B. Sammelberichte und Referate.

Unsere Kenntnis vom Atmungsstoffwechsel der Wassertiere. (Fische und Wirbellose).¹⁾

Kritischer Sammelbericht

von

Reinhart Biernatzki (Kiel).

Mit 3 Textfiguren und 6 Tabellen.

Inhalt: Untersuchungsmethoden: (Jolyet und Regnard. — Vernon. — Pütter. — Knauthe und Zuntz.) — Resultate: (Wirbeltiere. — Tunikaten. — Arthropoden und Würmer. — Mollusken. — Echinodermen. — Cnidarier. — Protozoen.) — Ausblick auf weitere Untersuchungen.

Literatur.

- Fürth, Otto v.**, Vergl. chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena, Gust. Fischer. 1903.
- Regnard, Paul**, Recherches expérimentales sur les conditions physiques de la vie dans les eaux. Paris 1891.
- Jolyet et Regnard**, Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. Arch. de Physiol. 1877, II. Série, 4., p. 44—62, p. 584—633.
- Vernon**, The Respiratory Exchange of the Lower Marine Invertebrates. Journal of Physiol. 1895—1896, Vol. XIX, p. 18—70.
- Pütter, August**, 1. Die Ernährung der Wassertiere. Dr. M. Verworn's Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1907, VII. Bd., 2. u. 3. Heft. Jena, Gust. Fischer.
- Pütter, August**, 2. Der Stoffwechsel des Meeres. Ibidem.
- Pütter, August**, 3. Studien zur vergl. Physiologie des Stoffwechsels. Abhandl. d. Kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Math.-physik. Kl., N. F., Bd. VI, Nr. 1, Weidmann, Berlin 1908.
- Zuntz, N.**, Ein Respirationsapparat für Wassertiere. Verhandl. d. Berliner physiol. Gesellschaft, 24. Mai 1901, Arch. f. Physiol., Dr. W. Engelmann, 1901. Suppl.-Bd., S. 543.
- Zuntz, N.**, Über extensive und intensive Teichwirtschaft. Nachrichten a. d. Klub d. Landwirte zu Berlin 1906, Nr. 488 u. 489.
- Cronhelm, W. u. E. Gieseke**, Die Teichfütterungsversuche in Hellendorf und Geeste im Sommer 1902. Fisch.-Ztg., Nr. 20 u. 21, Bd. VI, Verl. v. J. Neumann in Neudamm.
- Knauthe, Karl**, 1. Das Süßwasser. J. Neumann, Neudamm 1907.
- Knauthe, Karl**, 2. Die Karpfenzucht. Ibidem 1901.

¹⁾ Vorbemerkung. Die vorliegende Arbeit verdankt ihre Entstehung der Anregung durch Herrn Geheimrat Professor Dr. K. Brandt-Kiel, der mich zunächst auf den behandelten Stoff hinwies und dann im Verlauf der vorbereitenden Studien mich mit stets freundlicher Beratung unterstützte.

Ruppin, Ernst, Beitrag zur Bestimmung der im Meerwasser gelösten Gase. Wissensch. Meeresuntersuch., Abt. Kiel, N. F., Bd. VII, 1903. 2. Beitrag z. Bestimmung u. Verwertung d. Gasgehalts d. Meerwassers. Ibidem, Bd. VIII, 1904.

König, Über den niedrigsten für das Leben der Fische notwendigen Sauerstoffgehalt des Wassers. Fühlings Landwirtschaftl. Zeitung 1901, Bd. XVI, S. 557.

I. Untersuchungsmethoden.

Provençal und Humboldt haben zuerst (im Jahre 1809) bei Fischen die Atmungsvorgänge quantitativ zu erforschen versucht. Aus zwei Gründen sind jedoch ihre Untersuchungen als mangelhaft zu bezeichnen. Einmal ließen sie die Fische so lange atmen, bis aller Sauerstoff verbraucht war; dann aber genügte nicht ihre Methode der Extraktion der Gase aus dem Wasser durch Kochen, wodurch höchstens die Luft vollkommen entweicht, aber die Kohlensäure nur bei äußerst verlängertem Kochen; dabei wird aber gleichzeitig viel Wasserdampf mitgerissen, welcher wiederum CO_2 absorbiert. Provençal und Humboldt machten also, genau gesagt, Studien über Asphyxie der Fische bei gradweiser Entziehung des Sauerstoffs; dabei war noch falsch der Betrag der Kohlensäure. Immerhin hatten sie den Weg eingeschlagen, der nun weiter verbessert wurde. Den Atmungsquotienten, der das Verhältnis der Volumina der ausgeatmeten CO_2 zum verbrauchten O_2 angibt, hatten die beiden Forscher als 0,8 angegeben.

Erst Gréhant gelang es 1870, die Extraktion der Gase in vollkommener Weise durchzuführen, und zwar mit Hilfe der Quecksilberluftpumpe. Aber leider opferte er — so sagt Regnard von Gréhant — das physiologische dem physiko-chemischen Element. Er arbeitete bei Asphyxie der Fische. Der Atmungsquotient betrug nach seinen Versuchen $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 1$ bis 2. Die Tiere fahren nämlich fort, CO_2 auszuatmen, wenn

auch O fehlt. Angesichts dieser Tatsache erscheint die Vermutung nicht unbegründet, daß vielleicht auch bei Tieren Gärung vikariierend an Stelle der Atmung das Leben eine Zeitlang vor dem Tode bewahren kann, wie es bei den höheren Pflanzen z. B. der Fall ist. Auf diesen bemerkenswerten Punkt kommen wir weiter unten zurück. Hier erwähne ich noch Quinquand, der aus seinen Versuchen drei einfache Regeln gewann, die sich auch späterhin bewähren sollten. Er stellte fest, daß die Quantität des verbrauchten Sauerstoffs proportional der Zeit ist, daß jene abnimmt mit dem Gewicht der Fische, jedoch bei Fischen unter 500 g auf die Gewichtseinheit bezogen beträchtlicher ist.

