

Der Einfluß einer Vorbehandlung mit konstanten und wechselnden Temperaturen auf die Hitzeresistenz von *Gammarus salinus* und *Idotea balthica**

K. FURCH

Zoologisches Institut der Universität Kiel (Lehrstuhl für vergleichende Physiologie und Tierpsychologie); Kiel, Germany (FRG)

Abstract

The influence of pretreatment with constant and fluctuating temperatures on the heat resistance of Gammarus salinus and Idotea balthica

The crustaceans *Gammarus salinus* SPOONER and *Idotea balthica* PALLAS live in brackish waters and are capable of tolerating a variety of temperature and salinity conditions. Thus far, the capacity for non-genetic adaptation of such euryplastic animals has only been tested at different levels of constant temperatures. If exposed to both constant (8°, 14° or 20 °C) and fluctuating (daily fluctuation: 8° ↔ 20 °C) temperatures, the tested individuals reveal significant differences in heat resistance which become apparent within 12 h. *G. salinus* and *I. balthica* exhibit reasonable (meaningful) heat resistance, i.e., a positive correlation between the degree of heat resistance and the level of adaptation temperature (AT). Following a shift in AT (8° → 20 °C or 20° → 8 °C) the degree of resistance changes rather fast. This leads, under fluctuating temperature conditions, to diurnal changes in the degree of heat resistance. *I. balthica* also shows an endogenous diurnal periodicity of its heat resistance. In *G. salinus*, long-term exposure (2 to 4 weeks) to fluctuating temperatures [duration of temperature change: 2 h ($\Delta T/2$ h)] produces, during the day, a mean resistance value which coincides with the value obtained for AT 14 °C-controls. This fact results from temperature-independent adaptation speeds (same after decrease and increase of AT). However, fast temperature change ($\Delta T/1$ h) during exposure to fluctuating temperatures leads to a significant augmentation of heat resistance, presumably due to additional stress; such fast temperature changes are less well tolerated than slow fluctuations ($\Delta T/2$ h). In *I. balthica*, low ATs are less efficient in terms of heat resistance than high ATs (great difference between AT = 14° and 20 °C; small difference between AT = 8° and 14 °C). In males, lowering of AT from 20° to 8 °C results, within the first 12 h, to faster loss of heat resistance than is the case for gain in heat resistance after AT increase from 8° to 20 °C. However, after prolonged exposure to the new ATs, completion of readaptation is temperature-independent. Under conditions of fluctuating temperatures ($\Delta T/2$ h) resistance increases beyond the mean value (AT = 14 °C). Further increase in resistance can be obtained through fast temperature changes ($\Delta T/1$ h). In *G. salinus*, which occupies habitats with more extensive temperature fluctuations, the responses studied are less pronounced than in *I. balthica*.

* Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. PRECHT, dem hiermit für Gespräche und Anregungen zu dieser Arbeit gedankt sei, zum 60. Geburtstag gewidmet.

¹ Temperaturanpassungen können auch paradox verlaufen oder fehlen (vgl. die Übersicht in I. PRECHT, 1967).

Einleitung

Die Temperatur ist ein besonders wichtiger Umweltfaktor, weil sie obere und untere Grenzen für das Leben setzt und im normalen Bereich die Geschwindigkeit der Lebensprozesse beeinflusst. Darüber hinaus kann die thermische Vorbehandlung bei poikilothermen Tieren einen entscheidenden Einfluß auf verschiedene Lebensprozesse haben (PRECHT, 1964; ZUBER, 1969; KINNE, 1970).

Bei den meisten Versuchsobjekten, die langfristig an verschiedene Temperaturen angepaßt wurden, änderte sich mit der Vorbehandlungstemperatur das Resistenzvermögen gegen extreme Temperaturbereiche; warmangepaßte Tiere zeigen dann zumeist eine größere Hitzetoleranz als kaltangepaßte, diese wiederum eine erhöhte Widerstandsfähigkeit gegen Kälte als warmangepaßte. PRECHT (1963) spricht in solchen Fällen von einer „sinnvollen“ Hitze- bzw. Kälteadaptation, allgemein von einer „sinnvollen“ Resistenzadaptation¹. Für die Untersuchung derartiger Abhängigkeiten wurden die Versuchstiere meist einer konstanten Vorbehandlungstemperatur (Anpassungs-, Adaptations-, Akklimatisationstemperatur, AT) ausgesetzt, wenn auch ein mehr oder minder starker Tag-Nachtwechsel für die natürlichen Bedingungen typisch ist.

Bei adaptierenden Organismen wird ein Temperaturwechsel mit einer Resistenzänderung beantwortet. Ein ständiger Temperaturwechsel müßte zu einer sich periodisch ändernden Toleranz gegen extreme Temperaturbereiche führen, je nachdem wie stark und schnell der Organismus befähigt ist, auf die neuen Verhältnisse mit einer Resistenzänderung zu antworten. Oft verläuft die Resistenzadaptation langsam und trägt den Charakter einer Anpassung an langfristige Temperaturänderungen und nicht an die Tageschwankungen (PRECHT et al., 1966). Es muß dann nach genügender Einwirkzeit zur Erreichung eines mittleren Resistenzmaßes kommen, das unabhängig vom Temperaturwechsel ist.

Russische Forscher fanden bei Pflanzen nach kurzfristigem Überführen in hohe Temperaturen eine

signifikante vorübergehende Steigerung der Hitzeresistenz gegenüber unbehandelten Kontrollen (vgl. TROSHIN, 1967; ALEXANDROV et al., 1970). Dieser Effekt, den ALEXANDROV (1964) und seine Mitarbeiter "heat hardening" nannten, ist dann besonders ausgeprägt, wenn die Versuchstemperatur möglichst hoch (subletal) ist, kurzfristig einwirkt und die Resistenzbestimmung kurz nach dieser Behandlung vorgenommen wird. So findet YARWOOD (1961) bei Bohnenblättern, welche mehrmals hintereinander für 20 sec in ein Hitzebad von 50 °C getaucht wurden, eine deutliche Erhöhung der Hitzeresistenz gegenüber unbehandelten Blättern; nach ALEXANDROV und FELDMAN (1958) ist bei Blattepidermiszellen von *Tradescantia fluminescens* dieser resistenzsteigernde Effekt um so größer, je mehr sich die hohen Temperaturen dem letalen Bereich nähern. Die Autoren stellen dieses heat hardening dem "adjustment" (Resistenzadaptation) nach längerer Vorbehandlung mit Temperaturen des normalen Bereichs gegenüber, weil eine Hitzeadaptation bei ihren Objekten nicht nachweisbar war; bei anderen Pflanzen kommt sie jedoch vor (vgl. z. B. LANGE in: TROSHIN, 1967).

Ähnliche Steigerungen der Hitzeresistenz durch Einwirkung überoptimaler Temperaturen lassen sich auch bei Tieren finden (vgl. BASEDOW, 1969). Es gelang BASEDOW jedoch nicht, allein mit Hilfe von Temperaturexperimenten ein heat hardening einwandfrei von einer bei den hohen Temperaturen erwartungsgemäß schnell verlaufenden Hitzeadaptation zu trennen; allerdings schlossen seine Versuche die Existenz eines gesonderten hardenings auch nicht aus. Oft hinterläßt ein Stress Schäden, die der Organismus dann zu beseitigen sucht. Ein Stress, wie er beim heat hardening gesetzt wird, könnte aber auch als Abwehrmaßnahme nützliche Folgen in Form einer raschen Resistenzveränderung haben. So haben PRECHT et al. (1966) versucht, das hardening (soweit dessen Trennung von der Resistenzadaptation sich als notwendig erweist) als „Schockanpassung“ zu deuten, oft verbunden mit einer Resistenzzunahme gegenüber verschiedenen Stressoren.

Als Schockfolgen kann man ferner Änderungen der gemessenen Leistungswerte ansehen, die nicht unmittelbar nach einem Wechsel der Versuchstemperatur eintreten, sondern erst später (z. B. in den nächsten Tagen; vgl. PRECHT, 1968, p. 507). Neuerdings fand RANDZIO (unveröffentlicht) deutliche Veränderungen des Sauerstoffverbrauchs von *Blaberus craniifer* nach einem Wechsel der AT (VT² stets 27 °C), obwohl dieses Tier keine Leistungsadaptation zeigt (vgl. auch WIESSER, 1965).

So muß das Stressproblem bei Untersuchungen über den Einfluß von Temperaturänderungen berücksichtigt werden, und zwar besonders bei Versuchen mit ATs, die im stärkeren Maße im Tag-Nacht-Rhythmus

wechseln. Natürlich ist dabei zu beachten, inwieweit die untersuchte Art auch in der Natur einem solchen Wechsel unterliegt. Schon KINNE (Diskussionsbeitrag zu SCHLIEPER, 1966) wies darauf hin, daß eine Temperaturänderung im normalen Bereich als Stressor wirken kann und zwar besonders dann, wenn der Wechsel schnell erfolgt (vgl. auch BRAUN et al., 1970; KÜNNEMANN et al., 1970). Besonders interessant in diesem Zusammenhang ist die Tatsache, daß sich bei einigen Versuchsobjekten durch Einwirkung alternierender ATs die Hitzeresistenz über den Wert von Tieren, die bei konstanten mittleren ATs gehalten wurden, hinaus steigern ließ (LOEB und WASTENEYS, 1912; SUMNER und DOUDOROFF, 1938; HEATH, 1963; EDNEY, 1964; BRATTSTROM und REGAL, 1965; BERKHOLZ, 1966; FRIEDRICH, 1967; für Pflanzen vgl. BIEBL und MAIER, 1969).

Es soll in dieser Arbeit an zwei Krebsarten untersucht werden, ob man dabei die Erscheinung der Hitzeadaptation von anderen Phänomenen trennen kann, die man eventuell als Stresseffekte deuten muß.

Material und Methoden

Tiermaterial

Untersucht wurden zwei Crustaceen, die Klappenassel *Idotea balthica* PALLAS (Isopoda) und der Flohkrebs *Gammarus salinus* SPOONER (Amphipoda). Alle Versuchstiere stammten aus der Ostsee (Niedrigwasserzone der Kieler Förde, Fundort zwischen Altbülk und Strande). *Gammarus salinus* wurde aus einer Tiefe zwischen 2 und 10 cm (freischwimmend oder an *Fucus* sitzend), *Idotea balthica* aus einer Tiefe zwischen 30 und 50 cm (ebenfalls an *Fucus*) gesammelt. Besonders bei geringem Seegang waren Gammariden in einer Vielzahl in den Pfützen des Spülsaums zu finden.

Unter den fünf in der Kieler Förde vorkommenden *Gammarus*-Arten: *G. locusta*, *G. oceanicus*, *G. salinus*, *G. zaddachi* und *G. duebeni* wurden die beiden häufigsten, *G. oceanicus* und *G. salinus*, ehemals unter der Spezies *G. locusta* bzw. *G. zaddachi* zusammengefaßt (KINNE, 1954, 1960; VOGEL, 1966). Die Trennung der Arten erfolgte 1954 (KINNE). Kleine Individuen sind für die Messungen nicht verwendet worden, da eine Unterscheidung nur möglich ist, wenn die Gammariden eine Mindestgröße von 5 mm nicht unterschreiten (SCHÜTZ und KINNE, 1955).

Fütterung

Es wurde einmal wöchentlich zerkleinertes Miesmuschelfleisch oder Tubificiden gegeben, zusätzlich einige Thalluslappen von *Fucus* und *Enteromorpha*. Auf reichliche Futtergabe wurde geachtet, um den Kannibalismus einzuschränken und um einen möglichst einheitlichen physiologischen Zustand der Versuchstiere zu erreichen.

² VT: Versuchstemperatur.

Gammarus salinus war schwerer zu kultivieren als *Idotea balthica*; in einer Zeit von 2 bis 3 Wochen betrug die Sterberate in hohen ATs etwa 40%. KINNE (1960) machte beim gleichen Versuchstier ähnliche Beobachtungen und wies darauf hin, daß auch in der freien Natur die Sterberate relativ hoch sei (vgl. auch BROEKEMA, 1941; KINNE, 1953 b).

Salzgehalt

Das Resistenzverhalten gegenüber extremen Temperaturen brackwasserlebender Tiere hängt in starkem Maße vom Salzgehalt ab (vgl. SCHLIEPER, 1955, 1960; KINNE, 1956, 1963, 1971; DEHNEL, 1960; VOGEL, 1966; KÄHLER, 1970). Aus diesem Grunde wurde der Salzgehalt refraktometrisch kontrolliert und jeweils auf den Sollwert von $16 \pm 0,2\%$ eingestellt.

Temperaturadaptation

Während der Vorbehandlungszeit wurden die Versuchstiere an folgende konstante Temperaturen angepaßt: 8°, 14° und 20°C. Die Tiere befanden sich zu mehreren in Brackwasserbehältern, welche mit Sand, Steinen und *Fucus* bzw. *Enteromorpha* ausgestattet waren und wurden bei ausreichender Belüftung gehalten. Einmal wöchentlich wurde das Brackwasser durch frisches gleicher Temperatur ersetzt. Im Falle der warmadaptierten *Idotea balthica* geschah dies öfter, weil infolge der Nahrungsreste durch vermehrten Pflanzenfraß das Wasser schon innerhalb weniger Tage verunreinigt war.

Photoperiode

Die Photoperiode wurde über eine elektrische Uhr auf einen 12-Studentag eingestellt. Die Beleuchtungsstärke schwankte zwischen 350 und 500 Lux (Leuchtstoffröhre Osram, weiß). Ein 12-Studentag hat gegenüber Kurz- oder Langtagsbedingungen zwei Vorteile: (1) Um einen möglichen Einfluß der Tageslänge auf die Versuchsergebnisse auszuschließen (vgl. PRECHT et al., 1955; ASCHOFF, 1958; ROBERTS, 1960, 1964; EVANS et al., 1962; WHITFORD and HUTCHISON, 1965; PRECHT et al., 1966; VOGEL, 1966; KASBOHM, 1967; SEGAL, 1970), ändert man im allgemeinen eine einmal festgesetzte Photoperiode nicht mehr. Bei Versuchen, die sich über einen Jahreszyklus oder mehr erstrecken, müssen sich aber für mehrere Jahreszeiten unnatürliche „Photoadaptationsbedingungen“ ergeben. (2) Für die inconstante Vorbehandlung sollten die Versuchstiere täglich in gleichem Maße an 8° und 20°C angepaßt werden. Wenn man dabei unbiologische Bedingungen wie Tageswärme während der Dunkelheit (Kurztag) oder Abkühlung während der Lichtphase (Langtag) vermeiden will, muß man den 12-Studentag wählen, welcher dann auch für Paralleladaptation an 8°, 14° und 20°C sinnvoll ist.

Die Anpassung an inconstante Temperaturen (8° ↔ 20°C in zwölfstündigem Wechsel) wurde folgendermaßen ermöglicht (Abb. 1): In einem Lichtkasten (10) befindet sich eine Wanne mit Süßwasser (8), in welche 6 brackwassergefüllte Plastikkkästen (7) mit jeweils 10 bis 15 Tieren einer Art eingehängt sind. Das Brackwasser wird ausreichend belüftet (6) und einmal wöchentlich erneuert. Um ein Verdunsten von Wasser und die damit verbundene Erhöhung des Salzgehaltes zu vermeiden, sind die Kästen mit Plastikdeckeln verschlossen und, dem Biotop der Tiere entsprechend, mit Sand, Steinen und *Fucus* bzw. *Enteromorpha* ausgestattet. Zwei Stabheizer (4) von insgesamt 400 W und der Wärmeaustauscher eines Tauch-

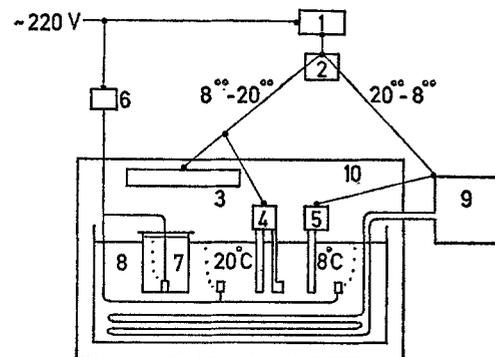


Abb. 1. Apparatur für Anpassung an inconstante Temperaturen (8° ↔ 20°C; $\Delta T/2$ h). 1: elektrische Zeituhr; 2: Doppelschaltrelais; 3: Leuchtstoffröhre; 4: Kontaktthermometer und Heizung; 5: Kontaktthermometer; 6: Umwälzpumpe; 7: Adaptationsgefäß; 8: Süßwasserbecken; 9: Kühlmaschine; 10: Lichtkasten

kühlers (9) bringen das Wasser auf die Solltemperaturen von 20° oder 8°C. Geregelt und gesteuert werden die Temperaturen durch zwei Kontaktthermometer und die dazugehörigen Relais (4, 5). Ein übergeordnetes Relais (2) und eine elektrische Zeituhr (1) schalten folgendes Programm: Alternierend 12 Std Licht, 12 Std Dunkelheit. Beginnend mit der Lichtphase (8.00 hrs) wird eine Temperatur von 20°C, beginnend mit der Dunkelphase (20.00 hrs) eine Temperatur von 8°C eingeschaltet. Die Aufheiz- bzw. Abkühlungsdauer beträgt gleichermaßen 120 min. Die an verschiedenen Stellen einströmende Druckluft (6) gewährleistet eine ausreichende Wasserumwälzung.

