

„Abhandlung des Natrongewässer-Symposiums
Tihany—Szeged—Szarvas“ (29. 9.—4. 10. 1969)

Nr. 10

Physiologische Probleme der Osmoregulation in Binnenlandsalzgewässern

Von HARALD NEMENZ

II. Zool. Institut, Universität Wien

(Mit 3 Abbildungen)

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 26. 6. 1970 durch das
w. M. W. Kühnelt)

Als 1958 am Venediger Symposium über die Klassifizierung von Brackwässern eine Nomenklatur erarbeitet wurde, zeigte sich, daß diese Nomenklatur nur für marine Brackwässer geeignet war. Natürlich lassen sich die in Promille ausgedrückten Salinitäten auch auf Binnenlandsalzgewässer anwenden, ihre Bedeutung ist jedoch wesentlich geringer, als man zuerst annehmen würde. Die Schwierigkeiten, die sich der Klassifizierung der Binnenlandsalzgewässer entgegenstellen, sind im wesentlichen die folgenden:

1. Ihre Konzentration kann alle Werte vom limnischen Bereich bis zu konzentrierten Salzlösungen annehmen.
2. Binnenlandsalzgewässer sind chemisch untereinander, vom Meerwasser und vom Süßwasser mehr oder weniger stark verschieden.
3. Ihre Konzentration kann sehr starken Schwankungen unterworfen sein, die sogar ihre chemische Zusammensetzung beeinflussen können.

Diese 3 Faktoren treten zusätzlich zu allen anderen Faktoren auf, die den Limnologen bereits genügend Probleme bereiten und auf die hier nicht näher eingegangen wird (Temperatur, Sauerstoffschichtungen usw.).

Betrachtet man diese drei Punkte der Reihe nach, so stellt man fest, daß die Konzentration offenbar den geringsten Einfluß auf das Vorkommen oder Fehlen von Organismen hat, denn in fast allen Konzentrationen können Tiere leben, wenn auch manch-

mal nur ganz wenige Arten. Die Bedeutung der Konzentration des Wassers für das Sauerstoff-Angebot soll später noch erwähnt werden. Die chemische Verschiedenheit weist ein weites Spektrum auf, und nur in wenigen Gewässern fehlen Tiere vollständig. Dabei zeigt sich, daß dieser Mangel unabhängig von der Konzentration auftreten kann, der auslösende Faktor muß daher im Chemismus der Gewässer gesucht werden. Die Konzentrationsschwankungen können sehr schnell erfolgen und sehr groß sein, sie erfordern ein enormes Anpassungsvermögen von seiten der Organismen. Diese Schwankungen treten oft gleichzeitig mit Temperaturschwankungen auf, wobei nicht notwendigerweise im Sommer, d. h. bei höheren Temperaturen, die höhere Konzentration auftreten muß und im Winter die geringere Konzentration vorliegt. Im Great Salt Lake z. B. fällt im Winter durch temperaturbedingtes Unterschreiten des Löslichkeitsproduktes Glaubersalz ($\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10 \text{H}_2\text{O}$) aus. Hier führt die Konzentrationsänderung außerdem zu einer starken Verschiebung der Ionengleichgewichte. Die allgemein in Gewässern auftretenden Schichtungen werden in Salzwässern durch die Verschiedenheit der spezifischen Gewichte der leichten Süßwasser-Zuflüsse und Regen und dem schweren salzreichen Tiefenwasser verschärft. Da Salzwasser meist in regenarmen Gebieten auftreten, können die kleineren von ihnen leicht austrocknen.

Alle diese Bedingungen erfordern, daß die Bewohner der Salzseen sehr euryök sein müssen, besonders gegenüber Temperatur, Salzgehalt, ionaler Zusammensetzung und Sauerstoffbedarf. Zum Teil wird auch die Biologie der Bewohner von den zyklischen Veränderungen der Gewässer beeinflusst; ungünstige Perioden werden als Ruhestadien überdauert, oder das Gewässer wird vorübergehend verlassen.