Aus allen diesen früheren Versuchen resultieren zwei Haupttatsachen: Wie die übrigen Wirbeltiere nehmen die Fische bei der Respiration einerseits Sauerstoff auf (der aber im Wasser gelöst ist); andererseits geben sie Kohlensäure ab (die vom Wasser absorbiert wird). Keine Einigung herrscht in bezug auf das Verhältnis von $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$.

Jolyet und Regnard.

Im Jahre 1877 unternahmen nun zwei französische Naturforscher, Jolyet und Regnard, Respirationsversuche mit Wassertieren in großartigem Maßstabe. Sie suchten den bisherigen Übelständen abzuweichen, indem sie ein Prinzip verfolgten, welches schon Lavoisier, Regnault und Reiset angewandt hatten auf Luftatmer. Die Tiere waren nämlich in einen Raum eingeschlossen, aus welchem Kohlensäure durch Absorption entfernt und Sauerstoff wieder nach Maßen zugeführt wurde, wodurch man Asphyxie der Versuchstiere vermied. Den Respirationsapparat von Regnault und Reiset für Landtiere umgearbeitet zu haben für Wassertiere, ist das Verdienst Jolyets und Regnards. Sie bewirkten mit einem Motor einen Zirkulationsluftstrom durch das Wasser, der neuen reinen Sauerstoff nach Maßen zuführte und Kohlensäure mit fortnahm. Auf diese Weise wurde die Konstanthaltung der Gasmenge im Wasser erreicht, so daß die Experimente unter möglichst normalen Bedingungen ausgeführt werden konnten. Wegen der grundlegenden Bedeutung, welche den Arbeiten Jolyets und Regnards zukommt, gehen wir näher auf deren Untersuchungsmethode ein. Die schematische Zeichnung des Respirationsapparates läßt das Prinzip der ganzen Versuchsanordnung leicht erkennen. Wie der Zirkulationsluftstrom zustande kommt, begreift man, wenn man einmal die Kautschukbirne (ganz links) ins Auge faßt, welche durch den Kolben des Motors zusammengedrückt wird. Die verdrängte Luft drückt das Kugelventil K_1 nach unten, wodurch

dort abgeschlossen, dagegen das Kugelventil K_2 nach oben, wodurch Platz zum Entweichen der verdichteten Luft geschaffen wird. Nun wird die in Bewegung gesetzte Luft durch einen Gießkannenkopf unter die Oberfläche des Respirationwassers geleitet. Man sieht die Luftblasen durch das Wasser perlen. Wenn jetzt der Kolben des Motors sich von der Kautschukbirne entfernt, bläht sie sich wieder auf, und es entsteht eine Saugwirkung. Das Kugelventil K_2 schließt sich, dagegen K_1 wird nach oben getrieben, so daß Luft aus dem Respirationsapparat herausgesogen wird nach der Kautschukbirne hin, dabei jedoch eine Waschflasche mit Ätzkali passiert, welches die Kohlensäure absorbiert. An dem Manometer beobachtet man, ob der Luftdruck im Apparat geringer wird als draußen. Durch Zufuhr von reinem Sauerstoff wird der normale Luftdruck wieder hergestellt. Dadurch, daß sich über dem Respirationswasser eine Luftschicht befindet, ist es den Versuchstieren ermöglicht, an die Luft zu kommen, um direkt den Sauerstoff der Atmosphäre aufzunehmen. Daß Fische dieses wirklich tun, hatte schon Sylvestre gesagt, und Joylet und Regnard haben es als notwendig hingestellt. Hierzu sei die Bemerkung gestattet, daß manche Fische sich so verhalten mögen, wenn-

Fig. 1.

gleich man geneigt ist, an Asphyxie der Tiere zu denken, wenn diese an der Oberfläche des Wassers nach Luft schnappen. Jedenfalls hat die Atmosphäre als respirables Medium für die Organismen in großen Tiefen keine Bedeutung, da dort nur der im Wasser gelöste Sauerstoff zur Verfügung steht.

Man füllt nun die entsprechenden Gefäße mit titrierter Kalilauge, mit 7 l Wasser, dessen Gasgehalt genau bestimmt ist, und mit 500 ccm reinen Sauerstoff. Die Versuchstiere, bekannt nach Gewicht und Volumen, werden in den Rezipienten gesetzt, welcher durch die Glasplatte luftdicht geschlossen wird, nachdem alle Verbindungen durch Gummischläuche hergestellt sind. Ist der Barometerstand und die Temperatur des Apparates abgelesen, wird der Motor in Bewegung gesetzt. Ein solches Experiment dauert ein oder mehrere Tage, gewöhnlich so lange, bis 500 ccm O verbraucht sind. Zum Schluß werden wiederum analytische Bestimmungen vorgenommen, erstens der abgeschlossenen Luft, deren Zusammensetzung bereits am Anfang bestimmt war, zweitens des Gasgehalts im Wasser, beides gasometrisch mit Hilfe der Quecksilberluftpumpe, und drittens der absorbierten Kohlensäure entweder durch Gewichtszunahme oder volumetrisch nach Austreibung durch Säure. Bei dem letzten Verfahren hat man zuerst die Luft auszupumpen, dann die in Kalilauge als Karbonat gebundene Kohlensäure durch einen Überschuß von Salz- oder Schwefelsäure frei zu machen, um dann das Kohlendioxydgas mit Hilfe der Quecksilberluftpumpe zu extrahieren; da Kalilauge leicht karbonathaltig ist, muß der Gehalt vorher bestimmt werden, um den Betrag in Abzug bringen zu können.