Abb. 2 illustriert eine weitere Apparatur zur Adaptation an wechselnde Temperaturen. Auch hier sind die brackwassergefüllten Plastikkkästen (10) mit den Versuchstieren in eine Wanne mit Süßwasser eingehängt (9), welche von einem Lichtkasten (15) umschlossen ist. Wesentliche Unterschiede zur vorherigen Apparatur (Abb. 1) finden sich im Kühlsystem; mit

Hilfe einer Kühlmaschine (14) wird über eine Sonder-schaltung (Doppelschaltrelais, 3) eine Vorkühlung der Kühlflüssigkeit auf -36° bis -38°C erreicht, die bei Nachtbeginn (20.00 hrs) mittels einer Pumpe (11) durch einen Wärmeaustauscher, im Süßwasser liegend, geleitet wird. Um 21.00 hrs setzt die Hauptkühlung aus, die Kühlflüssigkeit wird numehr über einen Kontakt (12) auf 4°C gebracht und weiterhin durch das System gepumpt, während eine Gegenheizung (6) für die Konstanthaltung der Temperatur von 8°C im Süßwasser sorgt. Mit Hilfe dieses Kühlsystems läßt sich eine Abkühlung in 60 min erreichen. Die Erwär-

überleben den Test. Beläßt man sie aber solange in der hohen Temperatur, bis das anschließende Pleopoden-zucken kaum noch wahrzunehmen ist, tritt der Tod ein; das Nachlassen des Zuckens erweist sich somit als geeignetes Kriterium für die Bestimmung des Letalpunktes.

Bei *Gammarus salinus* werden zwei Methoden für die Bestimmung der Hitzeresistenz angewendet: (1) Ausgehend von 20°C , wird die Versuchstemperatur kontinuierlich ($0,2^{\circ}\text{C}/\text{min}$) erhöht. In einer Glasküvette (Fassungsvermögen ca. 10 l, gefüllt mit Brackwasser von 16‰ S) tauchen der Arm eines elektri-

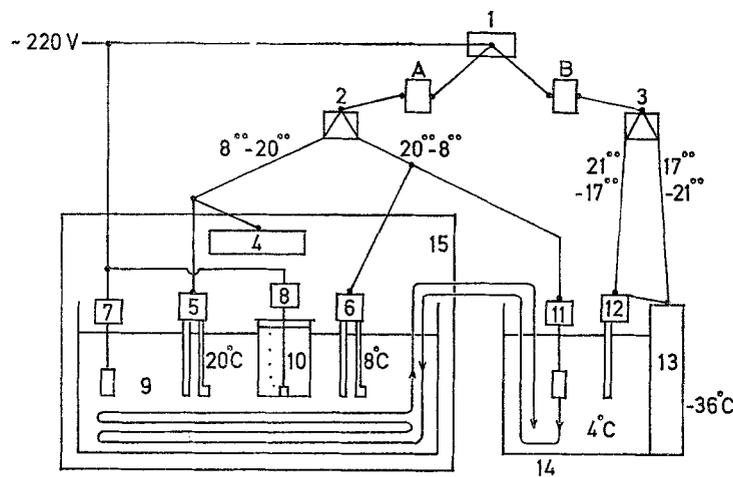


Abb. 2. Apparatur für Anpassung an inkonstante Temperaturen ($8^{\circ} \leftrightarrow 20^{\circ}\text{C}$; $\Delta T/1 \text{ h}$). A: Schaltkreis I; B: Schaltkreis II; 1: elektrische Schaltung; 2 und 3: Doppelschaltrelais; 4: Leuchtstoffröhre; 5 und 6: Kontaktthermometer und Heizung; 7 und 8: Umwälzpumpe; 9: Süßwasserbecken; 10: Adaptionsgefäß; 11: Umwälzpumpe für Kühlflüssigkeit; 12: Kühlthermometer; 13: Kühlaggregat; 14: Kühlmaschine; 15: Lichtkasten

mung auf die Tagessolltemperatur von 20°C nimmt die gleiche Zeitspanne in Anspruch (6 Stabheizer von insgesamt 900 W, 5). Mit Hilfe zweier Pumpensysteme (7, 8) wird die Umwälzung des Süßwassers sowie die Belüftung des Brackwassers bewerkstelligt.

Bestimmung der Hitzeresistenz

Bei *Idotea balthica* besteht die erste Methode darin, die Versuchstiere aus einem normalen Temperaturbereich (20°C , gegebenenfalls Zimmertemperatur) in eine konstante hohe Temperatur zu überführen. Es wird die Zeit gestoppt, die bis zum Eintritt der Todeskriterien [Aussetzen des Pleopodenschlages; Pleopoden-zucken, begleitet von geöffneten Klappen (Uropod); Rückenlage und leichte ventrale Körperkrümmung; Abwinkelung der zweiten Antennen und krampfartiges Krümmen der Paraeopoden] verstreicht. Individuen, die sofort nach Aufhören des Pleopodenschlages in zimmertemperiertes Wasser überführt werden,

schen Rührers (Wasserumwälzung) und zwei Stabheizer (je 150 W). Sechs zweiseitig mit Perlongaze versehene Plastikkästen mit je 6 bis 8 Individuen werden in das Brackwasser getaucht, sobald eine Temperatur von 20°C erreicht ist, sodann im Bereich letaler Temperaturen nacheinander in einem Abstand von $0,2^{\circ}\text{C}$ herausgenommen und in zimmertemperiertes Brackwasser überführt. Als Letaltemperatur wird diejenige bezeichnet, die 50% der Versuchstiere nach Versuchsende und einem 24-stündigen Aufenthalt bei Zimmertemperatur nicht überlebt haben (LD-50-Temperatur). (2) 13 Gruppen von je 15 bis 20 Individuen werden für jeweils 120 sec in ein konstant temperiertes Hitzebad überführt und anschließend für 24 Std bei Zimmertemperatur belassen. Beginnend mit $32,8^{\circ}\text{C}$ werden die Testtemperaturen für jede neue Gruppe um $0,2^{\circ}\text{C}$ erhöht. Die prozentuale Mortalität wird in Abhängigkeit von der Testtemperatur ermittelt, und als Letaltemperatur wird diejenige festgesetzt, bei der eine Mortalität von 50% vorliegt.

Ergebnisse

Versuche nach langfristiger Anpassung an verschiedene Temperaturen

Hitzeresistenz in Abhängigkeit von der Adaptationstemperatur

Gammarus salinus. Um die Auswirkung unterschiedlicher ATs auf die Hitzeresistenz zu untersuchen, wurden die Gammariden ca. 3 Wochen lang konstant an 8°, 14° und 20° C und in zwölfstündigem Wechsel an 8° ↔ 20° C angepaßt (bei dieser inkonstanten Vorbehandlung beträgt die Dauer der Temperaturänderung jeweils 2 Std: $\Delta T/2$ h). Die Messung der Hitzeresistenz erfolgte nach der ersten Methode (langsameres Aufheizen; die Versuchstiere sind hierbei ca. 1 Std lang steigenden Temperaturen ausgesetzt). Untersucht wurden männliche Gammariden mit einem Durchschnittsgewicht von ca. 25 mg.

Aus Tabelle 1 und Abb. 3 ist zu ersehen, daß warmangepaßte Versuchstiere extrem hohe Temperaturen länger ertragen als kaltadaptierte (sinnvolle Hitzeadaptation). Nach Anpassung an die mittlere Temperatur von 14° C, nimmt die Hitzeresistenz eine Mittel-lage ein, die von der errechneten Mitte nur um 0,15° C abweicht. Hieraus ergibt sich eine fast lineare Abhängigkeit zwischen AT und Letaltemperatur. Inkonstant vorbehandelte Gammariden (8° ↔ 20° C; $\Delta T/2$ h) er-

rer Zeitgeber als die Temperatur ist (vgl. KIRBERGER, 1953; DICKIE, 1958; HOAR und ROBERTSON, 1959). Auf Grund dieser Befunde ließe sich vermuten, daß bei einem 12-Stundentag kaltadaptierte Tiere relativ hitzeresistent sind und warmadaptierte eine verminderte Hitzetoleranz aufweisen, wodurch sich die Entfernung der Meßpunkte verringern würde.

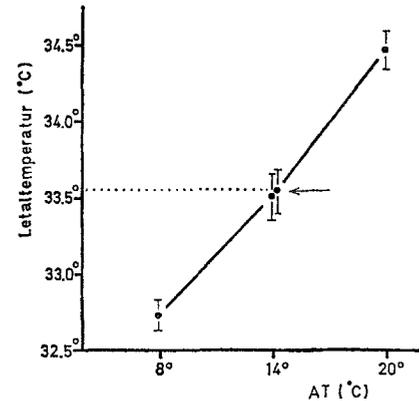


Abb. 3. *Gammarus salinus* (♂♂); Abhängigkeit der Hitzeresistenz von der Adaptationstemperatur (AT). Pfeil: Meßpunkt für inkonstant vorbehandelte Versuchstiere (AT = 8° ↔ 20° C; $\Delta T/2$ h). Senkrechte Bereiche: mittlerer Fehler der Einzelmessungen

Tabelle 1. *Gammarus salinus* (♂♂). Die Abhängigkeit der Hitzeresistenz von der Adaptationstemperatur (AT); Versuchszeit: 14.00 hrs. In dieser und den folgenden Tabellen sind angegeben: mittlere Fehler der Einzelmessungen, Anzahl der Versuche (in Klammern), P-Werte (nach PÄTAU, 1943)

AT (°C)	Letaltemperatur (°C)	Differenz (°C)	P-Wert
8	32,72 ± 0,11 (11)		
14	33,50 ± 0,14 (12)	0,78	< 0,0002
8 ↔ 20	33,53 ± 0,15 (12)	0,03	< 0,2
20	34,46 ± 0,15 (11)	0,93	< 0,0002

Tabelle 2. *Idotea balthica* (♂♂). Abhängigkeit der Überlebenszeit in hohen Temperaturen von der Adaptationstemperatur (AT); Versuchszeit: 16.00 hrs; Versuchstemperatur = 34,5° C. Siehe auch Legende zu Tabelle 1

AT (°C)	Überlebenszeit (sec)	Differenz (sec)	P-Wert
8	131 ± 36 (7)		
14	441 ± 84 (10)	310	< 0,0002
8 ↔ 20	793 ± 105 (11)	352	< 0,0002
20	2781 ± 318 (9)	1988	< 0,0002

reichen ein Maß an Hitzeresistenz, das denen der an 14° C adaptierten annähernd gleichkommt; der Unterschied ist statistisch nicht gesichert.

Der Abstand der Meßpunkte für warm- und kaltadaptierte Tiere ist relativ gering, er beträgt weniger als 2° C, während häufig in der Literatur für andere Arten größere Differenzen angegeben werden (vgl. McLEESE und WILDER, 1958; TODD und DEHNEL, 1960; TSUKUDA, 1960). Allgemein ist zumeist während der warmen Jahreszeit die Hitzeresistenz, während der kalten die Kältetoleranz am größten (vgl. HOAR, 1955; VOGEL, 1966; DREGOLSKAYA, 1967, in: TROSHIN, 1967), wobei die Tageslänge offenbar ein besse-

Idotea balthica. Die Idoteen waren langfristig (mindestens 3 Wochen) an die verschiedenen Vorbehandlungstemperaturen 8°, 14°, 20° und 8° ↔ 20° C, $\Delta T/2$ h) angepaßt. Nach Überführung jeweils eines Individuums in das Hitzebad ($V_T = 34,5$ ° C) wird die Zeit gestoppt, die bis zum Einstellen des Pleopodenschlages verstreicht (Überlebenszeit).

Die Hitzeresistenz steigt mit zunehmender AT (Tabelle 2, Abb. 4): auch hier liegt für hohe Temperaturen eine sinnvolle Resistenzadaptation vor. Der Resistenzgrad der an 14° C angepaßten Tiere nimmt zwar eine Mittel-lage ein, ist jedoch von der rechnerischen Mitte weit entfernt. Das Adaptationsausmaß

ist somit für die verschiedenen AT-Bereiche unterschiedlich.

Zu ähnlichen Ergebnissen wie bei *Idotea balthica* gelangten DICKIE (1958), TSUKUDA (1960), EDNEY (1964), BRATTSTROM und REGAL (1965) und VOGEL (1966). Nach DOUDOROFF (1942) zeigen jedoch an 12°, 20° und 28 °C adaptierte Fische (*Girella nigricans*) nur einen deutlichen Unterschied in den Letaltemperaturen nach der Adaptation an 12° und 20 °C, nicht aber zwischen 20° und 28 °C. Allerdings gelten diese Angaben nur für die Hitzeresistenz (vgl. McLEESE, 1956).

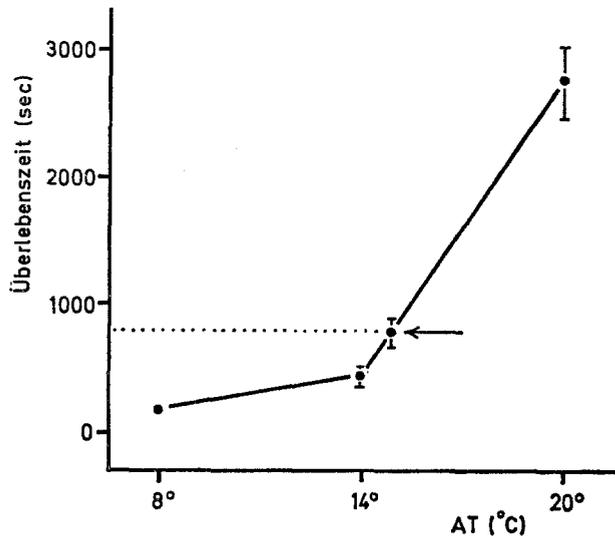


Abb. 4. *Idotea balthica* (♂♂). Abhängigkeit der Hitzeresistenz von der Adaptationstemperatur (AT). Versuchszeit: 16.00 hrs; Versuchstemperatur (VT) = 34,5 °C. Pfeil: Meßpunkt für inkonstant vorbehandelte Versuchstiere (AT = 8° ↔ 20°C; $\Delta T/2$ h)

Idoteen, die an wechselnde Temperaturen adaptiert werden, zeigen gegenüber denen der mittleren AT von 14 °C eine deutlich erhöhte Hitzeresistenz (über 100%). EDNEY (1964) fand, wie erwähnt, eine gleichgerichtete Resistenzverschiebung bei terrestrischen Asseln, HEATH (1963) und BERKHOLZ (1966) wiesen sie bei Fischen nach.

Einfluß des Geschlechts auf die Hitzeresistenz

Gammarus salinus. Eine Unterscheidung des Geschlechts war nur in seltenen Fällen am lebenden Objekt möglich, da der Geschlechtsdimorphismus bei *Gammarus*-Arten wenig ausgeprägt ist und sich makroskopisch auf relative Merkmale beschränkt: geringere Größe, dunklere Färbung und gedrungene Körperform der weiblichen Gammariden im Vergleich zu männlichen (vgl. KINNE, 1954). Die Geschlechts-

bestimmung wurde deshalb nach dem Versuch an den abgetöteten Tieren vorgenommen.

Bei einem Vergleich des Resistenzverhaltens männlicher und weiblicher Individuen lassen sich keine signifikanten Unterschiede feststellen. In manchen Fällen war bei Weibchen nach der Oviposition eine erhöhte Resistenz gegenüber hohen Temperaturen zu beobachten, doch ließ sich dieser Befund nicht absichern.

Es sei noch hinzugefügt, daß an weiblichen Gammariden nur in wenigen Fällen vollausgebildete Oostegite zu finden waren; besonders trat dies bei solchen

Tabelle 3. *Idotea balthica* (♀♀). Abhängigkeit der Hitzeresistenz von der Adaptationstemperatur (AT); Versuchszeit: 16.00 hrs; Versuchstemperatur = 34,5 °C. Siehe auch Legende zu Tabelle 1

AT (°C)	Überlebenszeit (sec)	Differenz (sec)	P-Wert
8	255 ± 69 (9)		
14	637 ± 62 (10)	382	< 0,0002
8 ↔ 20	1217 ± 121 (12)	580	< 0,0002
20	3553 ± 278 (8)	2336	< 0,0002

in Erscheinung, die während der Sommermonate an 8 °C angepaßt waren. Die Frage, ob es sich hierbei um eine temperaturabhängige Reduktion des Oostegitorsten handelt, muß offenbleiben, da die Vermehrung der Gammariden nicht an warme Temperaturen gebunden ist. Nach KINNE (1954) erstreckt sich die Fortpflanzungszeit von *Gammarus salinus* über das ganze Jahr, möglicherweise mit einer Unterbrechung im November und Dezember (vgl. KINNE, 1953 a).

Idotea balthica. Das Verhältnis der Geschlechter im Biotop war nicht einheitlich und betrug im Durchschnitt ♂♂:♀♀ = 4:3 (1968). Zuweilen waren die Proportionen weit zugunsten der männlichen Tiere verschoben (Spätherbst bis zu 80 %).