Aktive Tiere stehen stets im Stoffaustausch mit der Umwelt. Nahrung wird durch den Darm aufgenommen, durch die Kiemen erfolgt die Atmung, und Darm, Körperoberfläche und Kiemen stehen mit dem Wasser in Kontakt. Dabei muß das Innenmilieu möglichst konstant erhalten bleiben, da sonst das Leben nicht aufrecht erhalten werden kann. Eines der zentralen Probleme jedes wasserlebenden Organismus ist daher die Osmoregulation. Zum Schutz des Innenmilieus stehen im wesentlichen drei Mechanismen zur Verfügung:

1. undurchlässige Körperoberfläche (Membranen, Kutikula, Schalen).
2. Ausscheidung eingedrungener unerwünschter Stoffe.
3. Anreicherung notwendiger Stoffe aus der Umgebung.

In Salzgewässern müssen Ionen nur in den seltensten Fällen aktiv angereichert werden, da sie fast immer in höherer Konzentration als im Innenmilieu vorliegen. Größere Schwierigkeiten treten dagegen bei der Gewinnung von Wasser auf.

Die im marinen Bereich so häufige Erscheinung, daß zwischen dem Innen- und Außenmilieu Isotonie herrscht, spielt bei Binnensalzgewässern keine Rolle. Diese Isotonie spielt auch nur für die absoluten Wasserbewegungen eine Rolle, denn die Ionenzusammensetzung des Innenmilieus ist auf jeden Fall anders, im Inneren sind Proteine vorhanden, die ebenfalls den osmotischen Druck beeinflussen. Das ionale Gleichgewicht muß auf jeden Fall durch das „Leben“ aufrecht erhalten werden.

Wir müssen nun die drei erwähnten Punkte näher betrachten.

1. Undurchlässige Körperoberfläche

Die Kutikula der wasserbewohnenden Arthropoden zeigt eine polare Durchlässigkeit für Wasser, d. h. Wasser kann in der Richtung von außen nach innen (von der Epikutikula zur Endokutikula) wesentlich besser permeieren als umgekehrt. Der Unterschied kann bis 1:100 betragen (RICHARDS 1957). Bei Insekten ist die Permeabilität für Wasser absolut sehr gering, und zwar unabhängig davon, ob es sich um Bewohner von Süß- oder Salzwasser handelt. So hat SHAW (1955) bei *Sialis*-Larven eine Permeabilitätskonstante von $0,05 \mu \text{ sec}^{-1}$ bei 20°C gefunden, bei *Ephedra cinerea*, einem Bewohner höchstkonzentrierter Gewässer, beträgt die Permeabilitätskonstante $0,04 \mu \text{ sec}^{-1}$ bei 23°C (NEMENZ 1960b). Ähnlich gering ist die Permeabilität bei *Artemia salina* (direkt vergleichbare Werte sind nicht bekannt). Für Elektrolyte ist bekannt, daß die Durchlässigkeit geringer ist als für Wasser. Unbekannt dagegen ist, ob die Kutikula sich auch Elektrolyten gegenüber polar verhält.

Nun ist die Kutikula nicht die einzige Oberfläche, mit der das Tier mit der Umwelt in Verbindung steht. Kiemen und Darmoberfläche haben die ganz spezifische Aufgabe, mit der Umwelt Stoffe auszutauschen. Man findet daher einerseits die Ausscheidungsorgane an diesen Stellen lokalisiert, andererseits Mechanismen, die einen unerwünschten Austausch unterbinden. Bei Insekten ist der Darm oft mit einer peritrophischen Membran ausgestattet. Dies ermöglicht es, ganz extreme Biotope aufzusuchen. So lebt die Ephidride *Psilopa petrolei* in Rohöl, das auch im Darmkanal zu finden ist, aber nur innerhalb der peritrophischen Membran

