den Schalenwindungen und in der Mantelhöhle befindet.

Tabelle 1

Einfluß des hydrostatischen Druckes auf das Gewicht von *Littorina littorea* aus der Ostsee bei 10°C in 15‰ S (Druckdauer: je 60 Minuten, 10 Individuen pro Druckstufe). Änderungen in % des Ausgangsgewichtes (= Differenz aus Lebend- und Schalengewicht). September 1967

Tier Nr.	Druck in atm					
	100	200	300	500	700	900
1	+ 7,2	+ 0,7	— 20,6	— 36,1	— 33,1	— 36,2
2	+ 1,4	+ 2,7	— 10,5	— 33,8	— 31,8	— 32,4
3	+ 3,6	— 11,9	— 33,3	— 27,6	— 23,4	— 38,5
4	+ 9,7	— 12,6	— 15,3	— 36,6	— 40,4	— 30,9
5	+ 4,1	— 2,0	— 11,1	— 36,0	— 37,4	— 36,9
6	+ 1,5	— 13,2	— 27,3	— 21,4	— 33,8	— 32,3
7	— 2,3	0,0	+ 0,7	— 32,9	— 27,2	— 36,5
8	+ 21,5	— 2,3	— 9,7	— 35,1	— 29,9	— 21,6
9	+ 7,5	+ 5,9	— 19,3	— 40,7	— 38,8	— 55,3
10	— 3,4	— 5,4	— 11,9	— 26,7	— 35,2	— 37,7
Mittelw.	+ 5,1	— 3,8	— 15,8	— 32,7	— 33,1	— 35,8
Dispers.	± 6,4	± 5,9	± 9,2	± 5,5	± 5,0	± 8,0

5. Einfluß des hydrostatischen Druckes auf die Herzfrequenz

Für die Analyse druckphysiologischer Wirkungen sind außer Beobachtungen an isolierten, schlagenden Herzen und Herzfragmenten (vgl. EDWARDS u. CATTELL 1928, 1930, BROWN 1931, 1934a, DRAPER u. EDWARDS 1932 (an *Fundulus* Embryonen), EBBECKE 1935a, LANDAU u. MARSLAND 1950, 1952) auch kontinuierliche Messungen

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 8)

Abb. 14: Beispiele für den Verlauf der Herzfrequenz von *Gammarus oceanicus* bei 5°C und *Gammarus duebeni* bei 21°C in 15‰ S unter 200 atm Druck.

Gammarus oceanicus Tier Nr. 1 : ♂, 16 mm
 Tier Nr. 2 : ♂, 14 mm
Gammarus duebeni: Tier Nr. 1 : ♂, 14 mm
 Tier Nr. 2 : ♂, 13 mm

September—November 1966

der Herzfrequenz intakter Meerestiere unter Druck von Interesse. An *Gammarus oceanicus*, *G. duebeni*, *Giona intestinalis* und jungen *Zoarces viviparus* wurde der Einfluß steigender und fallender hydrostatischer Drücke durch fortlaufende Registrierung der Herzfrequenz unter dem Druckmikroskop beobachtet. Abb. 12 zeigt an zwei Beispielen die Herzfrequenzänderungen von *G. oceanicus* bei stufenweiser Druckerhöhung. Die meisten Gammariden reagierten auf Druckzunahme um jeweils 100 atm mit vorübergehenden Herzfrequenzsteigerungen (vgl. Tier Nr. 1). Erhöhter Druck beeinflusste auch das gesamte Verhalten der Krebse. Sie schwammen unruhig in der Versuchskammer umher, Thorakopoden, Antennen und Mundextremitäten zuckten heftig, der Pleopodenschlag steigerte sich. Die Dauer dieser Aktivitätserhöhungen nahm mit wachsenden Drücken ab. Bei 200—400 atm folgte einer sehr kurzen Beschleunigung ein umso steilerer Abfall der Frequenz bis zum vollständigen Stillstand des Herzens bei 400 atm. Ausmaß und Art der einsetzenden Aktivitätsänderungen waren aber auch von dem Ausgangsverhalten der Versuchstiere abhängig. Exemplare, die bereits vor der Messung sehr aktiv im Gefäß umherschwammen (erhöhter Herzschlag!, vgl. Tier Nr. 2) reagierten auf relativ geringe Druckerhöhungen sogar mit Verringerung der Herzfrequenz. Im allgemeinen wurde dieser Effekt jedoch rasch überwunden. Bei 100 atm erreichte die Frequenz nach 2—5 Minuten wieder die Norm. Auch bei Drücken über 200 atm fehlten anfängliche Aktivitätsakzelerationen.

Am deutlichsten zeigte sich die aktivitätssteigernde Wirkung geringer bis mittlerer Drücke bei Gammariden mit gleichmäßig langsamem Herzschlag zu Versuchsbeginn oder nach Beruhigung von vorheriger Druckerhöhung. Die Erregung der Versuchstiere unter Druck klang bei niedriger Temperatur (5°C) schneller ab. Schlagartige Drucksteigerungen auf 250—400 atm bewirkten vorübergehenden Stillstand des Herzens oder doch Drosselung der Frequenz.

Die Zahl der Herzschläge von *G. oceanicus* war auch nach 1 Stunde unter 100 atm kaum verändert. 300 atm senkten die Herzfrequenz innerhalb weniger Sekunden um mehr als die Hälfte (vgl. Tab. 2). Der dann unregelmäßige Herzschlag war durch Phasen geringerer Frequenz gekennzeichnet, denen spontane Aktivitätspulse mit Körperzuckungen und erhöhter Schlagzahl folgten. Die Amplituden wurden flacher. Die Herzfrequenz fiel unter Druck stetig weiter ab. 400 atm stellten bereits innerhalb 5—10 Minuten das Herz still. Der Krebs lag dann bewegungslos in der Versuchskammer. Verblieb er länger als 1 Stunde unter diesem Druck, so trat der Tod ein. 400 atm schädigen jedoch bei kurzfristiger Einwirkung das Tier nicht auf die Dauer, wie die unter Atmosphärendruck rasch einsetzende Erholung bewies (vgl. auch LANDAU u. MARSLAND 1952: entsprechende Beobachtungen an Herzen von *Rana pipiens*-Kaulquappen). Offensichtlich führen Lähmungserscheinungen zusammen mit gleichzeitiger Drosselung der Stoffwechselintensität und Blutzirkulation bei längerer Druckdauer zu irreversiblen Schädigungen der leistungs- und stoffwechselintensiven Gewebe.

Abb. 14 gibt den Verlauf der Herzfrequenz von *G. oceanicus* bei 5°C und von *G. duebeni* bei 21°C und 200 atm Druck wieder. Während die bei 5°C untersuchten Exemplare sofort nach der Druckerhöhung anfängliche Aktivitätssteigerungen mit anschließendem Rückgang der Frequenz erkennen ließen, verringerte sich bei 21°C zunächst der Herzschlag der Gammariden. Er stieg dann jedoch rasch wieder bis über die Ausgangswerte an. Diese Ergebnisse weisen auf antagonistische Beziehungen zwischen erhöhten Versuchstemperaturen (> 15°C) und hohen Drücken hin (vgl. ZOBELL u. JOHNSON 1949, LANDAU u. MARSLAND 1950, 1954, JOHNSON, EYRING, POLISSAR 1954, MARSLAND 1956, 1957, SCHLIEPER 1963 a, b).

Selbst nach sehr hohen Drücken (bis 500, 600 atm), durch die das Herz von *G. duebeni* bereits stillgestellt wurde, setzte unter Atmosphärendruck nach relativ kurzer Erholung

der Herzschlag wieder ein. Anschließend erhöhte sich die Herzfrequenz oft weit über die Ausgangswerte (vgl. Tab. 3). Dabei verhielt sich das untersuchte Tier in der Druckkammer äußerlich völlig ruhig, nur die Pleopoden schlugen schnell und regelmäßig.

Tabelle 2

Typische Beispiele für die Herzfrequenz von *Gammarus oceanicus* unter 300 atm Druck bei 5°C in 15‰ S. (Fortlaufende Messungen, Mittelwerte aus je 5—10 Einzelbestimmungen). September 1966

Tier Nr. 4 Tiergröße: 14 mm Geschlecht: ♂			Tier Nr. 6 Tiergröße: 14,5 mm Geschlecht: ♂		
Zeit min	Herzfrequenz Puls./min	Druck atm	Zeit min	Herzfrequenz Puls./min	Druck atm
0	95	0	0	85	0
5	92		5	88	
10	92		10	87	
15	94		15	87	
20	94	0	20	86	0
20	51	300	20	82	300
21	42		21	19	
22	45		22	27	
24	43		24	42	
26	41		26	40	
28	37		28	40	
30	32		30	40	
35	29		35	37	
40	30		40	35	
45	28		45	34	
50	24		50	29	
55	23		55	24	
60	23		60	23	
65	22		65	23	
70	21		70	22	
75	21		75	23	
80	21	300	80	22	300
80	0	0	80	0	0
81	45		81	36	
82	47		82	38	
84	48		84	67	
86	58		86	68	
88	57		88	77	
90	61	0	90	80	0

Während der Dekompression beobachtete ich stets nach 50—300 atm ein Stocken des Herzschlages, dessen Dauer von der Höhe des vorangegangenen Druckes abhing (vgl. auch EDWARDS u. CATTELL 1928, PEASE u. KITCHING 1939). Bis zu 300 atm war dieser „Herzblock“ jedoch nur kurz.

Auch die Herzfrequenz von *Ciona intestinalis* änderte sich unter Druckeinwirkung (vgl. Abb. 13). Mit wachsenden Drücken stieg sie nach einem vorübergehenden Abfall zunächst wieder geringfügig an, verblieb aber bei anhaltendem Druck unter der Norm. Ab 400 atm wurde die Herzpulsation deutlich schwächer. Die Kontraktionswellen

erfaßten nur noch peripher den Herzschlauch. Nach der Dekompression setzte wenig später der Herzschlag wieder ein.