Neben einer sinnvollen Resistenzadaptation für beide Geschlechter zeigen weibliche Idoteen eine größere Resistenz gegen hohe Temperaturen als männliche, und zwar gilt dies für sämtliche AT-Bereiche (vgl. Tabelle 2 und 3, Abb. 5). Ein größerer Effekt bei ♀♀ findet sich auch bei der Resistenzverschiebung nach inkonstanter Vorbehandlung. Die Unterschiede gegenüber den konstant bei 14 °C gehaltenen ♂♂ und ♀♀ sind mit $P < 0,0002$ signifikant.

In vielen Arbeiten ist der Einfluß des Geschlechts auf temperaturabhängige Reaktionen untersucht worden (z. B. KINNE, 1953 b; SPOOR, 1955; DICKIE, 1958; HOAR, 1959, in: GORBMAN, 1959; TODD und DEHNEL, 1960; TSUKUDA, 1960; EDNEY, 1964); nur in wenigen Fällen war eine Abhängigkeit nachweisbar: TSUKUDA fand bei Versuchen mit Guppys erhöhte

Resistenzbeträge für weibliche Tiere, sowohl bei der Hitze- als auch bei der Kältetoleranz.

Eine Sonderstellung im Resistenzverhalten nahmen die wenigen ♀♀ ein, deren Oostegite nicht in voller Größe ausgebildet waren. In bezug auf alle Anpassungstemperaturen waren sie nicht nur weniger hitzeresistent als ♀♀ mit normal ausgebildeten Ooste-

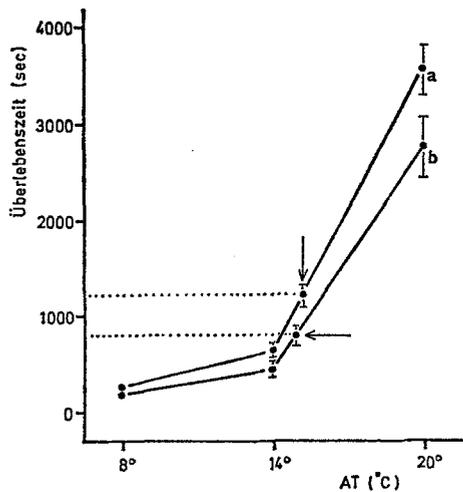


Abb. 5. *Idotea balthica*. Abhängigkeit der Hitzeresistenz von der Adaptationstemperatur (AT). Versuchszeit: 16.00 hrs; Versuchstemperatur = 34,5 °C; a: ♀♀; b: ♂♂. Pfeile: Meßpunkte für inkonstant vorbehandelte Versuchstiere (AT = 8° ↔ 20 °C; $\Delta T/2$ h)

giten, sondern in einigen Fällen sogar hitzeempfindlicher als ♂♂. Sie wurden für weitere Versuche nicht verwendet.

Einfluß des Gewichts auf die Hitzeresistenz

Gammarus salinus. Untersucht wurden Gammariiden, die ca. 3 Wochen an 8° ↔ 20 °C in zwölfstündigem Wechsel ($\Delta T/2$ h) angepaßt waren und deren Gewicht von 7 bis 38 mg variierte (sehr kleine Individuen < 7 mg wurden vom Versuch ausgeschlossen). Für die Bestimmung der Hitzeresistenz wurden beide für *Gammarus* beschriebenen Methoden (Methode 1: langsames Aufheizen, Methode 2: abruptes Umsetzen für 120 sec in extrem hohe Temperaturen) angewendet.

Die Abhängigkeit der Hitzeresistenz vom Gewicht ist bei sämtlichen Gewichtsklassen deutlich (vgl. Abb. 6): größere Individuen sind weniger resistent als kleinere (Methode 1). Auch KINNE (1958) fand bei *Gammarus duebeni* mit steigendem Alter [und SPRAGUE (1963) bei *Gammarus fasciatus* mit steigendem Gewicht] eine zunehmende Hitzeempfindlichkeit.

Wendet man Methode 2 an (abruptes Umsetzen in hohe Temperaturen), so erhält man ähnliche Resultate

(vgl. Abb. 7). Zudem wird deutlich, daß mit einer Verminderung der Hitzeresistenz eine Abnahme einhergeht: die letale Temperaturspanne, d. h. die Differenz zwischen 100 und 0% Überlebensrate, ist für kleinere Individuen sehr groß: 1,6 °C (vgl. Abb. 7c), für große hingegen gering: 0,4 °C (vgl. Abb. 7a).

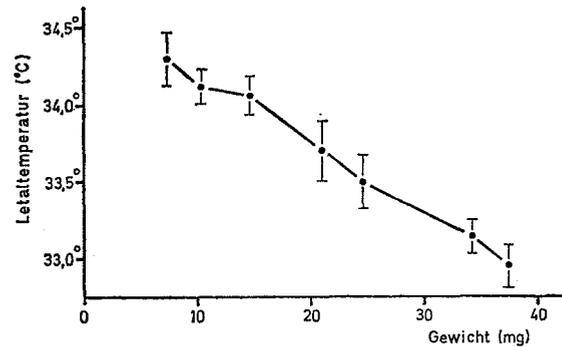


Abb. 6. *Gammarus salinus*. Einfluß des Gewichts auf die Hitzeresistenz. Versuchszeit: 14.00 hrs; Methode 1. Jeder Meßpunkt setzt sich aus 5 bis 6 Einzelmessungen zusammen

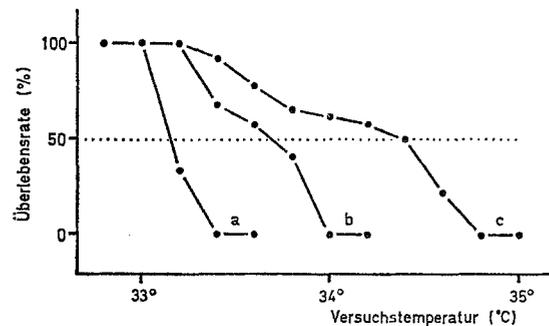


Abb. 7. *Gammarus salinus*. Abhängigkeit der Letaltemperatur vom Gewicht. a: 37,5 mg; b: 24,6 mg; c: 10,5 mg Durchschnittsgewicht. Versuchszeit: 14.00 hrs; Methode 2. Jeder Meßpunkt setzt sich aus 5 bis 7 Einzelmessungen zusammen

Die beiden Methoden erbringen zwar eine in der Tendenz übereinstimmende Abhängigkeit zwischen Gewicht und Hitzetoleranz, die absoluten Letaltemperaturen für die gleichen Gewichtsklassen sind aber nicht identisch: abruptes Umsetzen in hohe Temperaturen führt zu einer größeren Hitzeresistenz, als dies durch langsames Erwärmen bis zum Erreichen der Letaltemperaturen möglich ist. Verschiedentlich ist darauf aufmerksam gemacht worden, daß sowohl Dauer, Geschwindigkeit und Konstanz der Erwärmung als auch die Dauer des Verbleibs in letalen Temperaturen das Resistenzverhalten beeinflussen kann. Es ergibt sich die Frage, ob eine rasch verlaufende

Resistenzadaptation an hohe Temperaturen während des Versuches stattfindet, die zu einer Hitzeresistenzsteigerung führen müßte. So zeigt z. B. *Paramaecium caudatum* bereits nach einer Stunde einen deutlichen Adaptationseffekt (POLJANSKY, 1957; vgl. auch FRY et al., 1946; FRAENKEL, 1968). Jedoch scheint eine Korrelation zwischen sinnvoller Hitzeadaptation und dem geschilderten Phänomen nicht immer gegeben zu sein: bei *Zoothamnium hicketes* läßt sich die Hitzeresistenz durch langsames Heranführen an letale Temperaturen nicht steigern (VOGEL, 1966; vgl. auch BASEDOW, 1969). TSUKUDA und OHSAWA (1958) stellten sogar bei Versuchen mit Guppys *Lebistes reticulatus* fest, daß sich die Temperatur für den Eintritt des Hitzekomas in dem Maße senkt, wie sich die Ge-

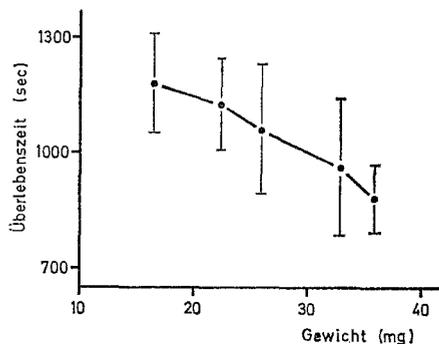


Abb. 8. *Idotea balthica* (♀♀). Einfluß des Gewichts auf die Hitzeresistenz. Versuchstemperatur = 34,5 °C; Versuchszeit: 16.00 hrs; Adaptationstemperatur = 8° ↔ 20°C; AT/2 h. Jeder Meßpunkt setzt sich aus 5 bis 7 Einzelmessungen zusammen

schwindigkeit der Temperaturänderung vermindert; also gerade dort wird die Hitzeresistenz gesenkt, wo eine Adaptation an die VT eher möglich gewesen wäre (vgl. COCKING, 1957; DICKIE, 1958; PRÉCHT et al., 1966). Einen entsprechenden Effekt zeigt *Gammarus*, so daß sich bei kurzfristigem oder plötzlichem Einwirken hoher Temperaturen eher ein anderer Mechanismus vermuten läßt, der zu einer adaptationsunabhängigen Resistenzsteigerung führt.

Idotea balthica. Das Gewicht der gefangenen Idoteen schwankte zwischen 15 und 208 mg für Männchen und 12 und 106 mg für Weibchen, wobei das Maximum der Häufigkeit (♀♀) zwischen 20 und 40 mg lag; untersucht wurden nur ♀♀ (AT = 8° ↔ 20°C; AT/2 h; Gewichtsbereich: 14 bis 38 mg). Selbst innerhalb dieser kleinen Gewichtsspanne lassen sich Unterschiede im Resistenzverhalten beobachten (Abb. 8). Die Resistenz gegen eine hohe Temperatur nimmt mit steigendem Gewicht ab; signifikante Unterschiede zeigen sich allerdings nur zwischen den Gewichtsklassen 16,5 und 36 mg.

Größe, Gewicht und Alter der Versuchstiere sind Faktoren, deren Einfluß auf physiologische Reaktionen (z. B. Leistungs- und Resistenzadaptation) vielfach untersucht wurden (SUMNER und DOUDOROFF, 1938; SMITH, 1940; ELLENBY, 1951; SPOOR, 1955; ELLENBY und EVANS, 1956; DICKIE, 1958; SPAAS, 1959; EDNEY, 1964; BERKHOLZ, 1966). In den meisten Fällen ist eine Abhängigkeit erwähnt, jedoch mit unterschiedlichen Resultaten. BERKHOLZ fand zum Beispiel beim Sauerstoffverbrauch der Nerflinge eine Abhängigkeit vom Gewicht, nicht aber bei der Hitzeresistenz, nach SUMNER und DOUDOROFF sind große Fische (*Gillichthys mirabilis*) hitzeresistenter als kleine.

Periodische Änderungen der Hitzeresistenz

In zahlreichen Fällen fand man sowohl bei Pflanzen als auch bei Tieren tages- und jahresperiodische Empfindlichkeitsschwankungen für Außenfaktoren (z. B. Temperatur, Licht, Gifte; vgl. BÜNNING, 1963). Als wichtiger Zeitgeber für die Jahresrhythmik, welche eine endogene Periodizität mehr oder weniger beeinflussen kann, hat sich neben der Temperatur ganz besonders die Tageslänge erwiesen: nach Adaptationen an eine konstante Temperatur ist häufig im Sommer (Langtag) die Hitzeresistenz, im Winter (Kurztag) die Kälteresistenz am größten (KEIZ, 1953; SCHLIEFER und BLÄSING, 1953; HOAR, 1955; HOAR und ROBERTSON, 1959; ROBERTS, 1960, 1964; VOGEL, 1966; KOSH und HUTCHISON, 1968); Temperaturänderungen dagegen vermögen die Periodik gar nicht oder nur vorübergehend zu beeinflussen (ASCHOFF, 1958; HOFFMANN, 1957; THIELE, 1968).

Tabelle 4 und Abb. 9 zeigen, daß Empfindlichkeitsschwankungen für hohe Temperaturen auch nach konstanter Photoperiode möglich sind: Idoteen, welche langfristig an 20 °C und einen 12-Stundentag angepaßt waren, zeigen im Winter eine deutlich verminderte Hitzeresistenz. Es läßt sich vermuten, daß hier eine von Temperatur und Tageslänge unabhängige Jahresperiodizität vorliegt.

Auch die im Tagesverlauf auftretenden Schwankungen der Hitzeresistenz während der 12-stündigen Lichtphase (Abb. 9) weisen auf eine endogene Rhythmik hin; das Auftreten zweier Maxima unterschiedlicher Intensität („Bigeminus“) ist nach ASCHOFF (1955) für die Mehrzahl tagesperiodischer Funktionen typisch (BETHE, 1941; DINGLE, 1968).

Die Untersuchung einer endogenen Resistenzänderung nach konstanter Photoperiode und Temperaturvorbehandlung ist deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil das Ausmaß einer Resistenzänderung, induziert durch die AT, exakt von einer möglichen endogenen Resistenzverschiebung getrennt werden muß. Abb. 9 macht deutlich, daß sich Idoteen am Beginn und Ende einer Lichtperiode nur unwesentlich in ihrer Resistenz unterscheiden; daraus muß gefolgert wer-

Tabelle 4. *Idotea balthica* (♂♂). Endogene Tagesperiodizität der Hitzeresistenz im Sommer (Juli) und im Winter (Februar); Adaptationstemperatur: 20 °C; Versuchstemperatur: 34,5 °C. Siehe auch Légende zu Tabelle 1

Uhrzeit (hrs)	P-Wert	Sommer	Winter	P-Wert
8.00	< 0,0002	1971 ± 250 (11)	1171 ± 92 (5)	< 0,0002
9.00		—	1301 ± 259 (8)	
10.00	< 0,0002	2268 ± 220 (11)	1788 ± 176 (7)	< 0,0002
11.00		—	1621 ± 284 (9)	
12.00	< 0,0002	1924 ± 276 (15)	—	< 0,0002
13.00		—	1426 ± 174 (7)	
14.00	< 0,0002	2107 ± 281 (7)	—	< 0,0002
15.00		—	1358 ± 170 (9)	
16.00	< 0,0002	2788 ± 318 (9)	1849 ± 301 (6)	< 0,0002
17.00		—	1488 ± 184 (11)	
18.00	< 0,0002	2139 ± 258 (10)	1228 ± 195 (7)	< 0,0002
20.00		1902 ± 198 (9)	1192 ± 104 (6)	

den, daß zu verschiedenen Tageszeiten lediglich die 8.00 hrs- und 20.00 hrs-Werte, ansonsten nur Werte gleicher Tageszeit, unmittelbar miteinander vergleichbar sind.

Gammarus. Unter gleichen Bedingungen (AT = 20 °C, 12-Stundentag) zeigten Gammariden keine nennenswerten Schwankungen der Hitzeresistenz während des Tages, so daß hier auf die Wiedergabe der erhaltenen Werte verzichtet werden kann. Es ließ sich in orientierenden Versuchen ebenfalls beobachten, daß die Widerstandsfähigkeit gegen hohe Temperaturen in den Wintermonaten herabgesetzt war.

Zeitlicher Verlauf der Resistenzänderung nach ein- oder mehrmaligem Temperaturwechsel

Untersuchungen an *Gammarus salinus*

Änderung der Hitzeresistenz nach Umadaptation.

Für die Untersuchung eines Adaptationsprozesses und dessen zeitlicher Abhängigkeit von der Richtung der Temperaturänderung, wurden langfristig an 8 °C angepaßte Gammariden in 20 °C, an 20 °C angepaßte in 8 °C überführt. Die Änderungsgeschwindigkeit der Temperatur betrug gleichermaßen ca. 1 C°/Std, alle anderen Daten blieben konstant (12-Std-Tag, 16% S etc.). Täglich wird für beide Gruppen die Hitzeresistenz bestimmt (Methode 1: langsames Aufheizen; Versuchszeit: 14.00 hrs).

In den ersten Tagen nach der Umsetzung ist die Geschwindigkeit der sinnvollen Resistenzänderung sehr groß (Tabelle 5 und Abb. 10) und verringert sich in dem Maße, wie sich die Resistenz dem Endwert nähert. Nach 12 bis 13 Tagen ist die Umadaptation für beide Gruppen abgeschlossen (Pfeile in Abb. 10). Hieraus geht hervor, daß die Dauer des Adaptationsprozesses nicht durch die Richtung der Temperaturänderung beeinflusst wird; das häufig beobachtete Phänomen einer temperaturabhängigen Adaptation — welche sich meist darin äußert, daß eine Adaptation an hohe Temperaturen schneller erfolgt als an tiefe (z. B. DOUDOROFF, 1942; BRETZ, 1946; PRECHT et al., 1955; SPOOR, 1955 und PRECHT et al., 1966) — ist somit bei *Gammarus salinus* nicht nachweisbar.