(THORPE 1931, 1932, 1933). Andererseits besitzt der Darmkanal offenbar die Fähigkeit, aktiv Wasser aus konzentrierten Lösungen aufzunehmen, wie dies z. B. bei *Artemia salina* der Fall ist (CROGHAN 1958). Der genaue Mechanismus eines aktiven Wassertransportes ist derzeit noch Gegenstand von Auseinandersetzungen. Trotz einer möglichst undurchlässigen Körperoberfläche läßt es sich nicht verhindern, daß doch immer wieder unerwünschte Substanzen aus dem konzentrierten Außenmilieu eindringen. Es mußten daher von allen Organismen entsprechende Ausscheidungsmechanismen entwickelt werden.

2. Ausscheidung unerwünschter Stoffe

In den meisten Fällen übernehmen die Ausscheidungsorgane auch den Abtransport der eingedrungenen Salze. Bei den Insekten wird durch das Zusammenspiel von Rektum und Malpighi'schen Gefäßen einerseits Wasser rückresorbiert, andererseits werden die überflüssigen Salze ausgeschieden. Bei *Artemia salina* (und vielleicht bei anderen Krebsen) ist der Darm der Regulations-träger. Auch in sehr konzentrierten Lösungen trinkt *Artemia*, die Darmzellen scheiden Salz in das Darmlumen ab, so daß eine stärker konzentrierte Lösung ausgeschieden wird. Dieser Mechanismus funktioniert aber nur, solange das Wasser keine konzentrierte Salzlösung ist. In diesem Fall muß ein anderer Vorgang die Arbeit der Salzausscheidung übernehmen. An den Kiemen besitzt *Artemia* besondere salzausscheidende Zellen (COPELAND 1968), die sich durch eigenartig gestaltete Mitochondrien auszeichnen. Diese salzausscheidenden Zellen sind auch in geringer konzentriertem Wasser aktiv, in konzentrierten Lösungen müssen sie allein die Arbeit übernehmen. Die Nieren der Fische filtrieren einen sehr verdünnten Primärharn, dessen Wasser aber weitgehend rückresorbiert wird, so daß der Sekundärharn isosmotisch mit dem Blut ist, aber eine andere Zusammensetzung hat. So enthält er neben Stickstoffstoffwechselprodukten weniger Na^+ und Cl^- , dafür aber mehr SO_4^{--} und auch mehr Mg^{++} . Die Menge des Mg^{++} ist allerdings stark vom pH abhängig, da bei alkalischer Reaktion des Harns Mg in schwerlösliche Form übergeführt wird. Das überschüssige Cl^- wird durch eigene Zellen in den Kiemen abgeschieden. Wenn Fische vom Süßwasser in Salzwasser wandern, oder umgekehrt, so können die Zellen ihre Funktion wechseln und Cl^- auch aktiv aus dem Milieu aufnehmen. Außerhalb der Harnorgane besitzen auch viele Seevögel Salzdrüsen, die eine salzreiche Lösung durch die Nasenöffnungen abgeben.

3. Anreicherung notwendiger Ionen aus der Umgebung

Für Bewohner von Süßwässern, deren Konzentration geringer ist als die Konzentration des Innenmilieus, ist die Aufnahme von Ionen aus dem Milieu lebenswichtig. Aber auch hier gibt es innerhalb der nächsten Verwandtschaft große Unterschiede, so wird z. B. von *Chironomus thumi* Cl^- nur aus bluthypotonem Medium aufgenommen. *Chironomus salinarius* dagegen nimmt Cl^- auch aus hypertonem Medium aktiv auf. Auch von *Aedes detritus* ist bekannt, daß seine Regulationsmechanismen sowohl in hypo- wie auch in hypertonen Medien funktionieren.