Vernon.

Die Forscher vor Jolyet und Regnard hatten ihre Untersuchungen auf Fische eingeschränkt, aber jene beiden dehnten ihre Beobachtungen auf eine Reihe von Vertretern anderer Tierstämme aus. Nach ihnen lieferte nun im Jahre 1896 der Engländer Vernon in Neapel quantitative Angaben über den Atmungsstoffwechsel speziell bei niederen marinen wirbellosen Tieren. Die Methode der beiden französischen Forscher mit dem konstant durchplätschernden Luftstrom war für Vernon ausgeschlossen, wollte er mit zarten pelagischen Tieren experimentieren. Er verfuhr daher nach folgendem einfachen

Fig. 2.

Prinzip, wobei allerdings in der Ausführung doch mancherlei Schwierigkeiten zu überwinden waren. Man bringt die Tiere eine genügende Zeitlang in ein geschlossenes Wasserbassin. Dann entnimmt man eine Wasserprobe, kocht die Gase weg und analysiert diese. Die schematische Zeichnung der verwendeten Apparate veranschaulicht das Prinzip von Vernons Untersuchungsmethode.

Die Respirationsglocke mit den Versuchstieren wird in das Aquarium gestellt und zweimal durchgespült mit Wasser aus dem Vorratsgefäß; trotzdem bleiben, wie Vernon angibt (allerdings ohne nähere Begründung, S. 23), einige 70 cm von dem Wasser zurück, in welchem das Tier vor dem Versuch gehalten wurde. Die Zeit wird notiert, wann das Tier anfängt zu atmen. In der Respirationsglocke und auch im Aqua-

rium wird die Temperatur von Zeit zu Zeit gemessen, um als Mittel aller Ablesungen die Temperatur des Experiments anzugeben. Wenn der Atmungsversuch nach 2 bis 3 Stunden beendet ist, wird Wasser für die Analyse abgesaugt, und zwar werden die ersten 40 ccm, welche das Schlangenrohr und das T-Rohr füllten, für sich aufgefangen und weggegossen. Das Analysenwasser wird gewogen, und dann werden etwa 300 g in die evakuierte Flasche hineingesaugt. Der genaue Betrag wird durch abermaliges Wiegen ermittelt. Es läßt sich nicht vermeiden, daß auf diese Weise das Respirationswasser vor der Analyse 4 Minuten an der Luft steht, wo Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme stattfinden kann. Vernon erklärt vielleicht mit Recht, daß dieser Umstand für das Resultat ohne praktischen Einfluß ist, aber seine Begründung scheint mir keinesfalls zu genügen. Aus der Beobachtung, daß die Sauerstoffabnahme in 90 Minuten 0,31 ccm beträgt, darf Vernon (S. 67) jedenfalls nicht den Schluß ziehen, daß sie in 4 Minuten nur $\frac{0,31}{90} \cdot 4 = 0,014$ ccm beträgt. Er bemerkt auch

ganz richtig, daß Sauerstoffabsorption rapider vor sich geht, so lange Wasser, wie jenes Respirationswasser, noch arm an Sauerstoff ist. Mit anderen Worten, die Intensität der Sauerstoffabsorption zur Herstellung des Gleichgewichtes findet nicht statt proportional der Zeit, sondern richtet sich nach dem Sättigungsgrad des Wassers an Sauerstoff. Um so überraschender ist es, daß Vernon ohne weiteres durch einfache Division von einer empirisch gewonnenen Zahl bei einer Dauer von $1\frac{1}{2}$ Stunden einen anderen Betrag zu gewinnen glaubt, wie er nach den ersten 4 Minuten zu konstatieren gewesen wäre. Das analoge Bedenken läßt sich erheben in bezug auf die abgegebene Kohlensäure. Wenn nämlich in 90 Minuten 0,37 ccm CO_2 an die Luft abgegeben werden, so ist keinesfalls damit ausgemacht, daß in 4 Minuten nur $\frac{0,37}{90} \cdot 4 = 0,016$ ccm CO_2 frei werden, viel-

mehr ist diese letzte Zahl sicher zu gering angeschlagen. Indem Vernon den Sauerstoff- und Kohlensäuregehalt vor und nach dem Experiment festgestellt, ergibt sich durch Subtraktion der Beträge der respiratorische Gasaustausch; dabei berücksichtigt er nicht das durch das Versuchstier verdrängte Wasser, da er annimmt, daß die Gase im Wasser der Gewebe des Tieres und die im umgebenden Wasser einer ähnlichen Veränderung unterworfen seien.