Es ist bemerkenswert, daß nach VOGEL (1966) auch bei einem Epizoon der marinen Gammariden (*Zoothamnium hiketes*) der Adaptationsmechanismus unabhängig von der Temperatur verläuft.

BERKHOLZ (1966) hatte die schon einleitend erwähnte und auch für *Idotea balthica* zutreffende (Abb. 16) Verschiebung der Letaltemperaturen nach inkonstanter Vorbehandlung im wesentlichen auf die

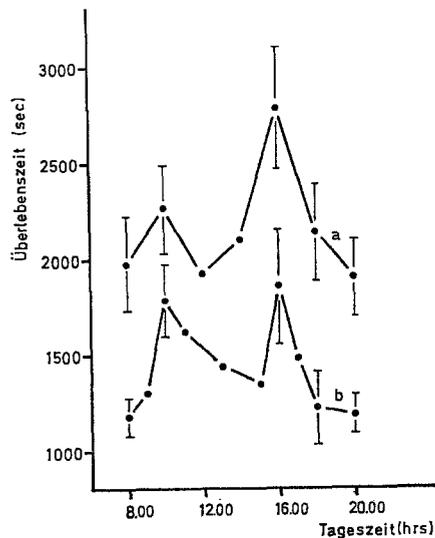


Abb. 9. *Idotea balthica* (♂♂). Abhängigkeit der Hitzeresistenz von der Tageszeit. a: im Sommer (Juli); b: im Winter (Februar); Adaptationstemperatur = 20 °C; Versuchstemperatur = 34,5 °C; Lichtperiode stets Hell:Dunkel = 12:12 Std

Tabelle 5. *Gammarus salinus*; Änderung der Hitzeresistenz nach einem Wechsel der Anpassungstemperatur; Versuchszeit: 14.00 hrs. AT: Adaptationstemperatur. Siehe auch Legende zu Tabelle 1

Adaptationsdauer (Tage)	AT = 20° → 8°C (Letaltemperatur °C)	P-Wert	AT = 8° → 20°C (Letaltemperatur °C)
1	33,61 ± 0,11 (9)	—	33,65 ± 0,10 (12)
2	33,50 ± 0,13 (8)	< 0,0002	33,93 ± 0,13 (8)
3	33,33 ± 0,09 (12)	< 0,0002	34,08 ± 0,08 (12)
4	33,20 ± 0,10 (12)	< 0,0002	34,19 ± 0,10 (9)
5	33,18 ± 0,08 (12)	< 0,0002	34,30 ± 0,11 (6)
6	33,12 ± 0,08 (13)	< 0,0002	34,30 ± 0,09 (12)
7	32,97 ± 0,11 (12)	< 0,0002	34,27 ± 0,09 (12)
8	32,99 ± 0,09 (12)	< 0,0002	34,37 ± 0,08 (12)
9	32,92 ± 0,07 (13)	< 0,0002	34,40 ± 0,07 (12)
10	32,92 ± 0,12 (12)	< 0,0002	34,41 ± 0,08 (13)
11	32,91 ± 0,12 (9)	< 0,0002	34,41 ± 0,08 (13)
12	32,85 ± 0,09 (12)	< 0,0002	34,44 ± 0,11 (12)
13	32,80 ± 0,10 (12)	< 0,0002	34,48 ± 0,10 (12)
14	32,79 ± 0,08 (13)	< 0,0002	34,47 ± 0,09 (12)
15	32,81 ± 0,13 (12)	< 0,0002	34,44 ± 0,08 (12)
16	32,84 ± 0,10 (12)	< 0,0002	34,45 ± 0,10 (12)
17	32,83 ± 0,10 (12)	—	—

oft zu beobachtende Temperaturabhängigkeit des Adaptationsmechanismus zurückgeführt. Man muß allerdings bei einem 12-Std-Rhythmus nicht die Endstadien bei Umadaptationsversuchen betrachten, sondern die Wirkung der ersten 12 Std. Auch unter diesen Gesichtspunkten zeigt sich in Abb. 10 keine Temperaturabhängigkeit des Adaptationsmechanismus, so daß die mittlere Lage des Letalpunktes nach inkonstanter Vorbehandlung in Abb. 3 verständlich wird.

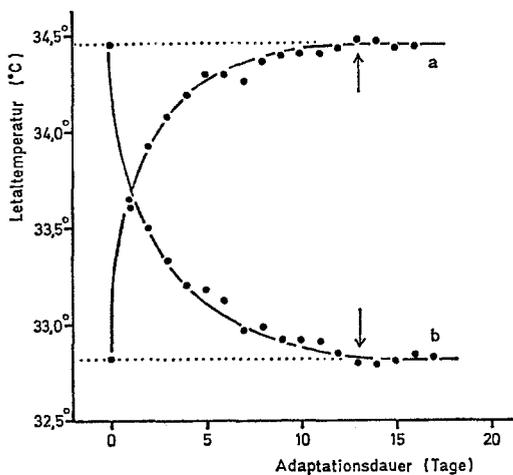


Abb. 10. *Gammarus salinus*. Änderung der Hitzeresistenz bei der Umadaptation von Adaptationstemperatur (AT) = 8° → 20°C (a) und von AT = 20° → 8°C (b). Die Pfeile zeigen jeweils das Ende eines Adaptationsvorganges an. Versuchszeit: 14.00 hrs

Zeitlicher Verlauf der Hitzeresistenz nach Überführung in wechselnde Temperaturen. Ein einmaliger Temperaturwechsel wird von *Gammarus salinus* mit einer Resistenzänderung beantwortet; unabhängig davon, ob die Temperatur erhöht oder gesenkt wird, verändert sich die Hitzeresistenz mit gleicher Geschwindigkeit. Es stellt sich die Frage, ob dieser Adaptationsmechanismus sich auch bei Einwirkung tagesperiodisch schwankender Temperaturen auswirkt und ob eine Verkürzung der Dauer für den Temperaturwechsel von $\Delta T/2h$ auf $\Delta T/1h$ einen Einfluß darauf hat.

Zwei Gruppen kaltadaptierter Gammariden wurden in wechselnde Temperaturen überführt (8° und 20°C in zwölfstündigem Rhythmus). Für Gruppe 1 vollzieht sich der Temperaturwechsel jeweils in 2 Std ($\Delta T/2h$), für Gruppe 2 in 1 Std ($\Delta T/1h$). Der zeitliche Verlauf der Resistenzänderung wurde für beide Gruppen anfangs täglich, später in Abständen von 2 bis 4 Tagen gemessen (Versuchszeit: 14.00 hrs).

Nach Ablauf weniger Tage ist die Hitzeresistenz der ersten Gruppe ($\Delta T/2h$) auf ein mittleres Maß angestiegen, welches bis zum Ende der Versuchsserie (nach ca. 3 Wochen) beibehalten wird (Tabelle 6 und Abb. 11 b). Gruppe 2 ($\Delta T/1h$) dagegen reagiert auf die Wechseltemperaturen mit einer signifikanten Resistenzsteigerung weit über das Mittelmaß hinaus (Abb. 11 a); nach gut 10 Tagen hat sich die Hitzeresistenz soweit erhöht, daß sie beinahe der für warmadaptierte Gammariden gleichkommt. Eine eventuell später einsetzende Angleichung an die untere Kurve ist auszuschließen, da bereits nach 20 Tagen infolge der Temperatureinwirkung über 90% dieser Versuchstiere tot

Tabelle 6. *Gammarus salinus*. Änderung der Hitzeresistenz (Letaltemperatur °C) nach Überführung von Adaptationstemperatur (ΔT) = 8° in ΔT = 8° ↔ 20°C; Versuchszeit: 14.00 hrs. Siehe auch Legende zu Tabelle 1

Tage in ΔT = 8° ↔ 20°C	$\Delta T/1$ h	P-Wert	$\Delta T/2$ h
1	33,16 ± 0,10 (7)	—	33,33 ± 0,19 (29)
2	33,40 ± 0,18 (8)	—	33,44 ± 0,15 (26)
3	33,70 ± 0,20 (9)	< 0,0002	33,52 ± 0,14 (10)
4	—	—	33,55 ± 0,13 (9)
5	33,85 ± 0,12 (6)	—	—
6	33,91 ± 0,17 (14)	< 0,0002	33,55 ± 0,11 (9)
8	34,09 ± 0,12 (6)	< 0,0002	33,58 ± 0,10 (22)
10	34,31 ± 0,21 (10)	< 0,0002	33,52 ± 0,15 (11)
13	34,38 ± 0,24 (7)	< 0,0002	33,54 ± 0,25 (12)
15	34,19 ± 0,26 (10)	—	—
19	34,09 ± 0,20 (6)	—	—
21	—	—	33,50 ± 0,21 (7)

sind, der Resistenzverlust somit wohl eher als Folge einer allgemeinen Schwächung aufzufassen ist.

Für das Resistenzverhalten nach Einwirkung periodisch wechselnder Temperaturen ergibt sich folgendes Bild: eine von der Richtung der Temperaturänderung unabhängige Adaptation (Abb. 10) führt nach inkonstanter Vorbehandlung ($\Delta T/2$ h) zur Einstellung eines mittleren Resistenzwertes (wie er für 14°C-adaptierte Gammariden typisch ist, Abb. 11 b und Abb. 3), so daß hier die Erklärung von BERKHOLZ (1966) zutrifft. Ein schneller Temperaturwechsel ($\Delta T/1$ h) führt zu einer Resistenzsteigerung (Kurve a), wahrscheinlich durch eine starke zusätz-

liche Stresswirkung, die von den Tieren viel schlechter vertragen wird als ein Wechsel von $\Delta T/2$ h.

Tagesverlauf der Hitzeresistenz nach inkonstanter Vorbehandlung. Das ermittelte Resistenzverhalten nach Aufenthalt in periodisch schwankenden Temperaturen (Abb. 4) kann jedoch keinen Aufschluß darüber geben, ob die Hitzeresistenz auch im Tagesverlauf unverändert bleibt. Es wird daher geprüft, inwieweit sie von der inkonstanten Vorbehandlung beeinflusst wird (wie erwähnt fehlt bei *Gammarus* eine endogene Tagesrhythmik weitgehend).

Tabelle 7 und Abb. 12 zeigen, daß die Hitzeresistenz im Laufe des Tages (20°C-Phase) stark ansteigt. Somit folgt jedem Wechsel der Temperatur ein Wechsel der Hitzeresistenz (bei 20°C tagsüber Erhöhung, bei 8°C nachts Senkung der Resistenz) und zwar auch dann noch, wenn die Tiere langfristig inkonstanten Temperaturen ausgesetzt waren. Der täg-

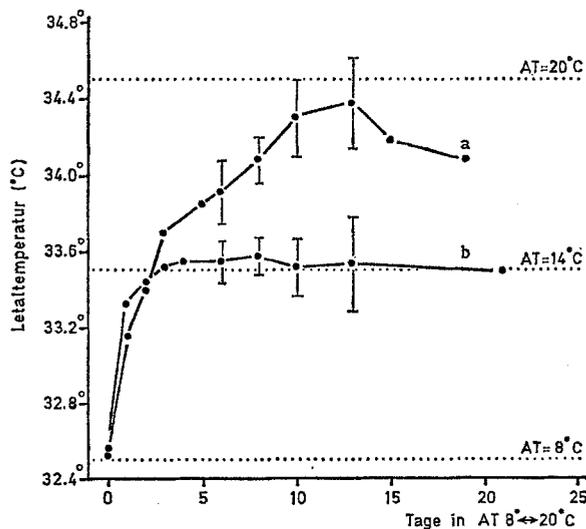


Abb. 11. *Gammarus salinus*. Änderung der Hitzeresistenz nach einer Umsetzung von Adaptationstemperatur (ΔT) = 8° in ΔT = 8° ↔ 20°C. a: $\Delta T/1$ h; b: $\Delta T/2$ h. Versuchszeit: 14.00 hrs

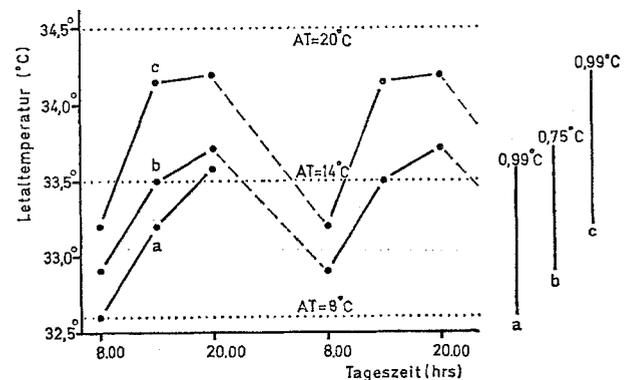


Abb. 12. *Gammarus salinus*. Tagesperiodische Schwankungen der Hitzeresistenz nach 14-tägiger Anpassung an Adaptationstemperatur (ΔT) = 8° ↔ 20°C. a: einmaliger Wechsel von ΔT = 8° nach 20°C; b: $\Delta T/2$ h und c: $\Delta T/1$ h. Rechts sind die Gesamtdifferenzen in °C aufgetragen

Tabelle 7. *Gammarus salinus*. Tagesschwankung der Hitzeresistenz (Letaltemperatur °C); a: Überführung von Adaptationstemperatur (AT) = 8° in 20°C ($\Delta T/2$ h); b: 14 Tage Aufenthalt in AT = 8° \leftrightarrow 20°C ($\Delta T/1$ h); c: 14 Tage Aufenthalt in AT = 8° \leftrightarrow 20°C ($\Delta T/2$ h); |—|: $P < 0,0002$. Siehe auch Legende zu Tabelle 1

Uhrzeit (hrs)	a	b	c
8.00	32,59 \pm 0,15 (24)	33,20 \pm 0,21 (7)	32,92 \pm 0,19 (13)
14.00	33,20 \pm 0,06 (28) —	34,14 \pm 0,15 (11) —	33,50 \pm 0,20 (7)
20.00	33,58 \pm 0,15 (18)	34,19 \pm 0,20 (9) —	33,67 \pm 0,10 (11)

liche Resistenzverlauf ähnelt einer ungedämpften Schwingung, deren Maxima und Minima zeitlich mit dem Ende der jeweiligen Temperaturphase zusammenfallen und deren Amplitude um so größer ist, je schneller die Temperatur gewechselt wird.

Betrachtet man die Resistenzzunahme nach einem einmaligen Wechsel von 8° auf 20°C (nach vorheriger Adaptation an 8°C; vgl. Abb. 12a) als größtmögliche AT-bezogene Veränderung, so ist jede Einschränkung dieser Resistenzspanne nach inkonstanter Vorbehandlung im Sinne einer Anpassung an den Temperaturwechsel zu deuten. Übereinstimmend mit den vorherigen Ergebnissen (Abb. 3 und 11b) ist diese Tendenz nur bei Temperaturänderungen von $\Delta T/2$ h zu finden (Abb. 12b, rechts), nicht jedoch bei $\Delta T/1$ h (Abb. 12c, rechts). Bei der Kurve c, die erwartungsgemäß nach höheren Werten der Letaltemperatur verlagert ist, wirkt sich wieder in starkem Maße eine Stresswirkung (ähnlich wie beim heat hardening) aus.

Untersuchungen an *Idotea balthica*

Änderung der Hitzeresistenz nach Umadaptation.

Der Nachweis einer Resistenzadaptation kann entweder durch den Resistenztest an lange bei verschiedenen Temperaturen gehaltenen Tieren vorgenommen werden (Abb. 4) oder dadurch, daß man die Resistenzänderung nach einem Wechsel der AT zeitlich verfolgt. Von den beiden Möglichkeiten ist die letztere insofern günstiger, da durch sie zugleich eine mögliche Temperaturabhängigkeit der Adaptationsprozesse (p. 20) deutlich wird.

Idoteen, die an 8°C angepaßt waren, wurden in 20°C, an 20°C adaptierte in 8°C umgesetzt. Die Dauer für den Temperaturwechsel betrug jeweils 12 Std. Alle 24 Std wurde die Hitzeresistenz für beide Gruppen um 16.00 hrs bestimmt; VT = 34,5°C.

Für die Durchführung dieser Versuche ist es zweckmäßig, die Tiere von hohen ATs in tiefe — bzw. umgekehrt — zu überführen, und nicht die Umsetzung von einer mittleren AT ausgehend vorzunehmen, wie es vielfach in der Literatur zu finden ist (z. B. EDNEY, 1964; VOGEL, 1966). Wie auf p. 16 berichtet (Abb. 4

und 5), ist bei gleicher Differenz zwischen den Anpassungstemperaturen der Resistenzunterschied (gemessen in sec Überlebenszeit) zwischen 14°- und 20°C-Tieren wesentlich größer als zwischen 14°- und 8°C-Tieren. Im ersten Falle wäre demnach bei einer Umsetzung (von 14° nach 20°C) ein bedeutend größerer Resistenzgewinn zu erzielen, als im umgekehrten Falle ein Resistenzverlust; dies könnte eine nicht charakteristische Temperaturabhängigkeit bei der Umadaptation vortäuschen.