Junge Aalmuttern (*Zoarces viviparus*) reagierten auf 200 atm bei 5°C mit vorübergehender, schockartiger Reduktion der Herzfrequenz (vgl. Tab. 4). Drücke bis zu 100 atm bewirkten auch bei ihnen anfänglich Herzschlagbeschleunigungen.

Tabelle 3

Beispiele für die Herzfrequenz von *Gammarus duebeni* während der Erholung nach vorheriger Druckeinwirkung (400 bzw. 600 atm) bei 5°C in 15^{0/00} S. (Fortlaufende Messungen, Mittelwerte aus je 5—10 Einzelbestimmungen).
November 1966

Tier Nr. 6 Tiergröße: 13 mm Geschlecht: ♀ ¹⁾			Tier Nr. 2 Tiergröße: 15 mm Geschlecht: ♂		
Zeit min	Herzfrequenz Puls./min	Druck atm	Zeit min	Herzfrequenz Puls./min	Druck atm
0	75	0	0	65	0
2	77		2	66	
4	75		4	64	
6	71		6	62	
8	70		8	65	
10	71	0	10	66	0
10	11	400	10	0	600
15	6		15	0	
20	0		20	0	
40	0	400	40	0	600
40	0	0	40	0	0
42	77		42	0	
44	81		44	0	
46	88		46	0	
48	98		48	0	
50	100		50	0	
52	105		52	1—2	
54	107		54	60	
56	109		56	73	
58	111		58	44	
60	111		60	45	
62	111		62	44	
64	109		64	45	
66	113		66	46	
68	111		68	92	
70	111		70	92	
75	111		75	97	
80	115		80	100	
85	115		85	102	
90	113		90	100	
95	111		95	102	
100	113	0	100	102	0

¹⁾ Weibchen mit Eiern.

6. Sauerstoffverbrauch unter Druck

a. Kurzfristige Versuche

Die von FONTAINE (1927—30), insbesondere an Fischen, begonnenen Messungen der Stoffwechseländerungen unter Druck wurden an marinen Evertebraten fortgesetzt. In kurzfristigen Druckversuchen von 30—60 Minuten Dauer erfolgte die Bestimmung des O_2 -Verbrauches zahlreicher Exemplare von *Asterias rubens* aus der Nord- und Ostsee sowie von *Psammechinus miliaris*.

Tabelle 4

Beispiele für die Herzfrequenz von *Zoarces viviparus* (Jungfische) unter 50 oder 200 atm Druck bei 5°C in 15‰ S. (Fortlaufende Messungen, Mittelwerte aus je 5—10 Einzelbestimmungen). November 1966

Tier Nr. 8 Tiergröße: 32 mm			Tier Nr. 4 Tiergröße: 40 mm		
Zeit min	Herzfrequenz Puls./min	Druck atm	Zeit min	Herzfrequenz Puls./min	Druck atm
0	32	0	0	39	0
2	31		2	38	
4	32		4	39	
6	33		6	38	
8	33		8	38	
10	32	0	10	37	0
10	38	50	10	0	200
12	37		12	28	
14	34		14	28	
15	33		15	26	
20	32		20	13	
25	32		25	13	
30	33		30	12	
35	33		35	11	
40	32	50	40	12	200
40	0	0	40	0	0
41	35		41	20	
42	36		42	21	
44	33		44	18	
45	32		45	17	
50	33		50	16	
55	32		55	15	
60	31		60	16	
65	32		65	15	
70	31	0	70	17	0

Die prozentualen Änderungen des O_2 -Verbrauches von Ostsee-Seesternen unter Druckeinwirkung (je 30 Minuten) lassen folgendes erkennen: Bereits bei 50 atm (entsprechend ca. 500 m Wassertiefe) sank die Stoffwechselintensität im Mittel um 10%. Steigende Drücke bewirkten eine weitere Abnahme des O_2 -Verbrauches. Das Maximum war mit ca. — 48% bei 300 atm erreicht. Höhere Drücke riefen nur noch unwesentliche Änderungen hervor. Lediglich bei 600—800 atm, die schon stärker schädigend wirkten,

aber in der gewählten Kompressionszeit noch nicht letal waren, verringerte sich die O_2 -Veratmung um weitere 3—6%.

Der O_2 -Verbrauch von *A. rubens* und *P. miliaris* zeigte unter Druckeinfluß (je 60 Minuten) deutliche Unterschiede (vgl. Abb. 11). *P. miliaris* erwies sich als die wesentlich resistenter Art. Ein deutlicher Abfall der Atmung trat in diesem Falle erst bei 200 atm auf. Exemplare von *A. rubens* aus der Nord- und Ostsee ließen unter Druck annähernd die gleichen Stoffwechseländerungen erkennen. Bei 500 atm zeigt die Atmung beider Populationen einen Rückgang um 60%. Der gleiche Wert wurde bei *P. miliaris* erst durch 700 atm erreicht.

Vermutlich ist der relativ frühzeitige Rückgang der Stoffwechselintensität bei *A. rubens* auch durch Retraktion der Saugfüßchen sowie durch Verengung der Ambulakralfurchen bedingt. MEYER (1935) konnte nachweisen, daß die Saugfüßchen des Ambulakralsystems bis zu 50% an der Gesamt- O_2 -Aufnahme der Seesterne teilhaben. Auch bei *P. miliaris* waren die verästelten Kiemen nach Druckeinwirkung mehr oder weniger tief in die Leibeshöhle zurückgezogen.

b. Langfristige Versuche

Zunächst wurde der Atmungsverlauf mariner Evertibraten unter stufenweise steigenden Drücken ermittelt (vgl. Abb. 15). Jeweils nach 3 Stunden wurde der Druck bei konstantem Seewasserdurchfluß um 100 atm angehoben. Darüber hinaus wurde aber auch der O_2 -Verbrauch bei langfristiger, konstanter Druckeinwirkung bis über 10 bis 24 Stunden in strömendem Meerwasser gemessen (vgl. Abb. 16 und 17).

Carcinus maenas reagierte auf 100 atm Druckerhöhung mit anfänglicher, vorübergehender Atmungssteigerung. Der höchste O_2 -Verbrauch wurde durchschnittlich nach $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden unter Druck gemessen. Diese Stoffwechselintensität hielt für 2— $2\frac{1}{2}$ Stunden an. Dann erst setzte Rückkehr zur Norm ein. Bei langfristiger Druckeinwirkung (100 atm) traten später noch mehrfach kleinere Aktivitätssteigerungen auf. Erhöhung auf 200 atm leitete eine erneute, zum Teil noch stärkere Aktivitätszunahme ein. Bei anhaltendem Druck fiel der O_2 -Verbrauch jedoch auf ein tieferes Niveau ab. Ganz anders verhielten sich Strandkrabben mit anfänglich hohem O_2 -Verbrauch. Sie reagierten auf Druckerhöhung mit vorübergehender, schockartiger Atmungsverringering. Bei anhaltendem Druck folgte eine langsame Erholung mit Atmungssteigerung. Weitere Druckerhöhung auf 300 atm bewirkte einen steilen Abfall bis unter die Norm.

Hyas araneus zeigte unter Druckeinfluß ähnliche Stoffwechseländerungen wie *C. maenas*. Insgesamt waren jedoch die Steigerungen des O_2 -Verbrauches geringer. Bei 200 atm wurden höhere Werte erreicht als bei 100 atm. Der Abfall bei 300 atm führte nach 3 Stunden nur bis auf die Höhe der Norm, er war geringer als bei *C. maenas*.

Garnelen (*Crangon crangon*) waren sehr druckempfindlich. Sie reagierten bereits auf 100 atm mit einem erheblichen, vorübergehenden Atmungsrückgang. Es folgte ein stetiger Wiederanstieg, der nach $7\frac{1}{2}$ Stunden unter Druck seine höchsten Werte, nicht aber die Ausgangsnorm, erreichte. Ein erneuter Abfall schloß sich an. Drei von sechs Garnelen erholten sich nach dem Experiment nicht wieder.

Wie bei den untersuchten Krebsen zeigte sich auch bei *Nereis diversicolor* ein signifikanter Einfluß des hydrostatischen Druckes auf die Stoffwechselintensität. Der Druck-

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 9)

Abb. 15: Beispiele für die Wirkung eines stufenweise steigenden Druckes (100—300 atm) auf den O_2 -Verbrauch mariner Wirbelloser aus der Ostsee ($15\frac{0}{100}$ S u. 14° C) und aus dem Kattegat ($30\frac{0}{100}$ S u. 11° C). Mai—September 1967