Eine nähere Erläuterung verdient die Art und Weise, wie Vernon seine Gasbestimmungen ausführt. Er bedient sich, wie es auch Jolyet und Regnard getan hatten, der Quecksilberluftpumpe, um die Gase aus dem Wasser nach vorheriger Ansäuerung mit Schwefelsäure in ein Vakuum zu saugen, beziehungsweise zu kochen. Die Gase passieren einen Kaliabsorptionsapparat für Kohlensäure und dann eine Pyrogallolzwiebel, wo der Sauerstoff absorbiert wird. Als durchschnittlicher Versuchsfehler wird angegeben für Sauerstoff 0,09 ccm pro kg H_2O (0,03 ccm nämlich bei der Analyse von ca. 300 g H_2O), d. h. bei 5 ccm O beträgt der Irrtum 1,8%, für Kohlensäure 0,27 ccm pro kg H_2O ; diese Zahl ist etwas größer, weil wenig Wasser mit überdestilliert, welches CO_2 in geringen Mengen absorbiert; in Prozenten ausgedrückt ist der Versuchsfehler jedoch bedeutend geringer als beim Sauerstoff, wenn nämlich in kg Wasser etwa 70 ccm CO_2 vorhanden sind, nur 0,4%. (Warum schreibt wohl Vernon S. 22 0,3% statt 0,39, abgekürzt 0,4%?) Das Abkochen der Gase und deren Analyse in Petterssons Apparat dauert 1 bis $1\frac{1}{2}$ Stunden. Wegen der geringen Menge des zu messenden Sauerstoffquantums ist noch folgende wichtige Korrektur vorzunehmen. 0,5 ccm Gas im Verbindungsrohr hinter dem Kaliabsorptionsapparat erreichen nicht die Pyrogallolzwiebel zur Sauerstoffabsorption, so daß jedesmal ein Irrtum in der Sauerstoffbestimmung entsteht, wenn zwei aufeinanderfolgende Analysen verschiedene Sauerstoffbeträge liefern. Obwohl die durchschnittliche Differenz geringer ist als 0,12 (+ oder -), so wäre doch ohne die erforderliche Korrektur ein ins Gewicht fallender Fehler möglich. Der Gasgehalt wird von Vernon angegeben pro kg, in ccm, bei 0° und 760 mm Druck. Der Beobachtungsirrtum, der mit unterlief, da der Gasgehalt in der 16,5 Liter Wasser fassenden Reserveflasche im Laufe des Tages sich änderte, betrug durchschnittlich für O 0,003 ccm und für CO_2 0,027 ccm, wenn ca. 300 g H_2O analysiert wurden (S. 63). Da Wasser aus einem kleinen Behälter („250 gallons“) zu große Variationen im Gasgehalt zeigte, je nachdem es aus verschiedenen Teilen und Schichten genommen wurde, wählte Vernon Respirationswasser für die Reserveflasche aus dem Oberflächenwasser eines großen Aquariums („1000 gallons“) und analysierte es täglich oft zweimal. Das erste Fünftel der Versuche Vernons ergab zu hohe Sauerstoff- und Stickstoffbestimmungen, da versäumt worden war, die 10 ccm H_2SO_4 zum Ansäuern des Analysenwassers zu kochen. Nun ist aber das Verhältnis von N zu O in verdünnter H_2SO_4 ebenso wie in der Luft,

und da ferner der N-Gehalt in Analysenwasser praktisch konstant war, nämlich 12 ccm, so ist eine Korrektur dieser ersten Analysen möglich. Hatte Vernon z. B. 15 ccm N gefunden pro kg H_2O , verrechnete er 3 ccm auf Luft.¹⁾ Der O-Gehalt des Wassers überhaupt variierte pro kg zwischen 3,28 und 5,74 ccm, der CO_2 -Gehalt zwischen 65,68 und 74,29 ccm. Eine größere Variation (mehr O und weniger CO_2) trat jedoch ein, als große Mengen frischen Seewassers in das große Bassin eingepumpt wurden. Die Quantität des Sauerstoffs im Wasser ist abhängig von der Temperatur; je höher diese, desto geringer jene. Vernon fand pro Liter im November bei 15° 3,5 ccm O, im Dezember bei 11° 4,2 ccm O, und im Februar bei 9° 4,7 ccm O. Das Verhältnis der Gasgemische in der vom Wasser absorbierten Luft ist für Atmungszwecke günstiger als in der Atmosphäre. Zwar haben in einem Liter ihres Mediums die Landtiere ungefähr vierzigmal so viel Sauerstoff zur Verfügung als die Wassertiere, aber diese letzteren erhalten ihren Atmungssauerstoff in konzentrierterer Form, da ihm nur etwa die doppelte Menge indifferenten Stickstoff beigemischt ist im Gegensatz zur atmosphärischen Luft, welche viermal so viel Stickstoff als Sauerstoff enthält. In seinem Respirationswasser fand Vernon den Sauerstoffgehalt nie die Sättigung erreichen, welche eintritt beim Durchschütteln mit der Luft; dagegen korrespondierte der Stickstoffgehalt fast der Sättigungsmenge, indem sich langsam das Gleichgewicht zwischen Temperatur und gelöstem Stickstoff einstellt. Wenn der Kohlensäuregehalt auch durchschnittlich als 70 ccm pro kg bestimmt wurde, so ist bemerkenswert, daß Wasser der offenen See nur 47 ccm CO_2 aufwies. Sättigung ist in beiden Fällen bei weitem nicht erreicht. Als Vernon einen CO_2 -Strom 1 Stunde lang durch Wasser leitete, fand er 219 ccm pro kg.²⁾

Pütter.