Sowohl männliche als auch weibliche Idoteen zeigen eine deutliche Temperaturabhängigkeit der Adaptation (Abb. 13 und 14; Tabelle 8); nach der Überführung von 8° in 20°C ist die Umadaptation in ca. 14 Tagen abgeschlossen, im umgekehrten Falle erst nach ca. 21 Tagen. Die anfängliche Geschwindigkeit der Resistenzänderung innerhalb eines Tages (sec Überlebenszeit) zeigt jedoch keine Temperaturab-

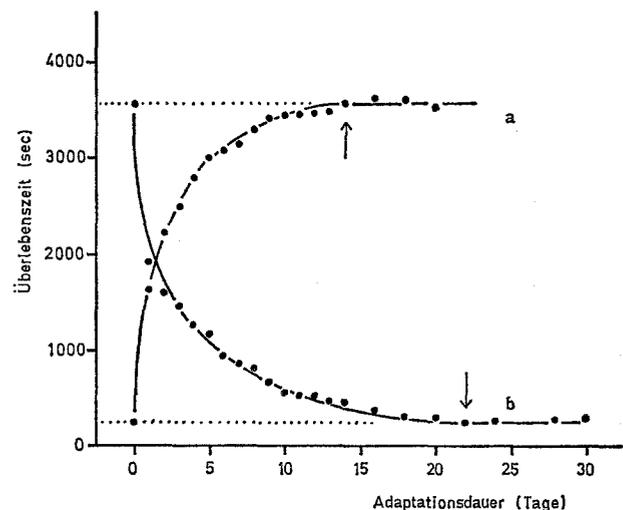


Abb. 13. *Idotea balthica* (♀♀). Änderung der Hitzeresistenz nach der Umadaptation von Adaptationstemperatur (AT) = 8° in 20°C (a) und von AT = 20° in 8°C (b). Die Pfeile zeigen jeweils das Ende eines Adaptationsvorganges an. Versuchszeit: 16.00 hrs; Versuchstemperatur = 34,5°C

hängigkeit bei ♀♀; bei ihnen läßt sich unabhängig von der Richtung des Temperaturwechsels eine annähernd gleich große Änderungsrate beobachten (Abb. 13). Bei ♂♂ zeigt sich erstaunlicherweise eine Verzögerung der Umadaptationsgeschwindigkeit bei der Umsetzung von 8° nach 20 °C (Abb. 14). Dieses Resistenzverhalten

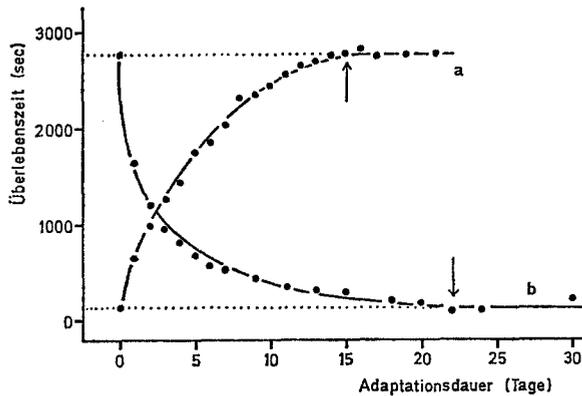


Abb. 14. *Idotea balthica* (♂♂). Änderung der Hitzeresistenz nach der Umadaptation von Adaptationstemperatur (AT) = 8° in 20 °C (a) und von AT = 20° in 8 °C (b). Die Pfeile zeigen jeweils das Ende eines Adaptationsvorganges an. Versuchszeit: 16.00 hrs; Versuchstemperatur = 34,5 °C

der ♂♂ müßte, wenn man BERKHOLZ's Erklärung (1966) zugrunde legt, eine Verschiebung des Letalpunktes nach inkonstanter Vorbehandlung zu tieferen Temperaturen hin bewirken, was nach Abb. 4 nicht der Fall ist, wenn auch hier der unterschiedliche Adaptationseffekt in den verschiedenen AT-Bereichen als Komplikation hinzukommt und bewirkt, daß niedrige ATs weniger wirksam sind.

Um das Resistenzverhalten nach einem Aufenthalt in periodisch schwankenden Temperaturen (8° ↔ 20 °C) besser analysieren zu können, wird eingehender geprüft, wie sich die Hitzeresistenz nach einem einmaligen Wechsel der Temperatur (8° → 20 °C, 20° → 8 °C) in den ersten 12 Std ändert. Für diese Kontrollversuche müssen die gleichen Voraussetzungen für den Temperaturwechsel geschaffen werden, wie sie für die inkonstante Vorbehandlung vorgegeben sind ($\Delta T/2$ h; $\Delta T/1$ h; zum Vergleich ist hier auch eine abrupte Umsetzung untersucht). Vor der Temperaturänderung waren die Idoteen (♂♂) langfristig an 8° bzw. 20 °C angepaßt; alle 4 Std wird die Hitzeresistenz der 6 Gruppen getestet.

Aus Abb. 15 ist zu entnehmen, daß die Änderung der Hitzeresistenz desto größer ist, je schneller die Temperatur gewechselt wurde (ein wesentlicher Unterschied abrupter Temperaturumkehr gegenüber einem $\Delta T/1$ h ist jedoch nicht mehr nachweisbar). In allen

Tabelle 8. *Idotea balthica*. Änderung der Hitzeresistenz (Überlebenszeit in sec) bei der Umadaptation von Adaptationstemperatur (AT) = 8° nach 20 °C und von AT = 20° nach 8 °C. Jeder Wert setzt sich aus 6 bis 7 Einzelmessungen zusammen; Versuchstemperatur = 34,5 °C; Versuchszeit: 16.00 hrs. Siehe auch Legende zu Tabelle 1

AT = 8° → 20 °C ♂♂	P-Wert	AT = 20° → 8 °C ♂♂	Adaptations- dauer (Tage)	AT = 8° → 20 °C ♀♀	P-Wert	AT = 20° → 8 °C ♀♀
435 ± 46	—	1636 ± 175	1	1640 ± 154	—	1910 ± 223
990 ± 102	—	1198 ± 142	2	2230 ± 196	—	1595 ± 174
1274 ± 107	< 0,0002	962 ± 101	3	2513 ± 268	< 0,0002	1425 ± 168
1439 ± 162	< 0,0002	810 ± 104	4	2802 ± 307	< 0,0002	1230 ± 150
1768 ± 159	< 0,0002	682 ± 84	5	2992 ± 274	< 0,0002	1145 ± 126
1862 ± 197	< 0,0002	587 ± 62	6	3081 ± 323	< 0,0002	920 ± 131
2041 ± 225	< 0,0002	551 ± 51	7	3157 ± 344	< 0,0002	840 ± 104
2321 ± 208	< 0,0002	542 ± 73	8	3306 ± 321	< 0,0002	805 ± 99
2352 ± 241	< 0,0002	438 ± 60	9	3417 ± 367	< 0,0002	660 ± 112
2437 ± 277	< 0,0002	335 ± 44	10	3430 ± 304	< 0,0002	555 ± 103
2567 ± 210	< 0,0002	352 ± 36	11	3458 ± 373	< 0,0002	530 ± 79
2656 ± 301	< 0,0002	330 ± 28	12	3465 ± 412	< 0,0002	530 ± 84
2708 ± 294	< 0,0002	308 ± 49	13	3482 ± 384	< 0,0002	475 ± 63
2758 ± 322	—	—	14	3565 ± 323	< 0,0002	450 ± 58
2782 ± 412	< 0,0002	301 ± 52	15	—	—	—
—	—	291 ± 37	16	3611 ± 374	< 0,0002	365 ± 61
2763 ± 314	—	—	17	—	—	—
—	—	207 ± 24	18	3602 ± 390	< 0,0002	295 ± 49
2771 ± 281	—	—	19	—	—	—
—	—	181 ± 31	20	3509 ± 365	< 0,0002	305 ± 41
2775 ± 337	—	—	21	—	—	—
—	—	117 ± 19	22	—	—	230 ± 33
2762 ± 255	< 0,0002	123 ± 29	24	—	—	260 ± 48
—	—	—	28	—	—	270 ± 48
—	—	147 ± 32	30	—	—	285 ± 37

Fällen wird die Senkung der Temperatur mit einem schnellen Resistenzverlust beantwortet, eine Erhöhung mit einem vergleichbar geringen Resistenzgewinn. Nach Ablauf von 12 Std entspricht die Hitzeresistenz für sämtliche Gruppen annähernd der Resistenz für an 14 °C adaptierte Idoteen (punktierte Linie in Abb. 15), wobei jedoch nach einer Temperatursenkung dieser Wert schneller erreicht bzw. überschritten wird.

Zeitlicher Verlauf der Hitzeresistenz nach Überführung in wechselnde Temperaturen. Bisherige Untersuchungen über das Resistenzverhalten nach inkonstanter Vorbehandlung beziehen sich auf eine langfristige Anpassungszeit. An dieser Stelle soll die Hitzeresistenz verfolgt (beginnend mit einer Umsetzung von $\Delta T = 8^\circ\text{C}$ in $\Delta T = 8^\circ \leftrightarrow 20^\circ\text{C}$) und beobachtet werden, ob sie auch hier gesteigert werden kann, wenn die Dauer des Temperaturwechsels von $\Delta T/2$ h auf $\Delta T/1$ h verkürzt wird.

Zwei Gruppen kaltadaptierter (8 °C) Idoteen ($\delta\delta$) werden, beginnend mit der 20 °C-Phase um 8.00 hrs, alternierenden Temperaturen ausgesetzt ($8^\circ \leftrightarrow 20^\circ\text{C}$). Für die erste Gruppe vollzieht sich der Temperaturwechsel jeweils in 2 Std ($\Delta T/2$ h), für die zweite in 1 Std ($\Delta T/1$ h). Täglich — später in größerem Abstände — wird die Hitzeresistenz beider Gruppen zu verschiedenen Tageszeiten gemessen (8.00, 16.00 und 20.00 hrs). Die Ergebnisse sind in Abb. 16, 17 und 18 dargestellt.

Nach Überführung der Idoteen in periodisch schwankende Temperaturen erhöht sich die Hitzeresistenz anfangs schnell und erreicht nach Ablauf von

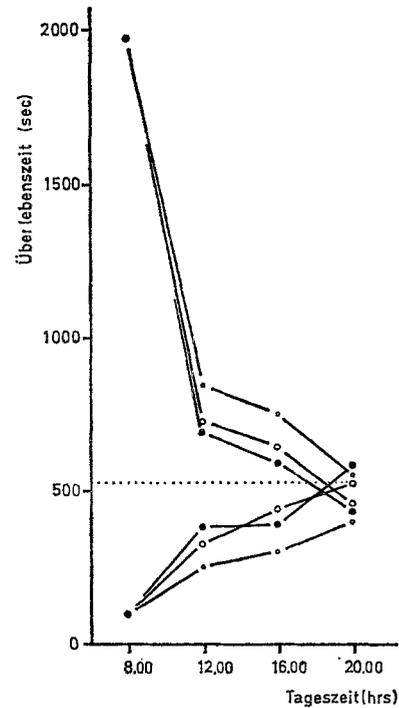


Abb. 15. *Idotea balthica* ($\delta\delta$). Änderung der Hitzeresistenz in den ersten 12 Std nach einem Temperaturwechsel von Adaptationstemperatur (ΔT) = 20° in 8°C (obere Kurvenschar) und von $\Delta T = 8^\circ$ in 20°C (untere Kurvenschar). ○—○: $\Delta T/2$ h; ○—○: $\Delta T/1$ h; ●—●: abrupter Wechsel. Die gestrichelte Linie zeigt die Resistenz der an 14 °C adaptierten Idoteen an. Versuchstemperatur = 34,5 °C. Jeder Meßpunkt setzt sich aus 6 bis 11 Einzelmessungen zusammen

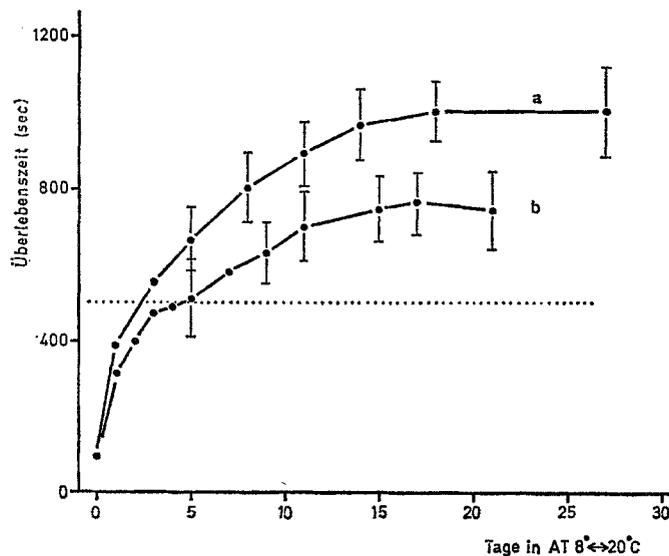


Abb. 16. *Idotea balthica* ($\delta\delta$). Hitzeresistenz in Abhängigkeit von der Aufenthaltsdauer in Adaptationstemperatur (ΔT) = $8^\circ \leftrightarrow 20^\circ\text{C}$. a: $\Delta T/1$ h; b: $\Delta T/2$ h; Versuchszeit: 16.00 hrs; Versuchstemperatur = 34,5 °C. Die gepunktete Linie zeigt die Hitzeresistenz für $\Delta T = 14^\circ\text{C}$ an. Jeder Meßpunkt setzt sich aus 7 bis 14 Einzelmessungen zusammen

ca. $2\frac{1}{2}$ Wochen einen Endwert. Von beiden Gruppen (Abb. 16; $b: \Delta T/2$ h und $a: \Delta T/1$ h) wird die Resistenz der an 14°C adaptierten Idoteen (Abb. 16: gepunktete Linie) signifikant überschritten und zwar desto mehr, je schneller die Temperaturen während der Vorbehandlung wechselten. Somit führt nicht nur die Abfolge gleichbleibender Temperaturänderungen zu einer Erhöhung der Hitzeresistenz (verglichen mit der

hinzu, wobei für Stresseffekte spricht, daß die Kurve a in Abb. 16 deutlich über der Kurve b liegt.

Am Ende einer jeweiligen Temperaturperiode (20.00 hrs: Ende der 20°C -Phase, 8.00 hrs: Ende der 8°C -Phase) vermindert sich der Resistenzunterschied zwischen den beiden Gruppen (a und b in Abb. 17 und 18). Der Einfluß des Temperaturwechsels, der sich in einem signifikanten Resistenzunterschied zwischen

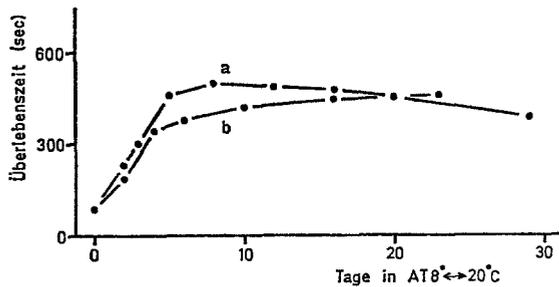


Abb. 17. *Idotea balthica* (♂♂). Legende: siehe Abb. 16, jedoch Versuchszeit: 8.00 hrs

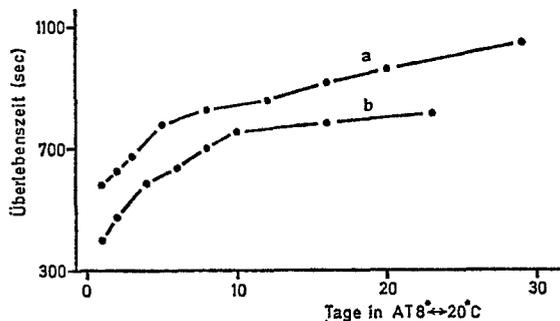


Abb. 18. *Idotea balthica* (♂♂). Legende: siehe Abb. 16, jedoch Versuchszeit: 20.00 hrs

mittleren ΔT), sondern auch der Geschwindigkeit des Temperaturwechsels kommt eine Bedeutung zu, was durch die verschiedene Reaktion auf $\Delta T/2$ h und $\Delta T/1$ h deutlich wird. Der in den ersten Tagen zu beobachtende Anstieg der Hitzeresistenz läßt sich als Adaptationseffekt deuten: die 12stündige Einwirkung warmer Temperaturen (20°C) nach vorheriger Anpassung an 8°C muß im Rahmen einer sinnvollen Hitzeadaptation zu einer Resistenzsteigerung führen (gleiches gilt für Gammariden). Ein weiterer Anstieg über das Mittelmaß hinaus ist hingegen weitgehend unabhängig von dem für Idoteen typischen Adaptationsmechanismus; die Erklärung von BERKHOLZ (1966) kann somit für diese Ergebnisse nicht herangezogen werden. Es kommen wiederum andere Phänomene

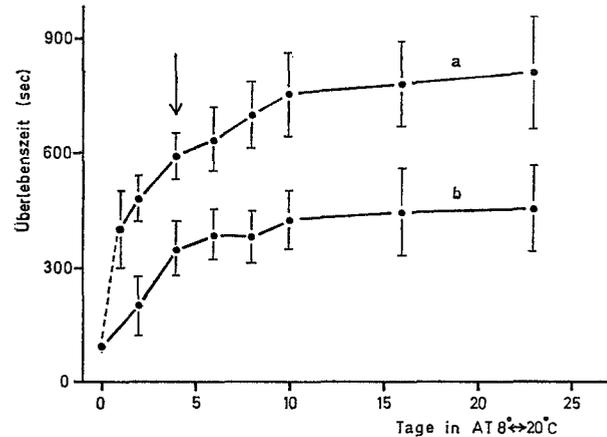


Abb. 19. *Idotea balthica* (♂♂). Zeitlicher Verlauf der Hitzeresistenz nach Überführung von Adaptationstemperatur = 8° in $8^\circ \leftrightarrow 20^\circ\text{C}$ ($\Delta T/2$ h). a : Versuchszeit 20.00 hrs; b : Versuchszeit 8.00 hrs; Versuchstemperatur = $34,5^\circ\text{C}$. Der Pfeil zeigt den Zeitpunkt der größten Näherung der beiden Kurven (nach der Umsetzung um 8.00 hrs konnte am ersten Tag nur der 20.00 hrs-Wert gemessen werden, alle weiteren Werte für 8.00 hrs und 20.00 hrs desselben Tages liegen übereinander)

$\Delta T/2$ h und $\Delta T/1$ h zeigt, verliert mit zunehmender zeitlicher Entfernung von der Temperaturumkehr seine Bedeutung für das Resistenzverhalten. Aus dem Unterschied beider Abbildungen läßt sich schließen, daß ein Temperaturwechsel von 8° nach 20°C die Hitzeresistenz nachhaltiger zu beeinflussen vermag als ein Wechsel gleichen Ausmaßes von 20° nach 8°C .