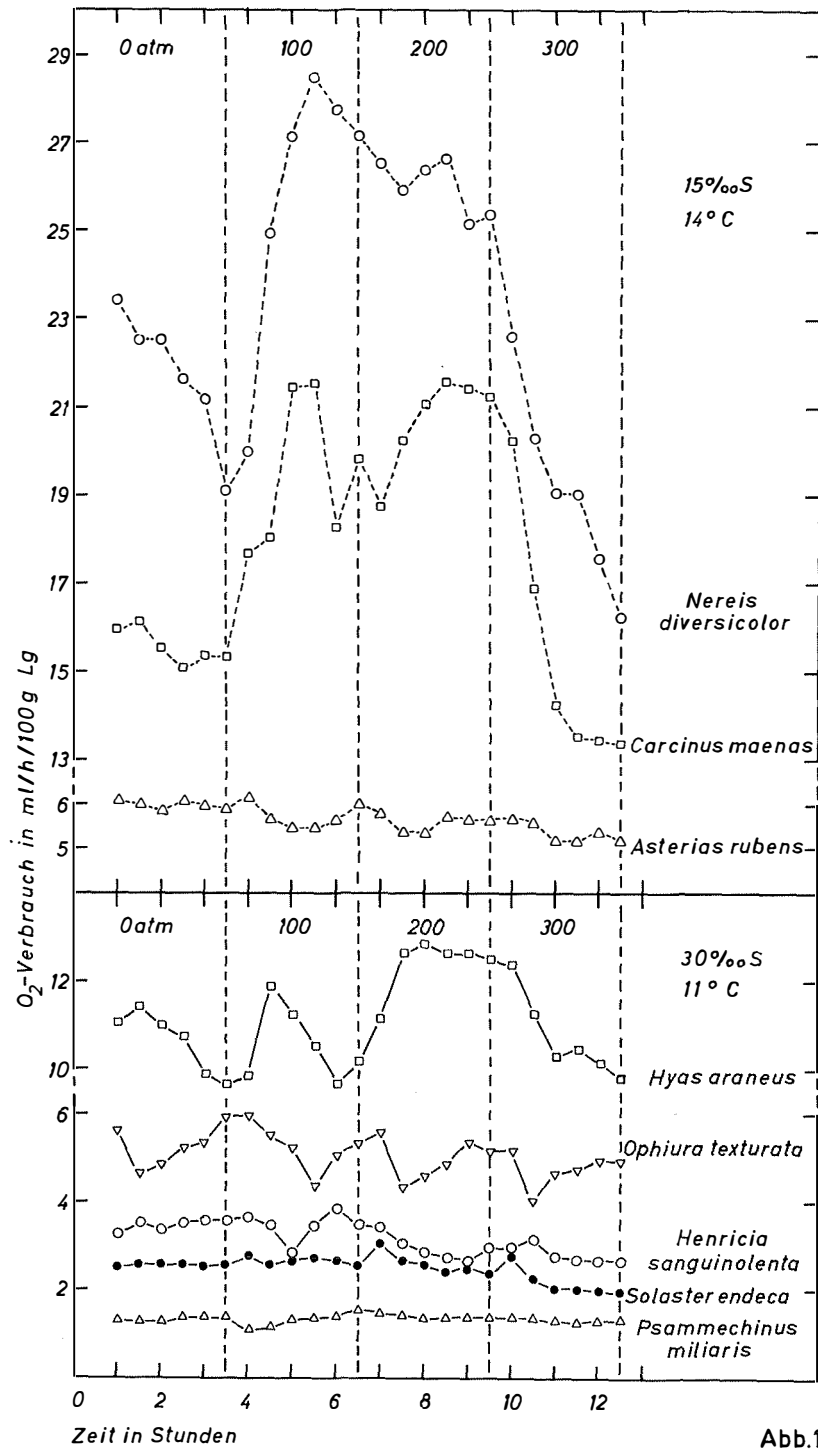
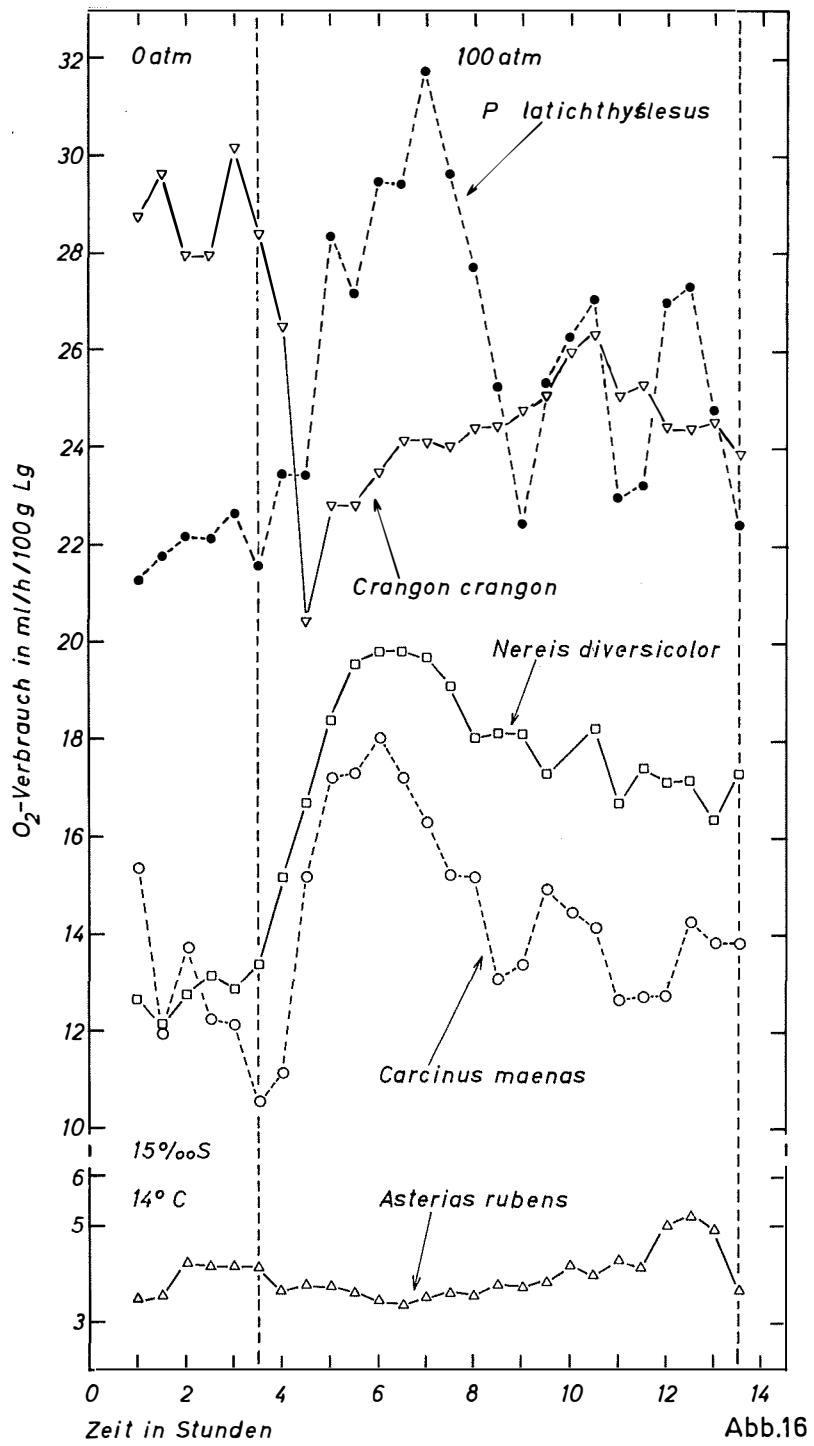


Abb.15

Tafel 9 (zu V. Naroska)



Tafel 10 (zu V. Naroska)

steigerung auf 100 atm folgte eine Zunahme des O₂-Verbrauches. Bei anhaltendem Druck fiel jedoch die Atmung langsam ab. Sie war auch noch nach 10 Stunden Druckeinwirkung gegenüber der Norm beträchtlich erhöht. Weitere Drucksteigerung von 100 auf 200 atm rief eine relativ geringe Abnahme der erhöhten Atmungsintensität hervor. Direkte Drucksteigerung auf 200 atm bewirkte Aktivitätszunahme mit folgendem langsamem Rückgang bei anhaltendem Druck. Bei 300 atm fiel der O₂-Verbrauch rasch ab.

Die Atmungsintensität junger Flundern (*Platichthys flesus*) zeigte bei 100 atm einen ähnlichen Verlauf wie bei *C. maenas* unter gleichen Bedingungen. Das Maximum wurde

Tabelle 5

Einfluß des hydrostatischen Druckes auf den O₂-Verbrauch von *Henricia sanguinolenta* in fließendem Meerwasser (Durchflußgeschw.: 0,587 l/h) von 30‰ S und 11°C. Juli 1967

Geschlecht: ♂ ♀ ♀ ♀
 Lebendgewicht (Lg): 18,63 g 20,98 g 3,12 g 3,19 g
 Radius (R): 5,6 cm 6,2 cm 3,3 cm 3,4 cm

Abstand zwischen den Einzelmessungen: 30 Minuten

Zeit	O ₂ -Verbrauch		Hydrost. Druck atm	
	h	ml O ₂ /h		ml O ₂ /h/100 g Lg
		1,05	2,28	0
1		1,07	2,34	0
		1,09	2,38	0
2		1,06	2,31	0
		1,12	2,43	0
3		1,19	2,58	0
		0,97	2,11	200
4		0,93	2,02	200
		0,88	1,92	200
5		0,86	1,88	200
		0,85	1,84	200
6		0,88	1,91	200
		0,88	1,92	200
7		0,86	1,87	200
		0,88	1,92	200
8		0,86	1,88	200
		0,92	2,01	200
9		0,90	1,96	200
		0,86	1,88	200
10		0,96	2,10	200
		0,97	2,11	200
11		0,94	2,05	200
		0,93	2,03	200
12		0,93	2,03	200
		0,95	2,06	200
13		0,96	2,08	200

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 10)

Abb. 16: Beispiele für den Einfluß einer langfristigen Druckeinwirkung (100 atm) auf den O₂-Verbrauch mariner Wirbelloser und Fische. Mai—September 1967

jedoch erst nach 4 Stunden erreicht. Die unter Druck auch noch nach Stunden wiederholt einsetzenden kleineren Stoffwechselsteigerungen waren bei *P. flesus* stärker ausgeprägt. Sie hielten jeweils 1—1½ Stunden an, ehe „Ermüdung“ mit Rückkehr zur Norm folgte.