In neuester Zeit hat August Pütter in seinen physiologischen Studien weitere Beiträge für unseren Gegenstand geliefert. Pütters Versuchsanordnung weist einige Neuerungen auf. Als Respirationsgefäße dienen ihm Flaschen mit eingeschlipfem Glasdeckel, welche 1—2 Liter fassen. Nach Vorversuchen wählt er die Tiermenge und die Dauer des Experiments so, daß etwa die Hälfte des vorhandenen Sauerstoffs aufgezehrt wird, damit keine abnormen Verhältnisse eintreten. Sehr wichtig ist nun, bei Versuchen mit natürlichem Seewasser durch Parallelbeobachtungen ohne Tiere die Sauerstoffzehrung des Wassers festzustellen, eine Maßregel, die weder Jolyet und Regnard noch Vernon angewandt hatten. Unfiltriertes Meerwasser enthält nämlich (neben sehr wenigen Protozoen) Algen + Bakterien, durch ein Papierfilter filtriertes die Bakterien quantitativ vorwiegend + einige kleine Algen und Flagellaten. Bei Licht produzieren die Algen durch Assimilation mehr Sauerstoff als sie durch Atmung verbrauchen. Bei Dunkelheit fällt die Sauerstoffproduktion der Algen fort; durch Atmung verbrauchen sie jedoch welchen; anderseits wird von den Bakterien eine gewisse Menge Sauerstoff konsumiert, die mit wachsender Temperatur gewaltig zunimmt. Als Mittelwert wird von Pütter angegeben, daß die Bakterien in 1 l Wasser in 24 Stunden bei 13,1° 1,29 mg O verbrauchen. Genug, bei exakten quantitativen Versuchen über Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabscheidung bei Wassertieren ist durch Parallelversuche unter gleichen Bedingungen festzustellen, wie groß der Sauerstoff- und Kohlensäureumsatz im Respirationswasser ist ohne die Versuchstiere. Im Gegensatz zu den bisher genannten Forschern bestimmt Pütter die Quantität des gelösten Sauerstoffs nicht gasanalytisch, sondern titrimetrisch nach der bekannten Winklerschen Methode (Oxydation von Manganochlorid).

Die Kohlensäurebestimmungen stellt Pütter so an, daß er unter Durchleitung eines kohlensäurefreien Luftstromes das Seewasser nach Ansäuern durch Schwefelsäure aus-

¹⁾ Hier finden sich nun offenkundige Druckfehler oder grobe Rechenfehler. Luft enthält dem Raume nach 20,81% O und 79,19% N; Vernon scheint mit den runden Zahlen 21 für O und 79 für N zu rechnen. Von 3 ccm Luft sind $\frac{21}{100} \cdot 3 = 0,63$ ccm Sauerstoff, welche demnach vom Resultat abziehen sind. Der Rest, $3 - 0,63 = 2,37$ ccm, ist von dem gefundenen Wert für N zu subtrahieren. Merkwürdigerweise schreibt Vernon S. 64) $\frac{21}{79}$ of 3 ccm or 0,08 ccm“. Warum $\frac{21}{79}$ statt $\frac{21}{100}$? Und weiter ist 0,08 sicher falsch; 0,8 ccm wäre nach Vernons Ansatz das gesuchte Resultat.

²⁾ An dieser Stelle folgen wiederum ungenaue Zahlenangaben. Warum schreibt Vernon 9% statt 10,3%? (S. 66.)

kocht in einem Kolben ($\frac{1}{2}$ l) mit Rückflußkühler. Die Kohlensäure wird getrocknet durch Schwefelsäure und Kalziumchlorid, das mit CO_2 gesättigt ist. Dann findet Absorption der Kohlensäure statt in 2 hintereinander geschalteten Röhren mit Natronkalk und Kalziumchlorid. Sind die ca. 200 ccm Analysenwasser 20–30 Minuten gekocht, wird die vertriebene Menge der Kohlensäure gewichtsanalytisch festgestellt. Der Wägefehler beträgt 0,5 mg, was bei 25 mg 2% ausmacht. Da die Temperatur großen Einfluß hat auf die Intensität der Respirationsvorgänge einmal der Versuchstiere, aber nicht weniger auf die Sauerstoffzehrung der Bakterien, die mit Temperatur rapide wächst, ist es nötig, dieselbe während der Experimente genau zu bestimmen und nach Möglichkeit konstant zu halten. Handelt es sich um Versuche im Dunkeln bei Zimmertemperatur, verwendet Pütter eine sogenannte Kochkiste, d. h. eine kleine Kiste mit den 3 Respirationsgefäßen, welche in einer erheblich größeren steht, so daß der Zwischenraum zwischen beiden mit Holzwole ausgestopft ist. Bei Versuchen, wo die Temperatur von der des Zimmers um 5° abweicht, wird eine mit Blech ausgeschlagene und mit temperiertem Wasser gefüllte Kiste von einem Holzwoilmantel umgeben. Das Wasser, in welchem die Respirationsgefäße stehen, ändert seine Temperatur an einem Tage höchstens um $0,4^\circ$. Bei allen Versuchen am hellen Tage oder auch im Dunkelzimmer bei konstanter Beleuchtung erweist sich auch nach Pütter als durchaus praktisch, wie es schon Vernon ausgeführt hatte, die Respirationsgefäße in ein Zimmeraquarium zu stellen, dessen Wasser nur um wenige Zehntel Grad variiert.

Knauthe und Zuntz.