Bei allen diesen Regulationsmechanismen läßt sich aber ein großer Einfluß des Milieus nachweisen. Sowohl die Permeabilität als auch die aktiven Regulationsmechanismen werden von den Ionen des umgebenden Milieus beeinflußt, und zwar nicht nur von der Konzentration, sondern auch deren relativer Zusammensetzung. Am Beispiel von *Berosus spinosus* sollen einige dieser Erscheinungen aufgezeigt werden. Mit steigender Konzentration des Außenmilieus steigt auch die Konzentration des Innenmilieus bis zu einem gewissen Grade an. Werden jedoch einer stark konzentrierten Außenlösung verschiedene Ionen (Ca^{++} , Sr^{++} , Mg^{++} , Ba^{++} bzw. K^+ oder Li^+) zugesetzt, so ändert sich die Innenkonzentration nicht nur nach der **Art** des zugesetzten Ions, sondern auch abhängig von dessen **Menge**. Die Gesamtkonzentration bleibt dabei im wesentlichen gleich und ist sehr hoch (20% NaCl) (Abb. 1 und 2). Noch unübersichtlicher wird das Ergebnis, wenn man mehrere Kationen gleichzeitig einwirken läßt. Auf Grund der bisher mitgeteilten Ergebnisse wäre eine Addition der einzelnen Ionenwirkungen zu erwarten. Dies ist aber durchaus nicht der Fall (Abb. 3). Die komplizierter zusammengesetzten Lösungen bewirken eine völlig unvorhersagbare Reaktion des Innenmilieus. Die soeben erwähnten Reaktionen sind nur Reaktionen auf Änderungen des Kationenmilieus, als Anion lag stets nur Cl^- vor. Hält man die Kationen konstant (Na^+) und verändert man die Anionen, so zeigt sich ebenfalls eine, wenn auch wesentlich geringere Reaktion.

Ähnliches scheint auch bei *Triops longicaudatus* der Fall zu sein. *Triops* reguliert normalerweise nur in hypotonischem Milieu, kann aber bis an isotonische Milieus gewöhnt werden, allerdings nur unter der Voraussetzung, daß die Mg^{++} -Konzentration gering ist. Das Tier kann nämlich bei den höchsten gerade noch ertragenen Konzentrationen (87 mmol Na/l) die Innenkonzentration von Ca^{++} , K^+ , Na^+ , Cl^- und SO_4^{--} voll regulieren,

während die Mg-Konzentration nicht mehr reguliert werden kann. Bei einer Außenkonzentration von 0,25 mmol Na/l kann dagegen die Innenkonzentration von Mg^{++} und Ca^{++} reguliert werden, nicht aber die von Na^+ und Cl^- (HORNE 1968). Auch hier zeigt sich, daß der limitierende Faktor nicht nur in der Konzentration, sondern in der ionalen Zusammensetzung des Außenmilieus liegt, welches die Regulationsfähigkeit des Organismus begrenzt.

Diese Erscheinung ist offensichtlich weit verbreitet, wenn auch noch fast nicht untersucht. So hat SCHIEMER 1965 eine Abhängigkeit des Vorkommens von Nematoden vom Anionenmilieu ihres Wohngewässers festgestellt, auch die gestern von RUTTNER-KOLLISKO vorgetragenen Befunde an Rotatorien unterstützen das Gesagte auf das beste. Auch bei Mollusken scheint dieses Phänomen vorzukommen, denn bei Voruntersuchungen konnten wir jüngst feststellen, daß sich *Planorbis corneus* aus Donaualtwässern und aus dem Neusiedler See in ihrer Osmoregulationsfähigkeit unterscheiden, was wahrscheinlich auf den Chemismus ihrer Wohngewässer zurückzuführen ist. Es bleibt noch zu untersuchen, ob es sich hier nicht um eine Art