Die Atmung von *Ophiura texturata* ließ dagegen bei stufenweiser Druckerhöhung insgesamt nur geringfügige Änderungen erkennen. Nach jeder Drucksteigerung verringerte sie sich zunächst, stieg dann jedoch bei anhaltendem Druck allmählich wieder an. Man könnte vielleicht von „Schockwirkungen“ sprechen, die durch die Druckerhöhungen jedesmal wieder hervorgerufen wurden.

Exemplare der ausgesprochen eurybathen *Henricia sanguinolenta* zeigten bei stufenweise steigenden Drücken ähnliche, aber etwas geringere Stoffwechselreaktionen wie *O. texturata*. Bei 200 und 300 atm erfolgte eine schwache Abnahme der Stoffwechselintensität, die bei direkter Druckerhöhung (vgl. Abb. 18 und Tab. 5) noch deutlicher hervortrat, jedoch stets relativ geringer war als bei *Asterias rubens*.

Auch der O₂-Verbrauch von Sonnensternen (*Solaster endeca*) änderte sich unter Druck nur wenig. Im Gegensatz zu den untersuchten anderen Echinodermenarten traten jedoch in diesem Falle bei allen drei Druckstufen anfangs kurzfristige Atmungssteigerungen auf.

Als sehr druckresistent erwiesen sich wiederum die Strandigel (*Psammechinus miliaris*). Ihr O₂-Verbrauch blieb bei stufenweise steigenden Drücken von 100—300 atm annähernd gleich.

Nach direkter Druckerhöhung auf 200 und 300 atm folgte einem kurzfristigen Abfall ein kontinuierlicher Wiederanstieg der Atmung, der zum Teil auch nach 10 Stunden Versuchsdauer noch nicht beendet war.

Seesterne (*Asterias rubens*) senkten nach stufenweiser Druckerhöhung ähnlich wie auch *Ophiura texturata* und *Henricia sanguinolenta* vorübergehend ihren O₂ Verbrauch. Während eines 10-stündigen Experimentes traten unter 100 atm nur geringfügige Änderungen auf. Bei dem in Abb. 16 dargestellten Beispiel erhöhte sich sogar die Atmung geringfügig gegen Versuchsende. Diese Steigerung war aber vielleicht nicht auf den Druckeinfluß zurückzuführen. Anders bei Druckerhöhung auf 200 und 300 atm: In diesen Fällen sank die Atmung merklich, noch etwas stärker bei 400 atm. Der O₂-Verbrauch der bei stufenweiser Druckerhöhung auf 200 und 300 atm nur wenig unterhalb der Norm lag, stieg nach deutlichem Rückgang in den langfristigen Versuchen bei gleichen Drücken oft allmählich wieder an. Ca. 24 Stunden nach der Einwirkung von 400 atm hatten sich fast alle Tiere vollständig erholt. Dagegen konnte ich nach 600 atm bei 10-stündiger Druckdauer keine Reaktivierung unter Normalbedingungen beobachten.

In den nun folgenden Untersuchungen wurde der O₂-Verbrauch von Ostseemiescheln (*Mytilus edulis*) unter Druck zunächst an den intakten Tieren und nach 48 Stunden Erholung an denselben Tieren mit durchschnittlichem großen Adduktormuskel gemessen. Das Durchtrennen des Schließmuskels erfolgte ohne wesentliche Verletzung anliegender Gewebepartien. Durch diese Versuche sollte analysiert werden, inwieweit zunächst bei völlig intakten Tieren der O₂-Verbrauch unter Druck durch die Tätigkeit der Schalenschließmuskulatur reguliert wird. Damit sollte dann die Atmung der Muscheln mit ausgeschaltetem Adduktormuskel unter gleichem Druckeinfluß verglichen werden (vgl. Abb. 19).

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 11)

Abb. 17: Beispiele für den O₂-Verbrauch mariner Wirbelloser unter langfristiger Druckeinwirkung (200 atm). Mai—September 1967

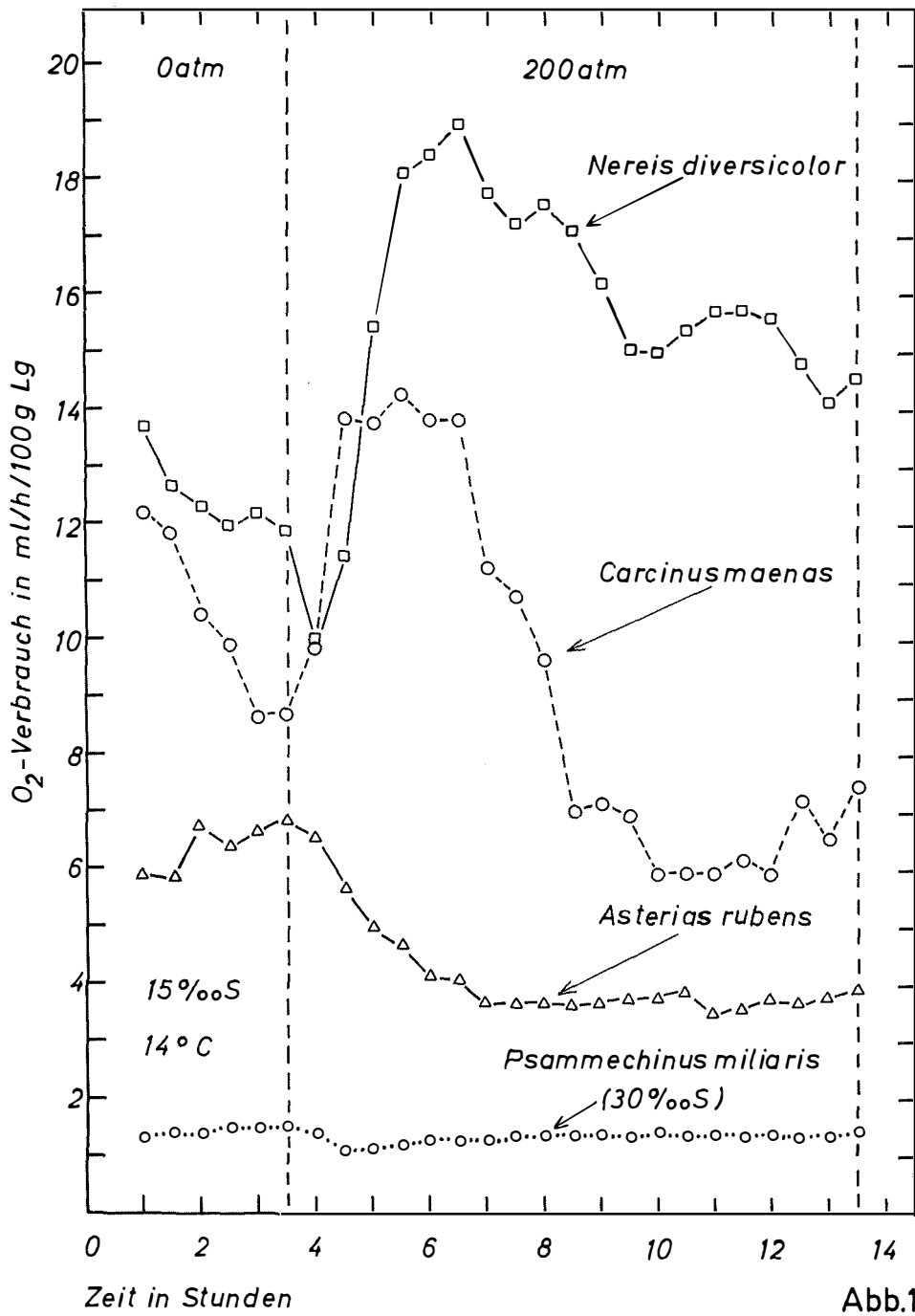
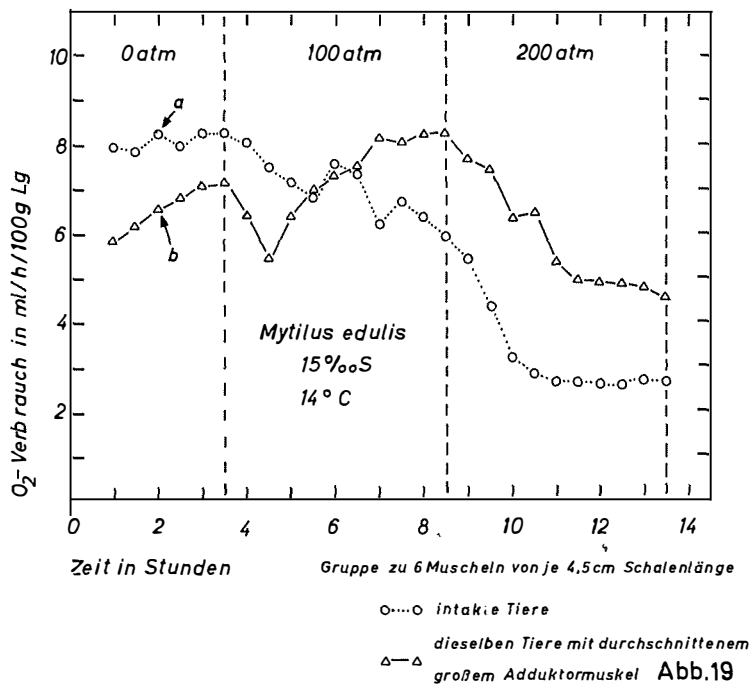
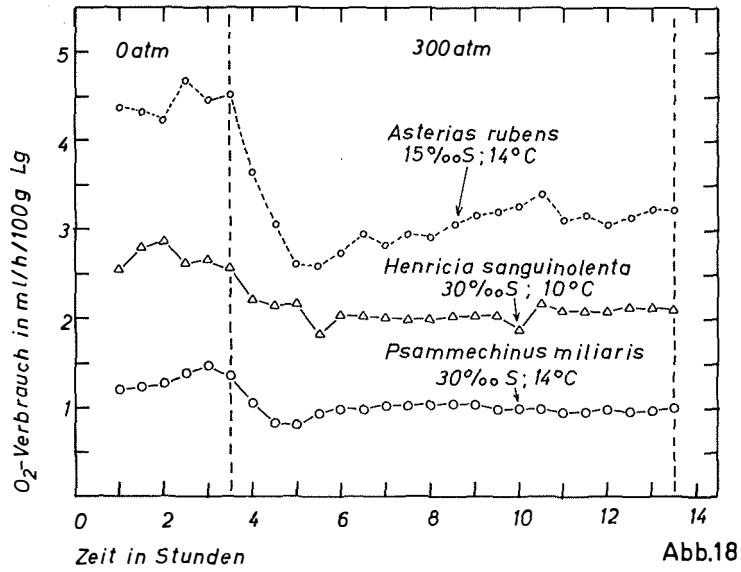