Die zuverlässigsten Angaben über den respiratorischen Gasaustausch bei Fischen haben in jüngster Zeit Knauthe und Zuntz geliefert. Ihr Respirationsapparat ist allen Anforderungen moderner Wissenschaft gemäß konstruiert. Es galt noch einige Mängel an Jolyet und Regnards Apparat zu beseitigen, zunächst die Kautschukbirne, welche die Luftmenge über dem Wasser abschließt; denn dergleichen Kautschukteile bedingen fast immer Gasverluste. Hempel (Gasanalytische Methoden) gibt z. B. an, daß ein Stück vulkanisierter Gummi (3–4 ccm lang und 4–5 ccm Durchmesser) 0,2 ccm CO_2 absorbiert. Weiter erschien es wichtig, besonders wegen unsicherer Bestimmung der Gasvolumina, Einrichtungen zur Regulierung und Konstanthaltung der Temperatur zu treffen. Endlich war es nötig, in jedem Moment Proben des Wassers und der Luft zur Analyse entnehmen zu können, ohne den Gang des Versuches zu unterbrechen. Wer das Prinzip und die Wirkungsweise von Jolyet und Regnards Respirationsapparat vor Augen hat, wird sich auch leicht ein Bild machen können über die Versuchsanordnung und Methode, welche Knauthe und Zuntz anwenden. Als Respirationsgefäß dient ein 52 l fassender Ballon aus Glas. Für die Zirkulation der Luft sorgt eine doppelt wirkende Luftpumpe, welche bei jeder Bewegung des Kolbens auf der einen Seite ebenso viel Luft einpreßt, wie sie auf der anderen Seite wieder absaugt. Beide Luftmengen streichen durch Kali zur Absorption der Kohlensäure. Zwei Manometer sind angebracht, von denen das eine die Spannung der Luft des Ballons mißt und das andere, ein Thermobarometer, dazu bestimmt ist, die Wirkungen der Temperatur und des äußeren Luftdruckes in Rechnung zu ziehen, welches kommuniziert mit einem abgesperrten Luftraum, der sich unter denselben Bedingungen von Temperatur und Außendruck befindet wie die Luft im Ballon. Alle bisher beschriebenen Einrichtungen befinden sich in einem großen Aquarium, dessen Wasser zum ständigen Ausgleich der Temperatur in Bewegung gehalten wird durch eine Wasserstrahlpumpe, welche Luft einbläst. Als Thermoregulator des Aquariumwassers dient eine dicke Kupferröhre mit absolutem Alkohol, die in Verbindung steht mit einem Abschluß aus Quecksilber, welches bei der Ausdehnung des Alkohols die Zufuhr der Heizgase regelt. Bei Versuchen über Zimmertemperatur fließt beständig Wasser von 30 bis 40° in das Aquarium, während der Überschuß durch einen Überlauf abfließt; will man unter Zimmertemperatur Versuche anstellen, läßt man das Wasser vor Eintritt in den Heizapparat durch das Eis kühlen. Sauerstoff wird je nach Verbrauch aus einem gradierten Gasometer zugeführt. Soll ein Respirationsversuch ausgeführt werden, wird das große Respirationsgefäß ganz mit Wasser gefüllt, die gewogene Tiermenge hineingesetzt und dann abgeschlossen. 5 l Wasser werden sogleich abgesaugt, und an deren Stelle tritt reine atmosphärische Luft von außen. Das abgesaugte Wasser dient zur Analyse, welche den Gasgehalt feststellt. Damit man jederzeit während des Versuchs Luft- und Wasserproben entnehmen kann, ohne irgendeine Störung im Verlauf des Experiments zu versuchen, befindet sich im Inneren des Respirationsbehälters an einer besonderen Röhre, welche den Deckel durchbohrt, ein dünnwandiger leerer Gummiball, in welchen man bei Entnahme von Proben so viel Wasser

einfließen läßt, daß der vom Manometer angezeigte Druck konstant bleibt. Den Sauerstoffgehalt bestimmt Zuntz mit Hilfe des bekannten von Dr. Müller-Brandenburg konstruierten sogen. Tenaxapparats, dessen Einzelheiten und Handhabung Knauth, der sehr viel damit gearbeitet hat, näher auseinandersetzt (Das Süßwasser S. 128), und dessen Prinzip darauf beruht, daß man das Analysenwasser auskocht und den ausgetriebenen Sauerstoff in einer Hempelschen Pipette absorbiert, die gefüllt ist mit einem Kupferdrahtnetz in ammoniakalischer Ammoniumkarbonatlösung, einem „geradezu idealen Sauerstoffabsorptionsmittel“. Die Kohlensäure wird titrimetrisch mit Barytwasser von bekannter Konzentration ermittelt. Erwartet man nach dieser Methode quantitative Bestimmungen, so ist es notwendig, wie es auch Knauth vorschreibt, bis zum nächsten Tage mit der Titration durch Säure zu warten, nachdem man einen Überschuß von Barytlauge zugesetzt hat, weil erst nach längerer Zeit die Fällung des Karbonats vollendet ist.

II. Die wichtigsten Resultate der bisherigen Untersuchungen.

Als Versuchsobjekte dienten von Wirbeltieren Fische und als Anhang zu diesen Amphioxus und Tunikaten, dann von Würmern Hirudineen, von Mollusken Cephalopoden, Lamellibranchier und Pteropoden, von Echiordermen Asteroideen und Holothuriern, von Cölenteraten Poriferen, Hydrozoen und Ctenophoren, endlich von Protozoen Rhizopoden. Man sieht, es sind alle großen Tiertypen vertreten, aber die weitaus meisten Zahlenangaben besitzen wir über die Fische.

Als Zeiteinheit dient 1 Stunde, dann als Gewichtseinheit 1 kg Tier bzw. 1 kg organische Substanz oder auch 1 kg Trockensubstanz, endlich als Einheit für die Gasquantitäten nehmen wir ccm bei 0° und 760 mm Luftdruck oder mg.