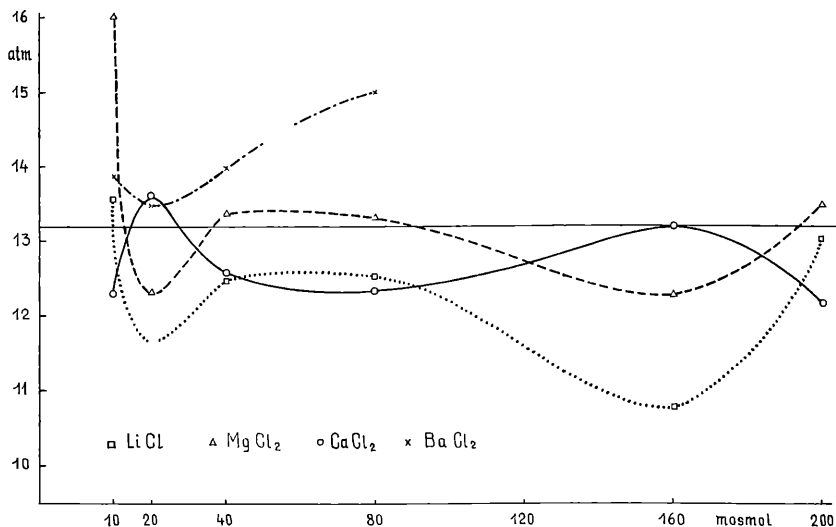


Abb. 1. Osmotischer Wert der Haemolymphe von *Berosus spinosus*-Larven nach 48 Stunden in 20%iger NaCl-Lösung, der die angegebenen Salze in der angegebenen Menge zugefügt wurden. Nach NEMENZ 1963.

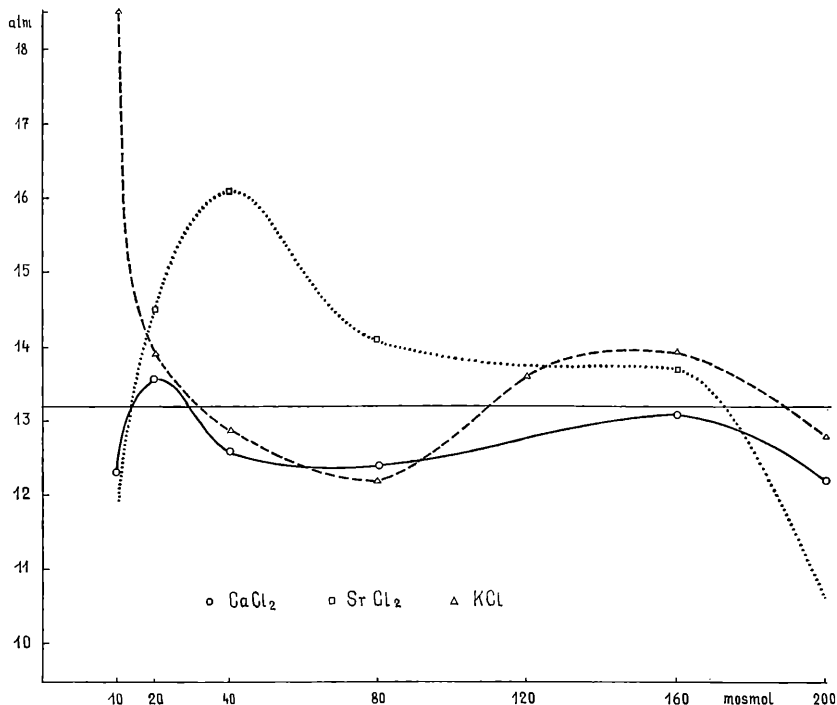


Abb. 2. Wie Abb. 1. Die Kurve für CaCl₂ ist zu Vergleichszwecken in beiden Abbildungen eingetragen.

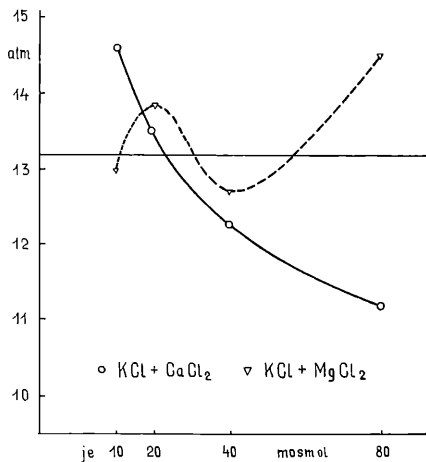


Abb. 3. Osmotischer Wert der Haemolymphe von *Berosus spinosus*-Larven nach 48 Stunden in 20%iger NaCl-Lösung, bei Zusatz der angegebenen Salzpaare in gleicher Menge. Nach NEMENZ 1963.