Abb.17

Tafel 11 (zu V. Naroska)



Tafel 12 (zu V. Naroska)

Nach anfänglich konstantem O₂-Verbrauch unter Atmosphärendruck bewirkten 100 atm eine fortschreitende Minderung der Atmungsintensität. Die Schwankungen insbesondere nach 2—2¹/₂ Stunden Druckeinwirkung waren vermutlich auf den unterschiedlichen Öffnungsgrad der Schalen zurückzuführen. Druckanstieg auf 200 atm rief eine weitere Stoffwechselreduktion hervor. Die Atmung stellte sich dann auf ein relativ konstantes Niveau ein.

Tiere mit durchschnittlichem Adduktormuskel reagierten dagegen (ähnlich wie einige Echinodermen) auf 100 atm mit einem anfänglichen Rückgang des O₂-Verbrauches. Die Atmungsintensität stieg dann unter konstantem Druck wieder auf die Ausgangsnorm der intakten Miesmuscheln an. 200 atm senkten den O₂-Verbrauch beträchtlich. Insgesamt wurde jedoch ein höheres Niveau erreicht als bei den intakten Tieren.

Es ist also anzunehmen, daß bereits bei 100 atm die Miesmuscheln mit intakten Schließmuskeln ihre Schalenöffnung verringern. Dadurch wird die Gesamtatmung gedrosselt, obwohl die Atmung der vorbehandelten offenen Muscheln bei gleichem Druck zunächst zumindest weniger gehemmt wird.

7. Druckadaptationsversuche

Als ein wichtiges Problem der Druckphysiologie stellt sich die Frage, ob es möglich ist, relativ euryöke Arten der Schelf-Gebiete in langfristigen Versuchen an permanent hohe hydrostatische Drücke anzupassen. Als ersten Schritt zur Klärung dieses Problems wurden der O₂-Verbrauch unter langfristiger Druckeinwirkung gemessen. Die eurybathe Echinodermenart *Henricia sanguinolenta* war ein geeignetes Versuchsobjekt. *Henricia* dringt in Tiefen bis zu 2450 m vor (STRESEMANN 1961). Ihr O₂-Verbrauch ging jedoch zunächst auch bei 200 und 300 atm zurück. Im weiteren Versuchsverlauf konnte ich jedoch einen langsamen Wiederanstieg feststellen, der bei Versuchsende (10 Stunden Druckdauer) noch nicht abgeschlossen war. Ähnliches traf auch in einigen Fällen für *Asterias rubens* zu (vgl. Abb. 18). *Psammechinus miliaris* zeigte demgegenüber grundsätzlich nur geringfügige Änderungen der Stoffwechselintensität unter Druck. Eine Verlängerung der Druckanpassungsversuche über Tage und Wochen könnten darüber Aufschluß bringen, ob diese Befunde schon als Adaptationserscheinungen zu werten sind. Für eine solche Interpretation sprechen vielleicht auch folgende Beobachtungen: 1. Echinodermen zeigten bei stufenweiser Druckerhöhung und jeweils längerer Druckanpassung geringere Atmungsänderungen als nach direkter Drucksteigerung und anhaltendem Druck. 2. Exemplare von *Carcinus maenas* und *Asterias rubens* ließen nach längerer, schrittweiser Druckzunahme (100—300 atm) in einigen Fällen nach diesen Experimenten eine vergleichsweise geringere Schädigung und schnellere Erholung erkennen als andere Exemplare, deren Druckresistenz in 1-stündigen Versuchen bei gleichen Drücken, aber vorsichtigem, direktem Druckaufbau ermittelt wurde.

In einem anderem Druckanpassungsversuch wurden über einen Zeitraum von 24 Stunden jeweils 12 Exemplare von *Littorina littorea* im strömenden Seewasser einem konstanten Druck von 200 atm ausgesetzt. Die O₂-Messungen erfolgten in 1-stündigen Intervallen. Nach dem Druckanstieg sank die Atmungsintensität relativ frühzeitig ab und erreichte nach 3—4 Stunden etwas mehr als die Hälfte der Norm. Auf dieser Höhe

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 12)

Abb. 18: O₂-Verbrauch von *Asterias rubens*, *Henricia sanguinolenta* u. *Psammechinus miliaris* unter 300 atm Druck

Abb. 19: O₂-Verbrauch von Miesmuscheln (*Mytilus edulis*) a) intakte Tiere; b) dieselben Exemplare nach 48 Stunden Erholung mit durchtrenntem großen Adduktormuskel unter stufenweise steigendem Druck (100, 200 atm). August—September 1967

hielt sich der O₂-Verbrauch während der verbleibenden 20—21 Stunden. Schon einige Stunden nach der Dekompression zeigten fast alle Tiere wieder erste Aktivität (Hervorstrecken der Fühler und Kontraktion bei Berührung).

IV. Diskussion

Evertebraten und Teleosteer der Nord- und Ostsee tolerierten in kurz- und langfristigen systematischen Versuchen unterschiedlich hohe Drücke. Im wesentlichen decken sich die gefundenen Werte größenordnungsmäßig mit ähnlichen Einzelbeobachtungen von REGNARD (1884—1891), FONTAINE (1930) und EBBECKE (1935b). KITCHING (1957a) fand auch bei Flagellaten und Ciliaten vermutlich artbedingte Unterschiede. Dagegen lassen die untersuchten Muschel- und Schneckenarten nur geringe Differenzen der Druckresistenz erkennen. Wahrscheinlich treten bei ihnen erst nach längerer Druckeinwirkung die artfixierten Resistenzgrenzen hervor. *Mytilus edulis* (Nordsee) war um 450—500 atm druckresistenter als *M. edulis diengensis* (Pazifik) (vgl. MENZIES u. WILSON 1961) bei gleicher Druckdauer. Diese Differenz könnte einerseits in den verschiedenen Methoden begründet sein (schädigende Temperaturänderungen beim Hinablassen von *M. edulis diengensis* in die Tiefe). Aber auch ein Einfluß genetisch-physiologischer Rassenunterschiede auf die Druckresistenz wäre denkbar.

Die Resistenzuntersuchungen der vorliegenden Arbeit bestätigen, daß die Druckempfindlichkeit mit zunehmender Organisationshöhe ansteigt, d. h., daß z. B. Fische und dekapode Krebse im allgemeinen weniger Druck vertragen als Coelenteraten oder Mollusken (REGNARD 1884—1891, EBBECKE 1935b, MENZIES u. WILSON 1961). In dem hadralen Benthos wurden bisher vorwiegend Vertreter der als primitiv geltenden Coelenteraten, Mollusken und Echinodermen angetroffen (ZENKEWITCH 1954, FILATOVA 1960, WOLFF 1960). Es ist denkbar, daß insbesondere die höher organisierten, physiologisch stärker differenzierten Meerestiere auf Grund auch einer allgemeinen höheren Stoffwechselintensität druckempfindlicher sind. EBBECKE (1944) hob in ähnlichem Zusammenhang die relativ geringe Druckresistenz sehr stoffwechselintensiver Gewebe hervor.

Da die meisten von PONAT (1967) und von mir untersuchten Arten ausgesprochene Litoralformen sind (Wassertiefe: ca. 0—500 m), ist m. E. die von PONAT geäußerte Vermutung, daß sich hier bereits Beziehungen zwischen der Tiefenverbreitung dieser Arten und ihrer Druckresistenz erkennen lassen, bei den geringen Unterschieden der Fundorttiefen nicht zwingend. Über die tatsächlichen Druckresistenzbereiche der Arten können nur langfristige Druckversuche Aufschluß geben, durch die sich auch gleichzeitig erweisen kann, ob Adaptation an Druck möglich ist.

Der Temperatureinfluß auf die Druckresistenz mariner Organismen wurde in vielen Arbeiten älterer Autoren (REGNARD 1884—1891, FONTAINE 1927—30, EBBECKE 1935) nicht berücksichtigt. Da aber die Temperatur über den Stoffwechsel sehr großen Einfluß auf den gesamten Ablauf der Lebensvorgänge nimmt, war auch eine Auswirkung auf die Druckresistenz wahrscheinlich.