Zwei Fragen sollen für den respiratorischen Gaswechsel beantwortet werden. 1. Wie viel ccm Sauerstoff verbraucht 1 kg Tier pro Stunde? 2. Wie viel ccm Kohlensäure wird dabei abgeschieden? Diese letzte Frage wird meist so beantwortet, daß man den Atmungsquotienten angibt, d. h. das Verhältnis des Volumens der ausgeatmeten Kohlensäure zum Volumen des eingeatmeten Sauerstoffs, also $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$.

Die bei Fischen von den verschiedenen Experimentatoren gewonnenen Werte sind der beigegebenen Tabelle zu entnehmen.

Wenn man absieht von einigen Besonderheiten, welche jedesmal durch Bemerkungen in der Tabelle gekennzeichnet sind, lassen sich eine Reihe von wohlbegründeten allgemeinen Gesetzmäßigkeiten ablesen.

Die untersuchten Seefische zeigen einen bedeutend höheren Sauerstoffverbrauch als die Süßwasserfische.

Hand in Hand mit dem Sauerstoffverbrauch geht jedesmal die Kohlensäureabgabe, doch so, das das Verhältnis der Volumina $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$, der Atmungsquotient, die Zahl 1 nicht erreicht, sondern im Durchschnitt etwa 0,7 beträgt.

Der respiratorische Gasaustausch von 1 kg Fisch ist sehr viel größer, wenn diese Fischmasse aus vielen kleinen Tieren besteht, als wenn sie durch größere Tiere oder ein einziges großes Tier repräsentiert wird.

Nach Knauths Versuchen, die jedoch nicht im Zusammenhang veröffentlicht worden sind (der Autor ist inzwischen verstorben), läßt sich sogar sagen, daß man den Sauerstoffverbrauch nicht einfach dem Körpergewicht eines Indivi-

Tabelle 1—3: Fische, Amphioxus und Tunikaten.

Tabelle 1.

Experimen- tator	Name des Tieres	Zahl der Tiere	Gewicht in g	Durchschnittsgewicht eines Tieres	Temperatur	Verbrauchter O pro Stunde u. pro kg Tier in cem	Atmungsquotient $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$	Bemerkungen
Jolyet et Regnard Arch. d. Phys. 2. Série, I, 4, 1877. S. 603	Cyprinus tinea Schleie	2	445	222,5	14°	55,7	0,66	Verhältnismäßig kleine Be- träge für den O-Verbrauch bei Süßwasserfischen.
„ S. 605	Cyprinus auratus Gold- fisch	9	300	33,3	12,5°	50,6	0,63	
„ S. 605	„	10	395	39,5	11,5°	41,0	0,8	
„ S. 606	„	1	130	130,0	12°	39,2	0,68	
„ S. 606	„	4	455	114,0	12°	29,9	0,85	Hier verbraucht der größere Fisch mehr O als die klei- neren vom selben Gewicht.
„ S. 607	„	4	330	82,5	?	36,0	0,67	
„ S. 608	Cyprinus phoxinus Gründling	52	252	4,8	16° 4. III. 76	140,0	0,86	Kleine Tiere beanspruchen verhältnismäßig viel O.
„ S. 607	Muraena an- guilla Aal	8	410	51,25	14°	40,5	0,79	Wenn der geringe Tempe- raturunterschied die Dif- ferenz des O-Verbrauchs nicht erklärt, hätten wir wie oben dieselbe Aus- nahme von der Regel.
„ S. 608	„	4	450	112,5	15,5°	48,0	0,60	
„ S. 614	Barbus (franz. mulot.) Seebarbe	1	390	390,0	15°	171,0	0,86	
„ S. 615	„	7	195	27,9	14°	134,0	0,81	
„ S. 616	Sparos aua- tus (franz. dorade) Goldbrasse	3	235	78,3	19°	142,0	0,64	
„ S. 616	Trigla hirundo Knurrhahn	1	350	350,0	15°	94,5	0,71	

duums, sondern dem Quadrat der Kubikwurzel dieses Gewichtes entsprechend zu schätzen hat.

Bei gleichen Temperaturverhältnissen verbrauchen Fische, die sich ruhig verhalten, weniger Atemluft als solche, die sich lebhaft bewegen.

Der respiratorische Gaswechsel steigert sich gewaltig mit Zunahme der Temperatur und damit zugleich die Beweglichkeit der Tiere und ihre Neigung, Nahrung aufzunehmen, somit auch indirekt die Gewichtszunahme.

Tabelle 2.