„physiologischer Rassenbildung“ aufgrund der Anionenzusammensetzung des Gewässers handelt. Wie schon oben erwähnt, spielt die Konstanthaltung des Innenmilieus eine ausschlaggebende Rolle. PORA (1958) hat für die Konstanz des Innenmilieus den Ausdruck „Rapie“ eingeführt; wie aus den obigen Ausführungen zu entnehmen ist, spielt aber auch die Konstanz bzw. die Ausgewogenheit des Außenmilieus eine Rolle, für die der Ausdruck „Kairie“ vorgeschlagen wurde (NEMENZ, 1970). Damit kann ausgedrückt werden, daß nicht nur die **Gesamtkonzentration**, sondern die **Ionenkombination** für die Verteilung vieler wasserlebenden Organismen die ausschlaggebende Rolle spielt. Denn die besprochenen physiologischen Mechanismen erweisen sich ökologisch als äußerst wichtig: so hat GUNTER (1961) in Florida in der Mischzone von Süß- und Meerwasser einerseits Süßwasserorganismen bei einer Konzentration von $3,5\text{‰}$, andererseits „Salzwasser“ von einer Konzentration von $0,5\text{‰}$ nachweisen können. Wahrscheinlich ist für diesen Unterschied der verschiedene Gehalt an Ca^{++} verantwortlich zu machen.

Aus all diesen Daten ergibt sich, daß das zentrale Problem die Regulation des Innenmilieus ist. Das Innenmilieu wird durch zwei passive und zwei aktive Mechanismen konstant gehalten.

Die beiden passiven sind

1. die Permeabilität, die oben besprochen wurde und
2. die Existenz eines Donnan-Gleichgewichtes zwischen Innen- und Außenmilieu.

Die beiden aktiven Mechanismen sind

1. die Exkretion von Salz oder Wasser und
2. die aktive Aufnahme von Salz (und Wasser?).

Die beiden letzteren können nur unter Energieverbrauch ablaufen, d. h. es wird Sauerstoff verbraucht. Nun ist bekanntlich die Löslichkeit von Sauerstoff nicht nur von der Temperatur, sondern auch von der Konzentration der gelösten Salze abhängig, je konzentrierter die Lösung, desto geringer der Sauerstoffgehalt. In sehr konzentrierten Lösungen müssen alle Regulationsmechanismen bei einer ziemlich geringen Sauerstoffpartialspannung funktionieren können, eine weitere Schwierigkeit für die Bewohner konzentrierter Gewässer.

Alle diese Überlegungen wurden unter der Voraussetzung angestellt, daß im Inneren der Zelle die Salze als echte Lösungen vorliegen. Neueste Untersuchungen haben nun gezeigt, daß der Energieverbrauch, der beim aktiven Transport von Ionen gemessen wurde, wesentlich geringer ist, als er theoretisch sein

müßte. Diese sowie andere Überlegungen haben nun einige amerikanische Forscher (COPE, HAZELWOOD, NICHOLS, CHAMBERLAIN, LING) in Texas und Pennsylvania zu der Annahme geführt, daß das Wasser in der Zelle nicht als Flüssigkeit, sondern in semikristalliner Form vorliegt. Infolge der vom flüssigen Wasser verschiedenen Bindungsenergie wird nach dieser Theorie weniger Energie für den aktiven Ionentransport verbraucht. Diese theoretisch erschlossenen Werte stimmen nun größenordnungsmäßig gut mit den tatsächlich gefundenen überein.