SCHLIEPER (1963a, b) und PONAT (1967) haben beim isolierten Kiemengewebe von *Mytilus edulis* in der Wärme (15° bzw. 20°C) eine höhere Druckresistenz festgestellt als bei niedrigeren Wassertemperaturen (5° bzw. 10°C). Daraus schloß SCHLIEPER: „Die Tiefseebewohner würden es wesentlich leichter haben, bei den dort herrschenden hohen Wasserdrücken zu existieren, wenn die Wassertemperatur in diesem Bereich nicht so niedrig wäre.“ BROWN (1934b), MARSLAND u. BROWN (1942), MARSLAND u. LANDAU (1954), LANDAU, ZIMMERMAN u. MARSLAND (1954), MARSLAND (1956, 1957), KITCHING (1957b) erklärten die Druckwirkungen auf das Protoplasma von Protozoen, auf Echinodermeneier, aber auch auf Fischchromatophoren (MARSLAND 1944) durch Verlagerung des Sol-Gel-Gleichgewichtes in Richtung der Solbildung. Eine Temperaturerhöhung

wirkte sich in ihren Versuchen antagonistisch zum Druck zugunsten der Gelbildung und der strukturellen Stabilität des Protoplasmas aus.

Meinen Untersuchungen an intakten Individuen von *Gammarus oceanicus*, *G. duebeni* und *Crangon crangon* ging eine langfristige Adaptation an verschiedene Temperaturstufen (5°, 15° und 20°C) voran. Anschließend konnte ich in jedem Falle innerhalb des ökologischen Temperaturbereiches bei 5°C eine geringere Druckempfindlichkeit beobachten. Wahrscheinlich spielt aber bei der Abhängigkeit der Druckresistenz von der Temperatur auch die Lage des artspezifischen Temperaturoptimums eine wichtige Rolle.

LANDAU u. MARSLAND (1950, 1952) experimentierten mit schlagenden Herzpräparaten von Kaulquappen (*Rana pipiens*) bei verschiedenen Temperaturen. Im Gegensatz zum Herzschlag intakter Gammariden zeigte das Herz dieser Amphibien selbst bei Druckerhöhung auf 600—700 atm noch vorübergehende Frequenzbeschleunigung. LANDAU u. MARSLAND stellten nur bei relativ niedrigen Außentemperaturen (5—13°C) nach der Dekompression einen raschen Wiederanstieg der Herzfrequenz fest. Dieser verzögerte sich beträchtlich bei Zimmertemperatur. Ich konnte nach Dekompression bei meinen Versuchstieren bei 5° u. 20—21°C eine schnelle Erholung und eine die Norm weit übersteigende Herzschlagbeschleunigung messen, die bei Zimmertemperatur eher abklang. Die Höhe der vorübergehenden Frequenzsteigerungen unter Druck ist dagegen von der Ausgangsaktivität der Tiere, also auch von der Temperatur, abhängig. Bei anfänglich hoher Herzfrequenz und Zimmertemperatur erfolgt unter Druck nur noch eine geringe weitere Zunahme, in vielen Fällen bei erhöhten Drücken sogar ein kurzfristiger „Herzblock“ mit stark verminderter Frequenz. Nach LANDAU u. MARSLAND (1952) verursacht Druckeinwirkung auf Herzpräparate von Kaulquappen bei niedrigen Temperaturen eine Verzögerung des Herzschlages, bei höheren Temperaturen über 16°C dagegen eine auffällige Frequenzsteigerung.

Erhöhte osmotische Konzentration im Außenmedium, an die die Gammariden mehrere Tage voradaptiert waren, bewirkte eine „unspezifische“ Steigerung der Druckresistenz. Unter gleichen Bedingungen konnte PONAT (1967) an isoliertem Kiemen- gewebe von *Mytilus edulis* eine Verlängerung der Cilienschlagdauer während der Druckeinwirkung beobachten.

Es war bei meinen Untersuchungen unwesentlich, ob die Salinität durch Aufsätzen von Ostseewasser oder ob der osmotische Wert durch Glycerinzusatz angehoben wurde. Andererseits bewirkte eine Glucosezugabe eine Druckresistenzminderung. Eine Erklärung dieser Befunde könnte in einer Veränderung der zwischenmolekularen Kräfte mit struktureller Stabilisierung des Protoplasmas (THEEDE 1965) durch hohe Salzkonzentrationen gesehen werden. Nach BÜNNING (1948), SCHLIEPER (1952), CHRISTOPHERSEN u. PRECHT (1953) sind auch Veränderungen des plasmatischen Quellungs- zustandes durch Änderung der äußeren osmotischen Konzentration anzunehmen, durch die sich gleichzeitig das Gleichgewicht von freiem und gebundenem Wasser im zwischenmolekularen Raum verlagert. Diese Unterschiede sind vermutlich mit für die gefundenen Resistenzunterschiede verantwortlich.

Die Untersuchungen zum Verlauf der Herzfrequenz unter steigender Druckeinwirkung ergaben bei bereits geringen Drücken vorübergehende Akzelerationen. Sie erreichten bei Gammariden bei 100—250 atm ihre höchsten Werte. Aber auch schon relativ kleinere Drucksteigerungen bewirkten kurzfristige Unruheperioden mit Zunahme der Herzfrequenz. Diese Beobachtungen decken sich mit ähnlichen Befunden von EDWARDS u. CATTELL (1928) an isolierten Frosch- und Schildkrötenherzen. 60 atm erhöhten sowohl die Herzfrequenz als auch die Amplitude des Herzschlages. Die folgende Dekompression rief eine vorübergehende Abnahme der Schlagzahl hervor. Ähnliche Beobachtungen beschrieben auch PEASE u. KITCHING (1939) vom Cilienschlag der *Mytilus*

edulis-Kiemen. Bei längerer Einwirkung relativ geringer Drücke kann die Herzfrequenz auf die Norm zurückgehen. Daraus folgerten EDWARDS u. CATTEL: „There is evidence in each instance of some adaptation to pressure for when the state of compression is maintained for several minutes the height of contraction declines and the rate slows.“ Gleiches konnte ich an der Herzfrequenz intakter Gammariden unter 100 atm beobachten. Bei noch höheren Drücken (≥ 200 atm) war jedoch eine Rückkehr zur Ausgangsfrequenz nicht festzustellen (kontinuierliche Abnahme).

In enger Beziehung zur Herzfrequenz steht als Maß für die Stoffwechselintensität der O_2 -Verbrauch der Tiere. FONTAINE's (1927—30) kurzfristige Druckeinwirkungen auf Fische und Krebse riefen zum Teil beträchtliche Atmungssteigerungen hervor. Allerdings lassen sich diese Ergebnisse, wie meine Versuche an Mollusken und Echinodermen zeigen, nicht verallgemeinern. Die anfänglichen Steigerungen der Gesamtaktivität barophober Crustaceen und Fische sind wahrscheinlich nicht allein als eine spezifische Reaktion der Gewebe auf relativ geringe Drücke zu werten. Es ist auch denkbar, daß durch Druckerhöhungen (-änderungen) über das Nervensystem hervorgerufene Flucht- und Schreckreaktionen vorübergehend eine Zunahme der Stoffwechselintensität auslösen, ähnlich den Wirkungen einfacher taktiler Reize (vgl. EBBECKE 1935 b). Echinodermen und Mollusken reagieren auf stärkere mechanische Reize, aber auch auf Druckreizung, mit Retraktion der Saugfüßchen (Respirationsorgane) bzw. des Weichkörpers und mit Schalenschluß. Die bei ihnen gemessenen frühzeitigen Verminderungen des O_2 -Verbrauches unmittelbar nach der Druckerhöhung sind vermutlich in diesem Sinne zu werten. PEASE u. KITCHING (1939) konnten auch eine kurzfristige aktivitätssteigernde Druckwirkung am Cilienschlag von Miesmuschelkiemen nachweisen. Sie bleibt jedoch für die Änderungen des Gesamtstoffwechsels dieser Versuchstiere unter anhaltendem Druck von geringerer Bedeutung. Die Wirkung langfristiger hoher hydrostatischer Drücke ist in einer Stoffwechselhemmung zu sehen, wahrscheinlich über Enzyminaktivierungen im Bereich des intermediären Stoffwechsels.

Bei jungen Plattfischen (*Platichthys flesus*) und *Carcinus maenas* traten unter 100 atm nach anfänglich stärkerer Zunahme des O_2 -Verbrauches bei anhaltendem Druck noch weitere periodische, schwächere Atmungssteigerungen auf.

Langfristige Druckversuche, insbesondere an den druckresistenteren Echinodermen, haben gezeigt, daß sich der O_2 -Verbrauch auf ein bestimmtes, etwa gleichbleibendes, tieferes Niveau einstellte oder z. T. sogar unter Druck langsam wieder anstieg. Die Atmung lag bei stufenweiser Druckerhöhung auf 200 und 300 atm nur wenig unterhalb der Norm. Barophile und eurybathe Arten müßten also in größeren Tiefen unter hohem Wasserdruck auf Grund physiologischer Adaptationen in der Lage sein, entweder bei vergleichsweise reduzierten Stoffwechselprozessen zu existieren oder ihre eigene Stoffwechselintensität wieder für die Dauer auf die artspezifische Norm zu erhöhen. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß die stenothermen Kaltwasserarten, zu denen auch die Tiefseebewohner gezählt werden müssen, auf Grund genetischer Anpassungen entgegen der Van't Hoff'schen Regel bei niedrigen Wassertemperaturen eine relativ erhöhte Atmungsintensität aufweisen (SCHLIEPER 1966). Eine ähnliche genetische Anpassung stenotherm-barophiler Tiefseearten an permanente, sehr hohe Wasserdrücke ist zu vermuten. ZOBELL u. JOHNSON (1949) konnten Tiefseebakterien mehrere Jahre bei 4°C und Atmosphärendruck halten, ohne daß diese ihre barophilen Eigenschaften verloren (genetische Anpassung). Es bleibt auch noch die Frage offen, welche Mechanismen es den eurybathen Meerestieren, wie z. B. *Neptunea islandica* oder *Henricia sanguinolenta*, ermöglichen, sowohl in flacherem Wasser (30—40 m) als auch in größeren Tiefen (3000 m) zu leben. Der im Experiment bei langfristiger Druckeinwirkung (200, 300 atm) beobachtete langsame Wiederanstieg des O_2 -Verbrauches einiger relativ eurybather

Echinodermen könnte als individuelle, nichtgenetische Druckadaptation gewertet werden. Auch die in diesem Falle bei stufenweiser Druckerhöhung und anhaltendem Druck nur relativ geringen Atmungsänderungen weisen in die gleiche Richtung.