Tagesschwankungen der Hitzeresistenz während des Aufenthaltes bei inkonstanten Temperaturen. Auch bei *Idotea balthica* verläuft die Anpassung an neue Temperaturen relativ rasch (Abb. 15), so daß sie wiederum bei inkonstanter Vorbehandlung zu dauernden Schwankungen der Resistenz führen muß. Hinzu kommt hier allerdings ein circadianer Rhythmus (Abb. 9), der sich jedoch in den beiden gewählten Versuchszeiten nicht auswirkt. Es sind immer dann die größten Anpassungseffekte zu erwarten, wenn die Dauer einer jeweiligen Temperatureinwirkung ihr Maximum erreicht, also am Ende jeder Temperaturphase unmittelbar vor dem Wechsel (8.00 hrs und 20.00 hrs).

Für beide Gruppen von männlichen Idoteen ($\Delta T/2$ h und $\Delta T/1$ h) wurde die Hitzeresistenz nach Überführen von $\text{AT} = 8^\circ$ in $\text{AT} = 8^\circ \leftrightarrow 20^\circ\text{C}$ zweimal

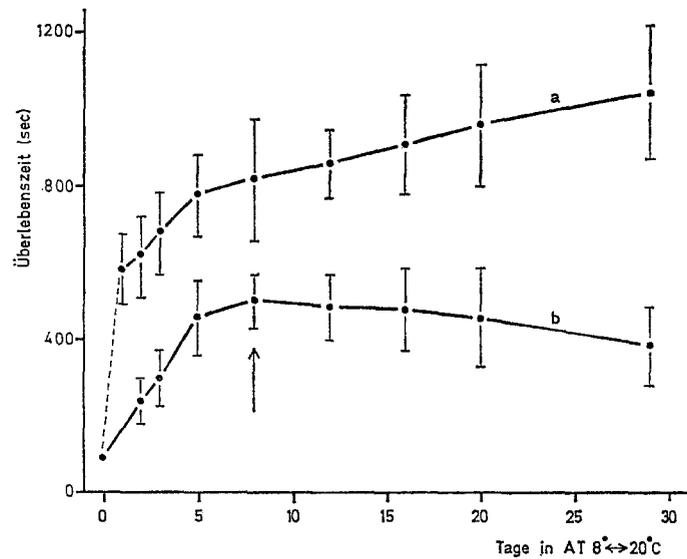


Abb. 20. *Idotea balthica* (♂♂). Legende: siehe Abb. 19, jedoch $\Delta T/1$ h

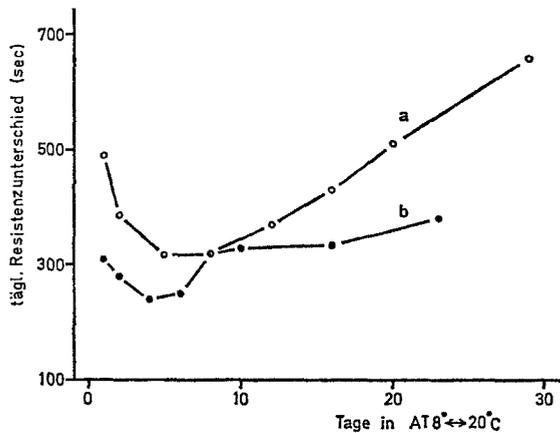


Abb. 21. *Idotea balthica* (♂♂). Tägliche Differenzen der Hitzeresistenz in Abhängigkeit von der Aufenthaltsdauer in Adaptationstemperatur (ΔT) = 8° ↔ 20°C. a: $\Delta T/1$ h; b: $\Delta T/2$ h. Versuchstemperatur = 34,5°C

täglich um 8.00 hrs und um 20.00 hrs bestimmt (Tabelle 9 und Abb. 19 und 20).

Die Ordinatenwerte der Kurven der Abb. 19 und 20 (a: 20.00 hrs und b: 8.00 hrs) charakterisieren fortlaufend den täglichen Resistenzunterschied, ihre Differenz jeweils den Resistenzunterschied an einem Tage. Nach beiden Abbildungen vollzieht sich mit jedem Wechsel der Temperatur eine Änderung der Hitzetoleranz: alle 24 Std kommt es zu einer zweimaligen Umstellung (beginnende Umadaptation), tagsüber (20°C) zu einer Erhöhung, nachts (8°C) zu einer Senkung der Hitzeresistenz.

Erwartungsgemäß beeinflusst auch bei diesen Vorgängen ein Unterschied in der Geschwindigkeit des Temperaturwechsels das Resistenzverhalten. In Abb. 19 ($\Delta T/2$ h) wird nach ca. 10 Tagen eine annähernd konstante Änderungsrate der Resistenz erreicht; das Maß der täglichen Umadaptation bleibt anschließend weitgehend unverändert (Parallelität in den Endabschnitten der Kurven a und b). Ein schneller Temperaturwechsel ($\Delta T/1$ h; Abb. 20) hingegen bewirkt folgendes: je länger *Idotea balthica* inkonstanten Temperaturen ausgesetzt ist, um so stärker ändert sie in zwölfstündigem Wechsel ihre Hitzeresistenz, wodurch sich die tägliche Diskrepanz zwischen 8.00 hrs und 20.00 hrs fortlaufend vergrößert (Divergenz der Kurven a und b). Hinzu kommen in beiden Fällen die anfänglichen Resistenzänderungen, die speziell mit dem Übergang von konstanter zu inkonstanter Vorbehandlung verbunden sind.

Zur Veranschaulichung sind in Abb. 21 die Differenzen aufgetragen, die sich aus den täglichen Resistenzschwankungen im zeitlichen Verlauf ergeben. Die Tendenz einer Anpassung an den Temperaturwechsel (p. 22) zeigt sich zunächst in einer Verminderung der täglichen Resistenzunterschiede, die sich bei $\Delta T/1$ h langsamer vollzieht als bei $\Delta T/2$ h (Abfallen der Kurven a und b). Nach Durchlaufen eines Minimums vergrößern sich die Resistenzschwankungen, wobei bei Kurve b die anfängliche Höhe wieder erreicht wird, bei Kurve a jedoch eine starke stetige Zunahme zu beobachten ist. Somit sind die ohnehin schnell erfolgenden Resistenzänderungen nach jedem Temperaturwechsel durch Einwirkung alternierender Temperaturen ($\Delta T/1$ h) noch zu steigern.

Steigerung der Hitzeresistenz durch Frequenzerhö-

Tabelle 9. *Idotea balthica* (♂♂). Tagesdifferenzen in der Hitzeresistenz (Überlebenszeit in sec) in Abhängigkeit von der Aufenthaltsdauer in Adaptationstemperatur = 8° ↔ 20 °C; Versuchstemperatur = 34,5 °C. Siehe auch Legende zu Tabelle 1

Aufenthaltsdauer (Tage) und Uhrzeit (hrs)	$\Delta T/1$ h (Abb. 20)	Differenz (sec)	P-Wert	$\Delta T/2$ h (Abb. 19)	Differenz (sec)	P-Wert
0 8.00	93 ± 29 (9)			93 ± 29 (9)		
1 20.00	584 ± 94 (10)	491	< 0,0002	402 ± 98 (9)	309	< 0,0002
2 8.00	238 ± 62 (9)	386	< 0,0002	202 ± 78 (8)	277	< 0,0002
2 20.00	624 ± 107 (10)			479 ± 58 (5)		
3 8.00	298 ± 77 (10)	386	< 0,0002	—		
3 20.00	684 ± 125 (10)			—		
4 8.00	—			348 ± 69 (8)	240	< 0,0002
4 20.00	—			588 ± 62 (8)		
5 8.00	462 ± 104 (8)	316	< 0,0002	—		
5 20.00	778 ± 114 (5)			—		
6 8.00	—			383 ± 73 (9)	250	< 0,0002
6 20.00	—			633 ± 93 (5)		
8 8.00	503 ± 74 (9)	318	< 0,0002	379 ± 73 (6)	318	< 0,0002
8 20.00	821 ± 165 (6)			697 ± 84 (5)		
10 8.00	—			426 ± 72 (5)	329	< 0,0002
10 20.00	—			755 ± 109 (4)		
12 8.00	487 ± 87 (13)	370	< 0,0002	—		
12 20.00	857 ± 84 (10)			—		
16 8.00	481 ± 111 (10)	430	< 0,0002	446 ± 117 (5)	333	< 0,0002
16 20.00	911 ± 132 (9)			779 ± 115 (5)		
20 8.00	456 ± 135 (10)	508	< 0,0002	—		
20 20.00	964 ± 161 (10)			—		
23 8.00	—			456 ± 122 (6)	354	< 0,0002
23 20.00	—			810 ± 152 (6)		
29 8.00	385 ± 111 (10)	660	< 0,0002	—		
29 20.00	1045 ± 181 (13)			—		

lung des Temperaturwechsels. Wie bereits auf p. 26 erwähnt, ist nach inkonstanter Vorbehandlung — trotz der Adaptationen an jede Temperaturphase — eine Verschiebung der Hitzeresistenz in den oberen Bereich wesentlich von der Art des Temperaturwechsels abhängig.

Wenn Stressphänomene für die Resistenzzunahme wichtig sind, so erhebt sich die Frage, ob diese durch eine Frequenzverdoppelung des Temperaturwechsels (ähnlich wie durch einen schnellen Wechsel) noch zu steigern ist, selbst wenn dabei gleichzeitig die Dauer für die Einwirkung warmer Temperaturen erheblich verkürzt wird.

Zwei Gruppen kaltadaptierter (8 °C) Idoteen (♂♂) werden 4 Tage vor den Messungen verschiedenen Temperaturbedingungen ausgesetzt: Für die erste Gruppe schwankt die Temperatur alle 12 Std zwischen 8° und 20 °C ($\Delta T/2$ h), d. h. tagsüber, beginnend um 8.00 hrs, 20 °C-Phase; nachts, beginnend um 20.00 hrs, 8 °C-Phase. Die zweite Gruppe wird konstant bei 8 °C gehalten und zweimal während des Tages kurzfristig auf 20 °C erwärmt. Die Dauer jeder Temperaturänderung beträgt auch hier jeweils 2 Std. Die Temperaturbedingungen für beide Gruppen sind in Abb. 22 unten dargestellt.

Zur Zeit der Untersuchungen hält sich also die erste Gruppe vorwiegend bei 20 °C, die zweite bei 8 °C auf; dennoch zeigt sich, daß nicht diejenigen Idoteen

die größte Hitzeresistenz aufweisen, die am längsten warmen Temperaturen ausgesetzt sind (Abb. 22), sondern die, welche durch einen zweimaligen Temperaturwechsel 20 °C nur sehr kurzfristig erleben, somit also

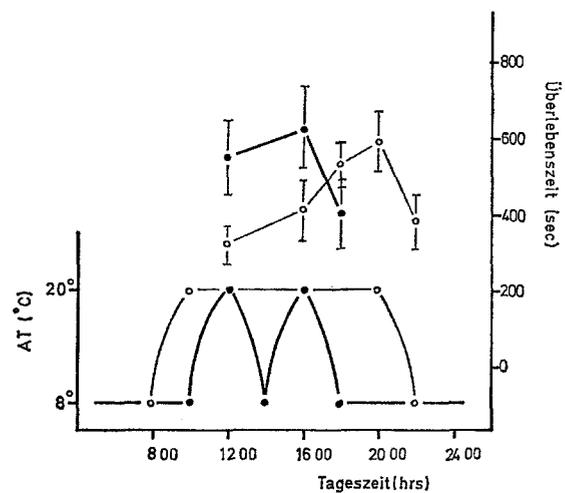


Abb. 22. *Idotea balthica* (♂♂). Abhängigkeit der Hitzeresistenz von der Frequenz des Temperaturwechsels (8° ↔ 20 °C; $\Delta T/2$ h). Dauer der inkonstanten Vorbehandlung (wie im unteren Teil der Abb. dargestellt) = 4 Tage; Versuchstemperatur = 34,5 °C. AT: Adaptationstemperatur

Tabelle 10. *Idotea balthica* (♂♂). Abhängigkeit der Hitzeresistenz (Überlebenszeit in sec) von der Frequenz des Temperaturwechsels; A: Wechsel der Temperatur alle 12 Std von 8° nach 20°C, bzw. umgekehrt; B: zweimaliger Wechsel von 8° auf 20°C während des Tages; $\Delta T/2$ h; Versuchstemperatur = 34,5°C; Dauer der Temperaturvorbehandlung: 4 Tage. Siehe auch Legende zu Tabelle 1

Uhrzeit (hrs)	A	P-Wert	B
12.00	321 ± 54 (12)		549 ± 101 (8)
16.00	413 ± 82 (5)	< 0,0002	618 ± 102 (6)
18.00	531 ± 95 (8)	< 0,0002	397 ± 66 (15)
20.00	588 ± 82 (8)		—
22.00	383 ± 73 (9)		—

eine geringere Adaptationschance haben. Ihre Resistenz kann sich sogar soweit erhöhen, daß sie noch nicht einmal von der ersten Gruppe nach einem 10-stündigen Aufenthalt bei 20°C erreicht wird. Endogene tagesperiodische Schwankungen der Resistenz (Abb. 9) müssen sich auf beide Versuchsgruppen gleich auswirken. Neben AT-bezogenen Reaktionen (Ansteigen der Hitzeresistenz nach Temperaturerhöhung, Verminderung nach Temperatursenkung) ist somit die Abfolge von Temperaturänderungen, deren Frequenz und deren Änderungsgeschwindigkeit resistenzsteigernde Faktoren darstellen, entscheidend.

Diskussion

Das Resistenzverhalten nach inkonstanter Temperaturvorbehandlung (8° ↔ 20°C) läßt sich unter verschiedenen Gesichtspunkten diskutieren. Eine Anpassung an den Wechsel in dem Sinne, daß nach langfristigem Aufenthalt bei in 12stündigem Rhythmus alternierenden Temperaturen ein mittleres Resistenzmaß erreicht wird, welches hinfort keinen Änderungen durch den Temperaturwechsel unterworfen ist, läßt sich bei *Gammarus salinus* und *Idotea balthica* in keinem Falle nachweisen. Vielmehr hat sich gezeigt, daß jeder Temperaturwechsel mit einer „sinnvollen“ Hitzeresistenzänderung beantwortet wird. Diese tagesrhythmischen Änderungen sind AT-abhängig und nicht Folge einer endogenen Periodizität, die allerdings bei *I. balthica* (im Gegensatz zu *G. salinus*) hinzukommt. Die rasch einsetzende Resistenzadaptation, die sich bereits innerhalb von 12 Std auswirkt und auch bei anderen Krebsen gefunden wurde (BOVEE, 1949; SPOOR, 1955; SPRAGUE, 1963) ist bei vielen anderen Tierarten (speziell Fischen) nicht zu beobachten (BRETT, 1944, 1946; THIEDE, 1965); allerdings können einige Amphibien ihre Resistenz mit der AT relativ schnell ändern (HUTCHISON, 1961; BRATTSTROM und LAWRENCE, 1962). Bei den hier untersuchten Krebsen führt diese schnell einsetzende Resistenzänderung nach dem Temperaturwechsel dazu, daß bei inkonstanter Vorbehandlung die Hitzeresistenz am

Tage während der Warmphase ansteigt, nachts während der Kaltphase absinkt.

Es war die Aufgabe dieser Untersuchungen, die Hitzeadaptation von anderen Phänomenen, welche ebenfalls die Hitzeresistenz betreffen, begrifflich zu trennen. Bei diesen Phänomenen lag es nahe, an eine Schockwirkung bzw. Schockanpassung zu denken, wie BASEDOW (1969) dies für das heat hardening nachzuweisen versucht hat. Er beobachtete die Wirkung von kurzfristig einwirkenden Temperaturen nahe der Letalgrenze auf die Hitzeresistenz verschiedener Tierarten. Aber nicht nur die Einwirkung subletaler Temperaturen kann einen Stress³ bewirken, sondern auch ein Wechsel der Temperatur innerhalb des „normalen“ Lebensbereichs und zwar um so eher, je größer der Temperatursprung ist und je schneller er erfolgt.