Wie dieser kurze Überblick gezeigt hat, ist die Erforschung der physiologischen Probleme für Bewohner von Binnenlandsalzwässern bei weitem noch nicht gelöst. Viele Befunde stehen im Widerspruch zueinander. Sehr vieles wurde an Insekten und wenigen anderen Tierarten erhoben, besonders die Lieblingstiere der Limnologie, die Kleinkrebse, wurden, z. T. wegen technischer Schwierigkeiten, bisher kaum untersucht. Ja, vieles wurde sogar nur auf Grund ökologischer Befunde sekundär erschlossen. Gerade auf diesem Gebiet zeigt sich eine sehr enge Zusammenarbeit von Ökologie und Physiologie, die sich gegenseitig ergänzen.

Literatur

(Es wurden nur die wichtigsten Arbeiten angeführt, weitere Literatur bei: POTTS & PARRY, 1964, und NEMENZ, 1969)

- COPELAND, D. E., 1967: A study of salt secreting cells in the brine shrimp (*Artemia salina*). *Protoplasma* 63: 363—384.
- CROGHAN, P. C., 1958a: The osmotic and ionic regulation of *Artemia salina* (L.). *J. exp. Biol.* 35: 219—238.
- 1958b: The mechanism of osmotic regulation in *Artemia salina* (L.). *J. exp. Biol.* 35: 243—249.
- GUNTER, G., 1961: Some relations of estuarine organisms to salinity. *Limnol. Oceanogr.* 6: 182—190.
- HORNE, F., 1968: Survival and ionic regulation of *Triops longicaudatus* in various salinities. *Physiol. Zool.* 41: 180—186.
- NEMENZ, H., 1960: Experimente zur Ionenregulation der Larve von *Ephydra cinerea* Jones (Dipt.). *Sitzber. Öst. Akad. Wiss. math.-natwiss. Kl., Abt. I*, 169 Bd.: 17—41.
- 1963: Ionenantagonismus und Osmoregulation bei einer Hydrophilidenlarve. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1963: 231—236.
- 1969: Ökologische und physiologische Untersuchungen an einem Hydrophiliden hyperhaliner Gewässer (*Berosus spinosus*). *Vie et Milieu. Sér. C*, 20: 171—230.
- 1970: Ionenverhältnisse und die Besiedlung hyperhaliner Gewässer, besonders durch Insekten. *Acta Biotheoretica* 19: 148—170.

- PORA, E. A., 1958: Considerations sur l'équilibre ionique chez les animaux. L'homéopathie. *J. Physiol.* 50: 462—464.
- POTTS, W. T. W. & G. PARRY, 1964: Osmotic and ionic regulation in animals. (Internatl. Ser. monogr. pure appl. Biol., Div. Zool. Vol. 19.) Pergamon Press, Oxford. 423 S.
- RICHARDS, A. G., 1957: Studies on arthropod cuticle XIII., The penetration of dissolved oxygen and electrolytes in relation to the multiple barriers of the epicuticle. *J. im. Physiol.* 1: 23—39.
- SCHIEMER, F., 1965: Über einige Funde der Gattung *Monhystrella* (Nematoda, Monhysterinae) in binnenländischen athallassohalinen Salzwässern. *Wiss. Arb. Burgenland* 34: 59—66.
- THORPE, W. H., 1930: The biology of the petroleum fly, *Psilopa petrolei*. *Trans. Entom. Soc. London* 78: 311—334.
- 1931: The biology of the petroleum fly. *Science* 123: 101—103.
- 1932: Petroleum bacteria and the nutrition of *Psilopa petrolei*. *Nature* 130: 437.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: [179_5-10](#)

Autor(en)/Author(s): Nemenz Harald

Artikel/Article: ["Abhandlung des Natrongewässer-Symposiums Tihany-Szeged-Szarvas" \(29. 9. - 4. 10. 1969\). Nr 10. Physiologische Probleme der Osmoregulation in Binnenlandsalzgewässern. 269-278](#)