Die durch hohen Druck von einigen hundert Atmosphären beeinflussten biochemischen Mechanismen sind vermutlich in den Enzymreaktionen des Protoplasmas zu suchen. Auf die Bedeutung enzymatischer Prozesse, die durch die Bildung aktiver Enzym-Substrat-Komplexe mit Volumenzunahme und Molekülfaltung charakterisiert sind, und deren Empfindlichkeit gegenüber hohen hydrostatischen Drücken haben bereits JOHNSON, EYRING, POLISSAR 1954, MORITA u. ZOBELL 1956, MORITA u. HOWE 1957, MORITA u. MATHEMEIER 1964 hingewiesen. Nach neueren Untersuchungen über Aktivität, Wachstum und Vermehrung von Bakterien und Bakteriophagen unter Druck (BERGER 1959, ZOBELL u. COBET 1962, HEDEN 1964, RUTBERG 1964) wird die hemmende Wirkung hoher hydrostatischer Drücke auch im Zusammenhang mit tiefgreifenden Einflüssen auf die DNS- und RNS-Synthese gesehen, über deren Mechanismen bislang keine exakten Aussagen gemacht werden können. Bei diesen Abläufen spielt neben der Druckhöhe auch die Kompressionsdauer eine sehr wichtige Rolle.

Künftig könnten außer weiteren molekularbiologischen Untersuchungen über die Druckwirkungen auch langfristige Druckadaptationsexperimente mit eurybathen und barophilen Meerestieren von großem Interesse sein.

Literaturverzeichnis

- BEADLE, L. C. and CRAGG, J. B. (1940): Osmotic regulation in freshwater animals. *Nature*, London 176. — BERGER, L. R. (1959): The effects of hydrostatic pressure on cell wall formation. *Bacteriol. Proc.*, p. 129. — BÜNNING, E. (1948): Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. In: *Lehrb. der Pflanzenphysiologie*, 2. u. 3. Band. Berlin, Göttingen, Heidelberg. — BRONK, J. R., HARVEY, E. N. and JOHNSON, F. H. (1952): The effects of hydrostatic pressure on luminescent extracts of the ostracod crustacean, *Cypridina*. *Journ. Cell. Comp. Physiol.* 40, 347—365. — BROWN, D. E. S. (1931): Pressure and the dynamics of cardiac muscle. *Amer. Journ. Physiol.* 97, 508. — BROWN, D. E. S. (1934a): The pressure-tension-temperature relation in cardiac muscle. *Amer. Journ. Physiol.* 109, 16. — BROWN, D. E. S. (1934b): The pressure coefficient of viscosity in the eggs of *Arbacia punctulata*. *Journ. Cell. Comp. Physiol.* 5, 335—346. — BROWN, D. E. S., JOHNSON, F. H. and MARSLAND, D. A. (1942): The pressure-temperature relations of bacterial luminescence. *Journ. Cell. Comp. Physiol.* 20, 151—168. — CATTELL, McK. (1936): The physiological effects of pressure. *Biol. Rev.* 11, 441—476. — CATTELL, McK. and EDWARDS, D. J. (1930): The influence of hydrostatic pressure on the contraction of cardiac muscle in relation to temperature. *Amer. Journ. Physiol.* 93, 97—104. — CHRISTOPHERSEN, J. und PRECHT, H. (1953): Die Bedeutung des Wassergehaltes der Zelle für Temperaturanpassungen. *Biol. Zbl.* 72, 104—119. — DAHL, F. (1928): Krebstiere oder Crustacea. In: *Die Tierwelt Deutschlands*. Gustav Fischer Verlag, Jena. — DRAPER, J. W. and EDWARDS, D. J. (1932): Some effects of high pressure on developing marine forms. *Biol. Bull.* 63, 99—107. — EBBECKE, U. (1935a): Über die Wirkung hoher Drücke auf Herzschlag und Elektrokardiogramm. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.* 236, 416—426. — EBBECKE, U. und HASENBRING, O. (1935b): Über die Wirkung hoher Drücke auf marine Lebewesen. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.* 236, 648—657. — EBBECKE, U. (1935c): Das Verhalten von Paramaecien unter der Einwirkung hohen Druckes. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.* 236, 658—661. — EBBECKE, U. und HASENBRING, O. (1935d): Über die Kompressionsverkürzung des Muskels bei Einwirkung hoher Drücke. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.* 236, 405—415. — EBBECKE, U. (1936): Über das Verhalten des Zentralnervensystems (Rückenmark-frosch) unter Einwirkung hoher Drücke. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.* 237, 785—789. — EBBECKE, U. (1944): Lebensvorgänge unter Einwirkung hoher Drücke. *Ergebn. Physiol.* 45, 34—183. — EDWARDS, D. J. and CATTELL, McK. (1928): The stimulating action of hydrostatic pressure on cardiac function. *Amer. Journ. Physiol.* 84, 472—484. — EDWARDS, D. J. and CATTELL, McK. (1930): The action of compression on the contraction of heart muscle. *Amer. Journ. Physiol.* 93, 90—96. — ENRIGHT, J. T. (1962): Responses of an amphipod to pressure changes. *Journ. Comp. Biochem. Physiol.* 7, 131—145. — FILATOVA, S. A. (1960): Die Tiefsee-Bodenfauna des Stillen Ozeans. Die

Pyramide, Naturw. Zeitschr., Innsbruck, Nr. 4/1960, 8, 98—104. — FONTAINE, M. (1927): De l'influence des fortes pressions sur l'imbibition des tissus. Compt. rend. acad. sci. 184, 1198—1200. — FONTAINE, M. (1928): Les fortes pressions et la consommation d'oxygène de quelques animaux marins. Influence de la taille de l'animal. Compt. rend. soc. biol. 99, 1789—1790. — FONTAINE, M. (1929a): De l'augmentation de la consommation d'oxygène des animaux marins sous l'influence des fortes pressions. Ses variations en fonction de l'intensité de la compression. Compt. rend. acad. sci. 188, 460—461. — FONTAINE, M. (1929b): De l'augmentation de la consommation d'oxygène des animaux marins sous l'influence des fortes pressions. Ses variations en fonction de la durée de la compression. Compt. rend. acad. sci. 188, 662-663. — FONTAINE, M. (1929c): De l'influence comparée de la pression sur la respiration et la photosynthèse des algues. Compt. rend. soc. biol. 102, 912—914. — FONTAINE, M. (1930): Recherches expérimentales sur les réactions des êtres vivants aux fortes pressions. Ann. Inst. océanogr., Monaco, 8, 1—99. — FRIEDRICH, L. (1967): Experimentelle Untersuchungen zum Problem zellulärer nichtgenetischer Resistenzänderungen bei der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf. 23, 105—126. — GRIMPE und WAGLER (1942): Tierwelt der Nord- und Ostsee. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig. — HEDEN, C. G. (1964): Effects of pressure on microbial systems. Bacteriol. Rev. 28, 14—29. — HEILBRUNN, L. V. (1958): Grundzüge der allgemeinen Physiologie. VEB Deutscher Verl. d. Wissenschaft., Berlin. — HOHENDORF, K. (1963): Der Einfluß der Temperatur auf die Salzgehaltstoleranz u. Osmoregulation von *Nereis diversicolor* O. F. MUELL. Kieler Meeresf. 19, 196—218. — JOHNSON, F. H. and LEWIN, I. (1946a): The disinfection of *E. coli* in relation to temperature, hydrostatic pressure and quinine. Journ. Cell. Comp. Physiol. 28, 23—45. — JOHNSON, F. H. and LEWIN, I. (1946b): The influence of pressure, temperature, and quinine on the rates of growth and disinfection of *E. coli* in the logarithmic growth phase. Journ. Cell. Comp. Physiol. 28, 77—97. — JOHNSON, F. H., EYRING, H. and POLISSAR, M. J. (1954): The kinetic basis of molecular biology. Wiley, New York, 874 pp. — JAECKEL, S., jun. (1952): Zur Ökologie der Molluskenfauna in der westlichen Ostsee. Schrift. d. Naturw. Vereins Schl.-Holst., 26, 18—50. — KÄESTNER, A. (1965): Lehrbuch der speziellen Zoologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. — KINNE, O. (1952): Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ., V.: Untersuchungen über Blutkonzentration, Herzfrequenz und Atmung. Kieler Meeresf. 9, 134—150. — KINNE, O. (1954a): Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Salzgehaltes auf die Hitzeresistenz von Brackwassertieren. Zool. Anz. 152, 10—16. — KINNE, O. (1954b): Die Gammarus-Arten der Kieler Bucht. Zool. Jb. 82, 405—424. — KINNE, O. (1964): The effect of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II. Salinity and temperature-salinity relations. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 2, 281—339. — KITCHING, J. A. (1957a): Effects of high hydrostatic pressures on the activity of Flagellates and Ciliates. Journ. Exp. Biol. 34, 494—510. — KITCHING, J. A. (1957b): Effects of high hydrostatic pressures on Actinophrys sol (Heliozoa). Journ. Exp. Biol. 34, 511—517. — KNIGHT-JONES, E. M. and MORGAN, E. (1966): Responses of marine animals to changes in hydrostatic pressure. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 4, 267—299. — KÜHLMORGEN-HILLE, G. (1963): Quantitative Untersuchungen der Bodenfauna in der Kieler Bucht und ihre jahreszeitlichen Veränderungen. Kieler Meeresf. 19, 42—66. — LANDAU, J. V. and MARSLAND, D. A. (1950): Temperature-pressure effects on the rate of beat of tadpole heart fragments in tissue culture. Anat. Rec. 108, 86. — LANDAU, J. V. and MARSLAND, D. A. (1952): Temperature-pressure studies on the cardiac rate in tissue culture explants from the heart of the tadpole (*Rana pipiens*). Journ. Cell. Comp. Physiol. 40, 367—381. — LANDAU, J. V., ZIMMERMAN, A. M. and MARSLAND, D. A. (1954): Temperature-pressure experiments on *Amoeba proteus*; plasmagel structure in relation to form and movement. Journ. Cell. Comp. Physiol. 44, 211—232. — MARSLAND, D. A. (1938): The effect of high hydrostatic pressure upon division in *Arbacia* eggs. Journ. Cell. Comp. Physiol. 12, 57—70. — MARSLAND, D. A. (1944): Mechanism of pigment displacement in unicellular chromatophores. Biol. Bull. 87, 252—261. — MARSLAND, D. A. (1950): The mechanism of cell division; temperature-pressure experiments on the cleaving eggs of *Arbacia punctulata*. Journ. Cell. Comp. Physiol. 36, 205—227. — MARSLAND, D. A. (1956): Protoplasmatic contractility in relation to gel structure: temperature and pressure experiments on cytokinesis and amoeboid movement. Int. Rev. Cytol. 5, 199—227. — MARSLAND, D. A. (1957): Temperature-pressure studies on the role of sol-gel-reactions in cell division. In: The influence of temperature on biological systems. Ed.: F. H. Johnson, Amer. Physiol. Soc., Washington. — MARSLAND, D. A. (1958): Cells at high pressure. Sci. Amer. 199, 36—43. — MARSLAND, D. A. and BROWN, D. E. S. (1942): The effects of pressure on the sol-gel equilibria, with special reference to myosin and other protoplasmic gels. Journ. Cell. Comp. Physiol. 20, 295—305. — MARSLAND, D. A. and LANDAU, J. V. (1954): The mechanism of cytokinesis: temperature and pressure studies on the cortical gel system in various marine eggs. Journ. Exp. Zool. 125, 507—539. — MARSLAND, D. A., ZIMMERMAN, A. M. and AUCLAIR, W. (1960): Cell division: experimental induction of cleavage furrows in the eggs of *Arbacia punctulata*. Exp. Cell. Res. 21, 179—196. — MENZIES, R. J. and WILSON, J. B. (1961): Preliminary field experiments of the relative importance of pressure and temperature on the penetration of marine evertebrates into the deep sea. Oikos 12, 302—309. — MEYER, H. (1935): Die Atmung von *Asterias rubens* und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Außen-