Einleitend wurde erwähnt, daß die Hitzeresistenz inkonstant vorbehandelter Tiere oft größer ist als die Resistenz von solchen, die bei einer konstanten, mittleren Temperatur gehalten wurden. Bei Tieren, deren Resistenzadaptation mit steigender Temperatur in ihrer Geschwindigkeit zunimmt, muß sich demnach die erwähnte Resistenzzunahme nach inkonstanter Vorbehandlung einstellen (SPAAS, 1959; BERKHOLZ, 1966; PRECHT et al., 1966; PRECHT, 1968). Bei *Idotea balthica* ist die Hitzeadaptation bei höheren Temperaturen eher beendet als bei tiefen; wenn man jedoch bei Männchen nun die ersten 12 Std nach einem Temperaturwechsel betrachtet (die ja bei der inkonstanten Vorbehandlung wirksam sind), so findet man umgekehrt eine größere Geschwindigkeit im Anschluß an eine Senkung der Temperatur als bei einer Erhöhung (wobei auch Stressphänomene eine Rolle spielen mögen und zwar insofern, als eine Abkühlung stärker wirkt als eine Erwärmung). Die Resistenzsteigerung

³ In Anlehnung an Arbeiten, die sich mit dem heat hardening befassen, sollen hier Schock- und Stressphänomene nicht getrennt werden, obwohl Untersuchungen an Säugern eine Abgrenzung erlauben, da bei diesen während eines Stress' die zeitlich begrenzte Schockphase (mit Symptomen einer reflektorischen Hemmung) Reaktionen auslöst, die dem Schock entgegenwirken und durch entgegengesetzte Symptome charakterisiert sind (vgl. GRONOW, in Vorbereitung).

nach inkonstanter Vorbehandlung über den Wert konstant (bei mittleren ATs) gehaltenen Versuchstieren hinaus kann in diesem Fall also nicht durch die übliche Temperaturabhängigkeit der Adaptationsprozesse erklärt werden.

Auch Beobachtungen anderer Autoren weisen darauf hin, daß eine solche Erklärung nicht ausreicht. Die Steigerungen der Hitzeresistenz nach inkonstanter Vorbehandlung, die EDNEY (1964) bei terrestrischen Arthropoden (*Porcellio laevis* und *Armadillidium vulgare*) trotz einer temperaturunabhängigen Hitzeadaptation und SUMNER und DOUDOROFF (1938) bei Fischen auch dann noch fanden, wenn für sie die Kaltphase aufs Doppelte verlängert wurde, deuten auf zusätzliche Stress-Wirkungen durch den Temperaturwechsel hin. HEATH (1963) konnte bei Fischen durch Wechseltemperaturen die Hitzeresistenz über den Wert hinaus steigern, den er für die konstant warmadaptierten Tiere erhielt.

Bei *Gammarus salinus* verläuft die Hitzeadaptation insgesamt und auch in den ersten 12 Std nach einem AT-Wechsel unabhängig von der Temperatur; es findet sich auch nicht die erwähnte Verschiebung der Resistenz nach inkonstanter Vorbehandlung. Dennoch führt ein rascher Temperaturwechsel bei einer solchen Vorbehandlung (ähnlich wie bei *Idotea balthica*) zu einer Resistenzsteigerung. Bei der Assel wird bei einer Überführung von einer AT von 8°C in Wechseltemperaturen (8° ↔ 20°C) bei $\Delta T/2$ h nach einiger Zeit ein etwa konstanter Wert erreicht; bei raschem Temperaturwechsel ($\Delta T/1$ h) findet eine laufende Resistenzzunahme statt. Für die Beteiligung einer Stresswirkung bei *I. balthica* (♂♂) spricht auch der Befund, daß eine kurze zweifache Warmphase am Tage trotz der damit verbundenen stark verlängerten Kaltphase zu einer erheblichen Resistenzzunahme führt. Bei *I. balthica* ergeben sich somit viele Hinweise für eine zur Hitzeadaptation hinzukommende Stresswirkung; für *G. salinus* gilt dies weniger.

Am genauesten ist bisher bei Säugern (SELYE, 1936, 1950; VON FABER, 1970) und auch bei poikilothermen Vertebraten (WEATHERLEY, 1963; HANE et al., 1966) beschrieben, welche nervösen und hormonalen Reaktionsmechanismen ein Stressor auszulösen vermag (Hypothalamus-Hypophysenvorderlappen-Nebennierenrinde-Achse). Als Stressor sind allgemein außergewöhnliche Belastungen verschiedenster Art (wie Hitze, Kälte, Hunger, Durst, Infektionen) zu verstehen. Die Freisetzung von Corticosteroiden und deren stoffwechselstimulierenden Einflüsse stellen bekanntlich einen primären Schutzmechanismus dar, welcher zu einer allgemeinen, unspezifischen Resistenzsteigerung führt (Allgemeines Anpassungssyndrom AAS-SELYE). Bei Wirbellosen, deren neurohormonaler Gehirn-Anhangsdrüsen-Komplex häufig in Analogie zum Hypothalamus-Hypophysen-System der Vertebraten betrachtet wird (ÖZBAS und HOGDSON, 1958; GERSCH, 1964) äußert sich ein Stress — neben

anderen Erscheinungsformen (PRAT, 1956) — ebenfalls häufig in einer Veränderung des neurosekretorischen Geschehens (KLEINHOLZ und LITTLE, 1949; KLEINHOLZ et al., 1950; HOGDSON und GELDIAY, 1959; CLARKE, 1965). Besonders interessant sind die Befunde von CLARKE an Heuschrecken, bei denen die Einwirkung großer Temperaturschwankungen (30° ± 15°C) zur Freisetzung von Neurohormonen bis zum vollständigen Sekretverlust der corpora cardiaca und schon wenige Tage später zum Tode führte. Ob jedoch nach den bisherigen Befunden eine Parallele zwischen stressinduzierten Veränderungen der neurohormonalen Tätigkeit bei Wirbellosen und dem AAS bei Säugern gezogen werden kann (CLARKE, 1965), bzw. ob der aus den corpora cardiaca isolierten adrenalinähnlichen Substanz (CAMERON, 1953) eine dem Adrenalin der Säuger analoge Bedeutung im Rahmen der Stress-Phänomene zukommt (HOGDSON und GELDIAY, 1959), ist nicht sicher. Eine Prüfung dieser Verhältnisse würde sich bei den hier untersuchten Objekten anbieten.

Es gibt nun viele Tiere (z. B. terrestrische, speziell solche im Hochgebirge; Tiere der Gezeitenzone etc.), die normalerweise einem starken täglichen Temperaturwechsel unterliegen (GUNN, 1942; PARRY, 1951; NAYLOR und SLINN, 1958; SOUTHWARD, 1958; INGER, 1959; PRECHT, 1960; REUTER, 1961; LEWIS, 1963 u. a.). Die Vorstellung, daß sie einem Dauerstress unterliegen, kann wenig befriedigen; so hat es sich gezeigt, daß sich vereinzelt Tiere aktiv einem Tag-Nacht-Wechsel der Temperatur aussetzen (REMMERT, 1960; HEATH, 1963) und daß teilweise beachtliche tagesrhythmische Temperaturdifferenzen im Biotop nicht gemieden werden (RENSCH, 1957; GANNING, 1967). Für die oft untersuchte Wirkung einer inkonstanten Vorbehandlung auf Entwicklungs- und Wachstumsprozesse ergeben sich besondere Probleme. Erwähnt seien in diesem Zusammenhang noch nicht abgeschlossene Untersuchungen von HEITLINDEMANN an Larven von *Tenebrio molitor*. Das Lactat-Pyruvat-Verhältnis deutet darauf hin, daß die natürliche inkonstante Vorbehandlung (14° ↔ 22°C) keinesfalls als Stress wirkt, sondern eher umgekehrt als optimal anzusehen ist und vielleicht deshalb eine Vermehrung der Kälteresistenz über den Wert konstant kaltgehaltener Larven bewirkt.

Eine künstliche inkonstante Vorbehandlung dürfte sich dann für einen Organismus günstig auswirken, wenn die Temperaturen im natürlichen Lebensraum ähnliche Schwankungen aufweisen (SCHLIEPER, 1950; BISHOP, 1953; BRITZ und HÖHNE, 1955; VERNBERG und TASHIAN, 1959; EDNEY, 1964; HUBBS, 1964) bzw. dann eine Belastung darstellen, wenn sie unbiologisch ist. *Gammarus salinus* ist bereits in der Natur (Flachwasser) häufig einem starken Tag-Nacht-Wechsel der Temperatur ausgesetzt, was für die im tieferen Wasser vorkommende *Idotea balthica* nicht gilt. So ver trägt *G. salinus* eine inkonstante Vorbehandlung relativ gut,

I. balthica aber nur höchstens 4 Wochen, wobei der langsame Temperaturwechsel ($\Delta T/2$ h) besser als der schnelle ($\Delta T/1$ h) vertragen wird. Diese unterschiedliche Empfindlichkeit war somit von entscheidendem Einfluß bei der Suche nach speziellen Stressphänomenen.

Das ganze Problem erweist sich als sehr komplex. Es sind Folgen der Resistenzadaptation, solche von Stresswirkungen — wie sie besonders bei *Idotea balthica* deutlich wurden — und andere Phänomene beteiligt, die einer weiteren Untersuchung bedürfen. Hierzu gehört auch eine Gewöhnung an einen Stressor (Abb. 12). RANDZIO (unveröffentlicht) fand bei *Blaberus craniifer* beim Übergang von konstanten ATs zu Wechseltemperaturen zunächst eine Steigerung des Sauerstoffverbrauchs, die jedoch später zurückging. Für terrestrische Tiere wie *Blaberus* und die erwähnten *Tenebrio*-Larven sind mehr oder weniger stark wechselnde Tagestemperaturen, biologisch betrachtet, adäquater als konstante ATs.

Zusammenfassung

1. An zwei im Brackwasser lebenden Crustaceen, *Gammarus salinus* SPOONER und *Idotea balthica* PALLAS, wird die Abhängigkeit der Hitzeresistenz von konstanten (8°, 14° und 20 °C) und tagesperiodisch schwankenden Vorbehandlungstemperaturen (8° ↔ 20 °C) untersucht.

2. Geschlecht und Größe der Versuchstiere beeinflussen das Resistenzverhalten. Beide Arten zeigen neben einer sinnvollen Hitzeadaptation nach einem langfristigen Aufenthalt bei konstanten Temperaturen (mit der Adaptationstemperatur [AT] ansteigende Hitzeresistenz) eine schnell verlaufende Resistenzänderung nach einem AT-Wechsel (8° → 20 °C bzw. 20° → 8 °C). Dies führt bei inkonstanter Temperaturvorbehandlung zu tagesrhythmischen mit der Temperatur schwankenden Resistenzwerten. Bei *I. balthica* kommt eine endogene Tagesperiodizität der Hitzeresistenz hinzu.

3. Nach einem langfristigen Aufenthalt (2 bis 4 Wochen) bei inkonstanten Temperaturen (Dauer des Temperaturwechsels: 2 Std [$\Delta T/2$ h]) zeigt *G. salinus* während des Tages einen mittleren Wert für die Hitzeresistenz (der mit dem Wert für die AT = 14 °C-Kontrollen übereinstimmt); dieser läßt sich auf eine nachgewiesene Temperaturunabhängigkeit der Adaptationsprozesse (gleiche Änderungsgeschwindigkeit der Resistenz nach Senkung wie Erhöhung der AT) zurückführen. Ein schneller Temperaturwechsel ($\Delta T/1$ h) während der inkonstanten Vorbehandlung führt dagegen zu einer signifikanten Steigerung der Hitzeresistenz wahrscheinlich auf Grund hinzukommender Stresseffekte und wird von *G. salinus* schlechter vertragen als ein langsamer Wechsel von $\Delta T/2$ h.

4. Bei *I. balthica* sind niedrige ATs weniger wirksam für das Ausmaß der Hitzeresistenz als hohe

(großer Resistenzunterschied zwischen AT = 14° und 20°, ein geringer zwischen AT = 8° und 14 °C). Eine Senkung der AT (20° → 8 °C) führt in den ersten 12 Std bei ♂♂ zu einem schnelleren Verlust an Hitzeresistenz als im umgekehrten Falle zu einem Gewinn (nach längerem Aufenthalt in neuen ATs erweist sich das Ende der Umadaptation hingegen als im üblichen Sinn temperaturabhängig). Bei inkonstanter Vorbehandlung ($\Delta T/2$ h) steigt die Resistenz über den mittleren Wert (AT = 14 °C) hinaus an. Ein weiterer Anstieg der Resistenz läßt sich durch einen schnellen Temperaturwechsel ($\Delta T/1$ h) erzielen. Daß eine Verdoppelung des Temperaturwechsels eine signifikante Erhöhung der Hitzeresistenz zur Folge hat, macht ebenfalls die Beteiligung von Stresseffekten wahrscheinlich, die von der Resistenzadaptation zu trennen sind.

5. Bei *G. salinus*, der in Biotopen mit größeren Temperaturschwankungen lebt als *I. balthica*, sind die Reaktionen weniger stark ausgeprägt.

Zitierte Literatur

- ALEXANDROV, V. Y.: Cytophysiological and cytoecological investigations of resistance of plant cells toward the action of high and low temperature. Q. Rev. Biol. **39**, 35—77 (1964).
- und N. L. FELDMAN: Untersuchungen über die Erhöhung der Zellresistenz als Reaktion auf höhere Temperaturen [Russ.]. Bot. Zh. SSSR **43**, 194—213 (1958).
- , A. G. LOMAGIN and N. L. FELDMAN: The responsive increase in thermostability of plant cells. Protoplasma **69**, 417—458 (1970).
- ASCHOFF, J.: Exogene und endogene Komponente der 24-Stunden-Periodik bei Tier und Mensch. Naturwissenschaften **42**, 569—575 (1955).
- Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. Z. Tierpsychol. **15**, 1—30 (1958).
- BASEDOW, T.: Über die Auswirkung von Temperaturschocks auf die Temperaturresistenz poikilothermer Wassertiere. Eine Untersuchung zum Problem der thermischen Schockanpassung bei Tieren. Int. Revue ges. Hydrobiol. **54**, 765—789 (1969).
- BERKHOLZ, G.: Über die Temperaturadaptation des Nerflings (*Idus idus* L., Pisces) nach inkonstanter Vorbehandlung. Z. wiss. Zool. **174**, 377—399 (1966).
- BETHE, A.: Die biologischen Rhythmus-Phänomene als selbständige bzw. erzwungene Kippvorgänge betrachtet. Pflügers Arch. ges. Physiol. **244**, 1—42 (1941).
- BIEBL, R. und R. MAIER: Tageslänge und Temperaturresistenz. Öst. bot. Z. **117**, 176—194 (1969).
- BISHOP, D. D.: Hatching the contents of cysts of *Heterodera rostochiensis* with alternating temperature conditions. Nature, Lond. **172**, p. 1108 (1953).
- BOVEE, E. C.: Studies on the thermal death of *Hyalella azteca* (SAUSSURE). Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **96**, 123—128 (1949).
- BRATTSTROM, B. H. and P. LAWRENCE: The rate of thermal acclimation in anuran amphibians. Physiol. Zoöl. **35**, 148—156 (1962).
- and P. REGAL: Rate of thermal acclimation in the mexican salamander *Chiropoterotriton*. Copeia **4**, 514—515 (1965).
- BRAUN, K., H. KÜNNEMANN and H. LAUDIEN: Der Einfluß von Temperaturänderungen auf Enzyme der Fischmuskulatur. Versuche mit *Rhodeus amarus*. Mar. Biol. **7**, 58—70 (1970).