faktoren. Inaugural-Dissertation, Kiel. — MORGAN, E. (1965): The activity rhythm of the amphipod *Corophium volutator* (PALLAS) and its possible relationship to changes in hydrostatic pressure associated with the tides. Journ. Anim. Ecol. 34, 731—746. — MORITA, R. Y. (1957): Effect of hydrostatic pressure on succinic, formic and malic dehydrogenases in *E. coli*. Journ. Bacteriol. 74, 251—255. — MORITA, R. Y. and MATHEMEIER, P. F. (1964): Temperature-hydrostatic pressure studies on partially purified inorganic pyrophosphatase activity. Journ. Bacteriol. 88, 1667—1671. — MORITA, R. Y. and HOWE, R. A. (1957): Phosphatase activity by marine bacteria under hydrostatic pressure. Deep-Sea Res. 4, 254—258. — OHL, H. (1959): Temperatur- und Salzgehaltmessungen an der Oberfläche des Kieler Hafens in den Jahren 1952—1957. Kieler Meeresf. 15, 157—160. — PEASE, D. C. and KITCHING, J. A. (1939): The Influence of hydrostatic pressure upon ciliary frequency. Journ. Cell. Comp. Physiol. 14, 135—142. — PONAT, A. (1967): Untersuchungen zur zellulären Druckresistenz verschiedener Evertebraten aus der Nord- und Ostsee. Kieler Meeresf. 23, 21—47. — PONAT, A. und THEEDE, H. (1967): Die pH-Abhängigkeit der zellulären Druckresistenz bei *Mytilus edulis*. Helgoländer wiss. Meeresunters. 16, 231—237. — PROSSER, C. L. and BROWN, F. A., jun. (1961): Comparative animal physiology. W. B. Saunders Company, Philad., London. — REGNARD, P. (1884a): Note sur les conditions de la vie dans les profondeurs de la mer. Compt. rend. soc. biol. 36, 164—168. — REGNARD, P. (1884b): Effet des hautes pressions sur les animaux marins. Compt. rend. soc. biol. 36, 394—395. — REGNARD, P. (1884c): Recherches expérimentales sur l'influence des très hautes pressions sur les organismes vivants. Compt. rend. acad. sci. 98, 745—747. — REGNARD, P. (1885): Phénomènes objectifs qu'on peut observer sur les animaux soumis aux hautes pressions. Compt. rend. soc. biol. 37, 510—515. — REGNARD, P. (1991): Recherches expérimentales sur les conditions physiques de la vie dans les eaux. Paris: G. Masson. — RESHÖFT, K. (1961): Untersuchungen zur zellulären osmotischen und thermischen Resistenz verschiedener Lamellibranchien der deutschen Küstengewässer. Kieler Meeresf. 17, 65—84. — RICE, A. L. (1962): Responses of *Calanus finmarchicus* to changes of hydrostatic pressure. Nature, Lond. 194, 1189—1190. — RICE, A. L. (1964): Observations on the effects of changes of hydrostatic pressure on behavior of some marine animals. Journ. Mar. biol. Ass. U. K. 44, 163—175. — ROBERTSON, J. D. (1949): Ionic regulation in marine invertebrates. Journ. Exp. Biol. 26, 182—200. — RUTBERG, L. (1964): On the effects of high hydrostatic pressure on bacteria and bacteriophage. I., II., III. Acta Pathol. Microbiol. Scand. 61, 81—105. — SCHLIEPER, C. (1929): Über die Einwirkung niedriger Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Z. vgl. Physiol. 9, 478—514. — SCHLIEPER, C. (1952): Über die Temperatur-Stoffwechsel-Relation einiger eurythermer Wassertiere. Verh. Deutsch. Zool. Ges. in Wilhelms-haven 267—272. — SCHLIEPER, C. (1963a): Biologische Wirkungen hoher Wasserdrücke. Experimentelle Tiefsee-Physiologie. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 8, 31—48. — SCHLIEPER, C. (1963b): Neuere Aspekte der biologischen Tiefseeforschung. Die Umschau in Wissensch. u. Technik, 63, 457—461. — SCHLIEPER, C. (1966): Leben in der Tiefsee. n+m, Naturw. u. Medizin, 12, 31—47. — SCHLIEPER, C. und KOWALSKI, R. (1956): Über den Einfluß des Mediums auf die thermische u. osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresf. 12, 37—45. — SCHLIEPER, C., FLÜGEL, H. and THEEDE, H. (1967): Experimental investigations of the cellular resistance ranges of marine temperate and tropical bivalves: Results of the Indian Ocean Expedition of the German Research Association. Physiol. Zool. 40, 345—360. — STREHLER, B. L. and JOHNSON, F. H. (1954): The temperature-pressure inhibitor relationships of bacterial luminescence in vitro. Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A. 40, 606—617. — SRESEMANN, E. (1961): Exkursionsfauna von Deutschland. Wirbellose I. VEB Verlag Volk u. Wissen, Berlin. — THEEDE, H. (1965): Vergleichende experimentelle Untersuchungen über die zelluläre Gefrierresistenz mariner Muscheln. Kieler Meeresf. 21, 153—166. — THEEDE, H. and LASSIG, J. (1967): Comparative studies on cellular resistance of bivalves from marine and brackish waters. Helgoländer wiss. Meeresunters. 16, 119—129. — THORSON, G. (1957): Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). Geol. Soc. of America Memoir 67, 1, 461—534. — WOLFF, T. (1960): The hadal community, an introduction. Deep-Sea Res. 6, 95—124. — ZENKEWITCH, L. A. (1954): Erforschung der Tiefsee im nordwestlichen Teil des Stillen Ozeans. Intern. Union of Biol. Sci. Ser. B, 16, 72—85. — ZOBELL, C. E. (1952): Bacterial life at the Philippine trunk. Science 115, 507—508. — ZOBELL, C. E. (1954): The occurrence of bacteria in the deep sea and their significance for animal life. Intern. Union of Biol. Sci. Ser. B, 16, 20—26. — ZOBELL, C. E. (1959): Thermal changes accompanying the compression of aqueous solutions to deep-sea conditions. Limn. and Oceanogr. 4, 463—471. — ZOBELL, C. E. and JOHNSON, F. H. (1949): The influence of hydrostatic pressure on the growth and viability of terrestrial and marine bacteria. Journ. Bacteriol. 57, 179—189. — ZOBELL, C. E. and OPPENHEIMER, C. H. (1950): Some effects of hydrostatic pressure on the multiplication and morphology of marine bacteria. Journ. Bacteriol. 60, 771—781. — ZOBELL, C. E. and COBET, A. B. (1962): Growth, reproduction, and death rates of *E. coli* at increased hydrostatic pressure. Journ. Bacteriol. 84, 1228—1236. — ZOBELL, C. E. and BUDGE, K. M. (1965): Nitrate reduction by marine bacteria at increased hydrostatic pressures. Limn. and Oceanogr. 10, 207—214. — ZOBELL, C. E. and MORITA, R. Y. (1957): Barophilic bacteria in some deep sea sediments. Journ. Bacteriol. 73, 563—568.