- BRETT, J. R.: Some lethal temperature relations of Algonquin fishes. *Publs Ont. Fish. Res. Lab.* **63**, 1—49 (1944).
- Rate and gain of heat tolerance in goldfish. *Publs Ont. Fish. Res. Lab.* **64**, 9—28 (1946).
- BRITZ, L. und W. HÖHNE: Temperaturschwankung und Entwicklungsgeschwindigkeit bei *Anopheles atroparvus* (Diptera, Culicidae). *Z. angew. Zool.* **2**, 209—234 (1955).
- BROEKEMA, M. M. M.: Seasonal movements and the osmotic behavior of the shrimp, *Crangon crangon* L. *Archs. néerl. Zool.* **6**, 1—100 (1941).
- BÜNNING, E.: Die physiologische Uhr, 153 pp. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer-Verlag 1963.
- CAMERON, M. L.: Secretion of an orthodiphenol in the corpus cardiacum of the insect. *Nature, Lond.* **172**, 349—350 (1953).
- CLARKE, K. U.: Histological changes in the endocrine system of *Locusta migratoria* L. associated with the growth of the adult under different temperature regimes. *J. Insect. Physiol.* **12**, 163—170 (1965).
- COCKING, A. W.: Relation between the ultimate upper lethal temperature and the temperature-range for good health in the roach (*Rutilus rutilus*). *Nature, Lond.* **180**, 661—662 (1957).
- DEHNEL, P. A.: Effect of temperature and salinity on the oxygen consumption of two intertidal crabs. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **118**, 215—249 (1960).
- DICKIE, L. M.: Effects of high temperature on survival of the giant scallop. *J. Fish. Res. Bd Can.* **15**, 1189—1211 (1958).
- DINGLE, H.: The influence of environment and heredity on flight activity in the milkweed bug *Oncopeltus*. *J. exp. Biol.* **48**, 175—184 (1968).
- DOUDOROFF, P.: The resistance and acclimatization of marine fishes to temperature changes. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **88**, 219—244 (1942).
- DREGOLSKAYA, J. N.: A study of cell thermostability of some coelenterata. In: The cell and environmental temperature, pp 238—243. Ed. by A. S. TROSHIN. [Transl. from Russ.], Engl. ed. by C. L. PROSSER. Oxford: Pergamon Press 1967.
- EDNEY, E. B.: Acclimation to temperature in terrestrial isopods. I. II. *Physiol. Zoöl.* **37**, 364—377, 378—394 (1964).
- ELLENBY, C.: Body size in relation to oxygen consumption and pleopod beat in *Ligia oceanica* L. *J. exp. Biol.* **28**, 492—507 (1951).
- and D. A. EVANS: On the relative importance of body weight and surface area measurements for the prediction of the level of oxygen consumption in *Ligia oceanica* and prepupae of *Drosophila melanogaster* MEIG. *J. exp. Biol.* **33**, 134—141 (1956).
- EVANS, R. M., F. C. PURDIE and C. P. HICKMAN: The effect of temperature and photoperiod on the respiratory metabolism of the rainbow trout (*Salmo gairdnerii*). *Can. J. Zool.* **40**, 107—118 (1962).
- VON FABER, H.: Die Bedeutung der Stressforschung für Populationsökologie, Tierzucht und Medizin. *Naturw. Rdsch., Stuttg.* **23**, 315—320 (1970).
- FRAENKEL, G.: The heat resistance of intertidal snails at Bimini, Bahamas; Ocean Springs, Mississippi; and Woods Hole, Massachusetts. *Physiol. Zoöl.* **41**, 1—13 (1968).
- FRIEDRICH, L.: Experimentelle Untersuchungen zum Problem zellulärer nichtgenetischer Resistenzänderung bei der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. *Kieler Meeresforsch.* **23**, 105—126 (1967).
- FRY, F. E. J., J. S. HART and K. F. WALKER: Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout (*Salvelinus fontinalis*). *Publs Ont. Fish. Res. Lab.* **66**, 8—35 (1946).
- GANNING, B.: Laboratory experiments in the ecological work on rock pool animals with special notes on the ostracod *Heterocypris salinus*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **15**, 28—40 (1967).
- GERSCH, M.: Vergleichende Endokrinologie der wirbellosen Tiere, 535 pp. Leipzig: Geest Portig 1964.
- GORBMAN, A. (Ed.): Comparative endocrinology, 746 pp. New York: Wiley 1959.
- GUNN, D. L.: Body temperature in poikilothermic animals. *Biol. Rev.* **17**, 293—314 (1942).
- HANE, S., O. H. ROBERTSON, B. C. WEXLER and M. KRUPP: Adrenocortical response to stress and ACTH in pacific salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and steelhead trout (*Salmo gairdnerii*) at successive stages in the sexual cycle. *Endocrinology* **78**, 791—800 (1966).
- HEATH, W. G.: Thermoperiodism in sea-run cutthroat trout (*Salmo clarki clarki*). *Science, N.Y.* **142**, 486—488 (1963).
- HOAR, W. S.: Seasonal variations in the resistance of goldfish to temperature. *Trans. R. Soc. Can. (Ser. 3)* **49**, 25—34 (1955).
- Endocrine factors in the ecological adaptation of fishes. In: Comparative endocrinology, pp 1—23. Ed. by A. GORBMAN. New York: Wiley 1959.
- and G. B. ROBERTSON: Temperature resistance of goldfish maintained under controlled photoperiod. *Can. J. Zool.* **37**, 419—428 (1959).
- HODGSON, E. S. and S. GELDIAJ: Experimentally induced release of neurosecretory materials from the roach corpora cardiaca. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **117**, 275—283 (1959).
- HOFFMANN, K.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Tagesperiodizität bei einem Poikilothermen. *Naturwissenschaften* **44**, 358 (1957).
- HUBBS, C.: Effects of thermal fluctuations on the relative survival of the greenthroat darter young from stenothermal and eurythermal waters. *Ecology* **45**, 376—379 (1964).
- HUTCHISON, V. H.: Critical thermal maxima in salamanders. *Physiol. Zoöl.* **34**, 92—125 (1961).
- INGER, R. F.: Temperature responses and ecological relations of two bornean lizards. *Ecology* **40**, 127—136 (1959).
- KÄHLER, H. H.: Über den Einfluß der Adaptationstemperatur und des Salzgehaltes auf die Hitze- und Gefrierresistenz von *Enchytraeus albidus* (Oligochaeta). *Mar. Biol.* **5**, 315—324 (1970).
- KASBOHM, P.: Der Einfluß des Lichts auf die Temperaturadaptation von *Rana temporaria* L. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **16**, 157—178 (1967).
- KEIZ, G.: Über die Beziehungen zwischen Temperatur-Akklimatisation und Hitzeresistenz bei eurythermen und stenothermen Fischarten (*Squalius cephalus* L. und *Trutta iridea* W. GIBB). *Naturwissenschaften* **40**, 249—250 (1953).
- KINNE, O.: Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ. IV. *Zool. Anz.* **150**, 41—49 (1953a).
- Über den Einfluß der Temperatur auf die Geschlechtsbestimmung bei *Gammarus salinus* SPONER (Amphipoda). *Zool. Anz.* **151**, 277—281 (1953b).
- Die *Gammarus*-Arten der Kieler Bucht. *Zool. Jb. (Abt. Syst.)* **82**, 405—424 (1954).
- Über Temperatur und Salzgehalt und ihre physiologisch-biologische Bedeutung. *Biol. Zbl.* **75**, 314—327 (1956).
- Adaptations to salinity variations — some facts and problems. In: Physiological adaptation, pp 92—106. Ed. by C. L. PROSSER. Washington D.C.: American Physiological Society 1958.
- *Gammarus salinus* — einige Daten über den Umwelteinfluß auf Wachstum, Häutungsfolge, Herzfrequenz und Entwicklungsdauer. *Crustaceana* **1**, 208—217 (1960).
- The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. 1. Temperature. *Oceanogr. mar. Biol. A. Rev.* **1**, 301—340 (1963).
- Temperature — animals: invertebrates. In: Marine ecology, Vol. I. Part 1. pp 407—514. Ed. by O. KINNE. London: Wiley Interscience 1970.
- Salinity — animals: invertebrates. In: Marine ecology, Vol. I. Part 2. pp 821—995. Ed. by O. KINNE. London: Wiley Interscience 1971.

- KIRBERGER, CH.: Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei verschiedenen Wirbellosen. *Z. vergl. Physiol.* **35**, 175—198 (1953).
- KLEINHOLZ, L. H., V. J. HAVEL and R. REICHAERT: Studies in the regulation of blood-sugar concentration in crustaceans. II. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **99**, 454—468 (1950).
- and B. C. LITTLE: Studies in regulation of blood-sugar concentration in crustaceans. I. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **96**, 218—227 (1949).
- KOSH, R. J. and V. H. HUTCHISON: Daily rhythmicity of temperature tolerance in eastern painted turtles, *Chrysemys picta*. *Copeia* **1968**, 244—246 (1968).
- KÜNNEMANN, H., H. LAUDIEN und H. PRECHT: Der Einfluß von Temperaturänderungen auf Enzyme der Fischmuskulatur. Versuche mit Goldorfen *Idus idus*. *Mar. Biol.* **7**, 71—81 (1970).
- LANGHE, O. L.: Investigations on the variability of heat resistance in plants. In: The cell and environmental temperature, pp 131—141. Ed. by A. S. TROSHIN [Transl. from Russ., Engl. ed. C. L. PROSSER]. Oxford: Pergamon Press 1967.
- LEWIS, J. B.: Environmental and tissue temperature of some tropical intertidal marine animals. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **124**, 277—284 (1963).
- LOEB, J. and H. WASTENEYS: On the adaptation of fish (*Fundulus*) to high temperatures. *J. exp. Zool.* **12**, 543—557 (1912).
- MCLEESE, D. W.: Effects of temperature, salinity and oxygen on the survival of the american lobster. *J. Fish. Res. Bd Can.* **13**, 247—272 (1956).
- and D. G. WILDER: The activity and catchability of the lobster (*Homarus americanus*) in relation to temperature. *J. Fish. Res. Bd Can.* **15**, 1345—1354 (1958).
- NAYLOR, E. and D. J. SLINN: Observations on the ecology of some brackish water organisms in pools at Scarlett Point, Isle of Man. *J. Anim. Ecol.* **27**, 15—25 (1958).
- ÖZBAS, S. and E. S. HODGSON: Action of insect neurosecretion upon central nervous system in vitro and upon behavior. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.* **44**, 825—830 (1958).
- PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (eine neue t-Tafel). *Biol. Zbl.* **63**, 152—168 (1943).
- PARRY, D. A.: Factors determining the temperature of terrestrial arthropods in sunlight. *J. exp. Biol.* **28**, 445—462 (1951).
- POLJANSKY, G. J.: Temperature adaptations in infusoria. I. [Russ.] *Zool. Zh.* **36**, 1630—1645 (1957).
- PRAT, H.: Régimes de la thermogénèse chez la blatte américaine: *Periplaneta americana* (L.): effets de l'excitation olfactive; influence de la décapitation. *Extrait Rev. Can. Biol.* **14**, 360—398 (1956).
- PRECHT, H.: Temperaturanpassungen bei wechselwarmen Tieren. *Verh. dt. zool. Ges., Bonn* **38—60** (1960).
- Anpassungen wechselwarmer Tiere zum Überleben extremer Temperaturen. *Naturw. Rdsch., Stuttg.* **16**, 9—16 (1963).
- Anpassungen wechselwarmer Tiere im normalen Temperaturbereich und ihre Ursachen. *Naturw. Rdsch. Stuttg.* **17**, 438—442 (1964).
- Der Einfluß „normaler“ Temperaturen auf Lebensprozesse bei wechselwarmen Tieren unter Ausschluß der Wachstums- und Entwicklungsprozesse. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **18**, 487—548 (1968).
- , T. BASEDOW, R. BERECK, F. LANGE, W. THIEDE und L. WILKE: Reaktionen und Adaptationen wechselwarmer Tiere nach einer Änderung der Anpassungstemperatur und der zeitliche Verlauf. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **18**, 369—401 (1966).
- , J. CHRISTOPHERSEN und H. HENSEL: Temperatur und Leben, 514 pp. Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer-Verlag 1955.
- PRECHT, I.: Untersuchungen über die Diapause, Leistungsadaptation und Temperaturresistenz einiger Insekten und Schnecken. *Z. wiss. Zool.* **176**, 122—172 (1967).
- REMMERT, H.: Über tagesperiodische Änderungen des Licht- und Temperaturpräferendums bei Insekten (Untersuchungen an *Cicindela campestris* und *Gryllus domesticus*). *Biol. Zbl.* **79**, 577—584 (1960).
- RENSCH, B.: Aktivitätsphasen von *Cicindela*-Arten in klimatisch stark unterschiedenen Gebieten. *Zool. Anz.* **158**, 33—38 (1957).
- REUTER, J.: Einige faunistische und ökologische Beobachtungen über Felsentümpel-Ziliaten. *Acta zool. fenn.* **99**, 1—42 (1961).
- ROBERTS, J. L.: The influence of photoperiod upon thermal acclimation by the crucian carp, *Carassius carassius* L. *Verh. dt. zool. Ges., Bonn* **73—78** (1960).
- Metabolic responses of fresh-water sunfish to seasonal photoperiods and temperatures. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **9**, 459—473 (1964).
- SCHLIEFER, C.: Temperaturbezogene Regulation des Grundumsatzes bei wechselwarmen Tieren. *Biol. Zbl.* **69**, 216—226 (1950).
- Über die physiologischen Wirkungen des Brackwassers (nach Versuchen an der Miesmuschel *Mytilus edulis*). *Kieler Meeresforsch.* **11**, 22—33 (1955).
- Genotypische und phänotypische Temperatur- und Salzgehaltsadaptation bei marinen Bodenevertebraten der Nord- und Ostsee. *Kieler Meeresforsch.* **16**, 180—185 (1960).
- Genetic and nongenetic cellular resistance adaptation in marine invertebrates. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **14**, 482—502 (1966).
- and J. BLÄSING: Über Unterschiede in dem individuellen ökologischen Temperaturbereich von *Planaria alpina* DANA. *Arch. Hydrobiol.* **47**, 288—294 (1953).
- SCHÜTZ, L. und O. KINNE: Über die Mikro- und Makrofauna der Holzpfähle des Nordostseekanals und der Kieler Förde. *Kieler Meeresforsch.* **11**, 110—135 (1955).
- SEGAL, A.: Light — animals: invertebrates. In: *Marine ecology*, Vol. I. Part 1. pp 157—211. Ed. by O. KINNE. London: Wiley Interscience 1970.
- SELYE, H.: A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature, Lond.* **138**, 32 (1936).
- Stress and the general-adaptation-syndrome. *Br. med. J.* **1**, 1383—1397 (1950).
- SMITH, G. F. M.: Factors limiting distribution and size in the starfish. *J. Fish. Res. Bd Can.* **5**, 84—103 (1940).
- SOUTHWARD, A. J.: Note on the temperature tolerances of some intertidal animals in relation to environmental temperatures and geographical distribution. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **37**, 49—66 (1958).
- SPAAS, J. T.: Contribution to the biology of some cultivated cichlidae. Temperature acclimation, lethal limits and resistance in three cichlidae. *Biol. Jaarb.* **27**, 21—38 (1959).
- SPOOR, W. A.: Loss and gain of heat tolerance by crawfish. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **108**, 77—87 (1955).
- SPRAGUE, J. B.: Resistance of four freshwater crustaceans to lethal high temperature and low oxygen. *J. Fish. Res. Bd Can.* **20**, 387—415 (1963).
- SUMNER, F. B. and P. DOUDOROFF: Some experiments on the temperature acclimatization and respiratory metabolism in fishes. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **74**, 403—429 (1938).
- THIEDE, W.: Über die hormonale Basis der Adaptation an extreme Temperaturen beim Schwertträger *Xiphophorus helleri* HECKEL (Poeciliidae, Pisces). *Z. wiss. Zool.* **172**, 305—346 (1965).
- THIELE, H.-U.: Was bindet Laufkäfer an ihre Lebensräume? *Naturwiss. Rdsch., Stuttg.* **21**, 57—65 (1968).

- TODD, M. E. and P. A. DEHNEL: Effect of temperature and salinity on heat tolerance in two grapsoid crabs *Hemigrapsus nudus* and *H. oregonensis*. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 118, 150—172 (1960).
- TROSHIN, A. S. (Ed.): The cell and environmental temperature. [Transl. from Russ.], pp 1—462. Engl. ed. by C. L. PROSSER. Oxford: Pergamon Press 1967.
- TSUKUDA, H.: Temperature adaptation in fishes. J. Inst. Polytech. Osaka Cy Univ. (Ser. D) 11, 43—54 (1960).
- and W. OHSAWA: The heat and cold coma temperatures in *Lebistes reticulatus* as determined by raising and lowering water temperature at constant rates. J. Inst. Polytech. Osaka Cy Univ. (Ser. D) 9, 69—76 (1958).
- VERNBERG, F. J. and R. E. TASHIAN: Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. I. Ecology 40, 589—593 (1959).
- VOGEL, W.: Hitze- und Kälteresistenz von *Zoothamnium hicketes* PRECHT (Ciliata, Peritricha). Z. wiss. Zool. 173, 344—378 (1966).
- WEATHERLEY, A. H.: Thermal stress and interrenal tissue in the perch *Perca fluviatilis* L. Proc. zool. Soc. Lond. 141, 527—555 (1963).
- WHITFORD, W. G. and V. H. HUTCHISON: Effect of photoperiod on pulmonary and cutaneous respiration in the spotted salamander, *Ambystoma maculatum*. Copeia 1965, 53—58 (1965).
- WIESER, W.: Die Steuerung von Stoffwechselfvorgängen bei *Porcellio scaber* LATR. durch Temperatur und Licht. Zool. Anz. (Suppl. Bd) 31, 131—139 (1965).
- YARWOOD, C. E.: Acquired tolerance of leaves to heat. Science, N. Y. 134, 941—942 (1961).
- ZUBER, H.: Das Leben bei höherer Temperatur. Naturwiss. Rdsch., Stuttg. 22, 16—22 (1969).
- Author's address: Frau Dr. K. FURCH
Annenthal
2301 Westensee
Germany (FRG)

Date of final manuscript acceptance: March 7, 1972. Communicated by O. KINNE, Hamburg