Experimen- tator	Name des Tieres	Zahl der Tiere	Gewicht in g	Durchschnittsgewicht eines Tieres	Temperatur	Verbrauchter O pro Stunde u. pro kg Tier in ccm	Atmungsquotient $\frac{CO_2}{O_2}$	Bemerkungen
Jolyet et Regnard Arch. d. Phys. 2. Série. I, 4, 1877. S. 616	Muraena con- ger Meeraal	1	545	545	13°	59,8	0,72	Kleinheit der Tiere u. Steigerung der Tem- peratur kommen ein- ander zu Hilfe, um einen vermehrten O- Verbrauch zu erzielen.
„ S. 616	„	3	445	148,3	16°	75,5	0,67	
„ S. 617	Raia torpedo Zitterroche	1	315	315	15°	45,3	0,61	
„ S. 618	„	1	410	410	14°	48,8	0,56	Niedrige Zahlen für den O - Verbrauch, weil diese Tiere ruhig am Boden liegen.
„ S. 619	Pleuronectes solea See- zunge	2	370	185	14°	73,5	0,81	
„ S. 619	Pleuronectes maximus Steinhütt	1	320	320	15°	80,0	0,6	Der gefräßige Stein- hütt gebraucht viel O.
„ S. 620	Squalus catu- lus Katzen- hai	1	440	440	15°	54,5	0,83	
„ S. 620	Syngnathus Seenadel	12	125	10,4	18°	89,9	0,85	Hoher O-Konsum bei kleiner Gestalt.
„ S. 637	Labrus turtus Lippfisch	1	275	275	19°	137,0	1,24	
Vernon, Journ. of Physiol. Vol. XIX. 1895/96. S. 31	Serranus scriba See- barsch	—	—	—	16°	116,1 (1660 dm ³)	0,77	Bei verschiedenen Au- toren große Beträge für den O-Verbrauch der Meeresfische.
„ S. 31	Heliases chro- mis	—	—	—	16°	93,03 (1330 dm ³)	0,88	
„ S. 31, 36	Amphioxus lanceolatus	—	—	0,24	16°	35,7 (511 dm ³)	0,96	

Während bei Meeresfischen unter mittleren Temperaturverhältnissen (16°) der Sauerstoffverbrauch pro Stunde und kg Körpergewicht gegen 100 ccm, oft noch über 100 ccm, beträgt (in dieser Beobachtung stimmt Vernon überein mit Jolyet und Regnard), so sinkt dieser Betrag für Süßwasserfische bis gegen

Tabelle 3.

Experimen- tator	Name des Tieres	Zahl der Tiere	Gewicht in g	Durchschnittsgewicht eines Tieres	Temperatur	Verbrauchter O pro Stunde u. pro kg Tier in cem	Atmungsquotient $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$	Bemerkungen
Jolyet et Regnard, Arch. d. Phys. 2. Série. I, 4. 1877. S. 627	Cyprinus au- ratus	2	169,3	84,7	20°	14,8	0,89	Gewaltige Zunahme d. Respirationsintensi- tät mit Steigerung d. Temperatur.
" S. 628	2. Versuch mit denselben beiden Gold- fischen.	"	"	"	10°	37,8	0,96	2 $\frac{1}{2}$ mal so viel O-Ver- brauch als bei 20°.
" S. 628	3. Versuch mit denselben beiden Gold- fischen	"	"	"	30°	147,8	0,75	10 mal so viel als bei 20°.
Knauth, e, Nachrichten aus d. Klub d. Landwirte, Berl. Nr. 488. S. 4481.	Cyprinus car- pio Karpfen	nüch- terne Tiere von je	600	600	8°	25,0 (600 cem O in 24 St.)	0,72 $\left(\frac{430}{600}\right)$	Die in ( ) beigefügten Beträge sind die des Autors, welche um- gerechnet wurden.
"	"	"	"	"	12°	45,0 (1080 in 24 St.)	0,82 $\left(\frac{890}{1080}\right)$	Wächst die Temp. von 8—24°, so nimmt der O-Verbrauch etwa um das Vierfache zu, von 25—104 cem pro kg Tier und Stunde.
"	"	"	"	"	16°	62,5 (1500 in 24 St.)	0,8 $\left(\frac{1200}{1500}\right)$	
"	"	"	"	"	20°	75,0 (1800 in 24 St.)	0,67 $\left(\frac{1200}{1800}\right)$	
"	"	"	"	"	24°	104,2 (2500 in 24 St.)	0,88 $\left(\frac{2100}{2500}\right)$	
Vernon, Jour- nal of Physiol. Vol. XIX. 1895/96. S. 31	Salpa pinnata	—	—	3,2	16°	8,1 (116 dm ³)	1,12	Verhältnismäßig sehr kleiner Wert für O- Verbrauch.
" S. 31	Salpa tilesii	—	—	84,25	16°	1,9 (27,5 dm ³)	0,65	Ganz außerordentlich kleiner Wert für O- Verbrauch.

50 cem, ja nicht selten noch tiefer. Nach Vernon verhält sich ähnlich wie die letzten Amphioxus mit 35,7 cem Sauerstoffverbrauch.

Den Vergleich der quantitativen Angaben über den Gasaustausch bei der Atmung habe ich zunächst auf die Fische beschränkt, da hier im wesentlichen

gleichartige Gewebe vorliegen, welche durch die Respiration lebensfrisch erhalten werden sollen. So kommen wir bei verschiedenen Forschern auf eine Anzahl allgemeiner Übereinstimmungen der Resultate, indem wir bei allen Fischen die Respirationsintensität pro kg Lebendgewicht beziehen. Die Abweichungen und Differenzen in den Zahlenangaben erscheinen erklärlich aus der Höhe der Temperatur, aus der Größe der Versuchstiere und aus dem ruhigen oder lebhaften Verhalten beim Versuch selbst oder in der ganzen Lebensweise der Tiere.

Bei den Tunikaten finden wir einen so erheblich niedrigeren Sauerstoffverbrauch, daß man daran zweifeln möchte, ob überhaupt so verschieden gartete Tiere in dieser Weise nach den festgesetzten Einheiten mit Recht verglichen werden dürfen. Nach Vernon braucht 1 kg *Salpa pinnata* pro Stunde nur 8,1 ccm O und *Salpa tilesii* gar nur 1,9 ccm; diese letzte Salpe ist das Tier von der geringsten beobachteten respiratorischen Aktivität. Vernon kommt schon auf den Gedanken, den Sauerstoffverbrauch zu bemessen nach der Menge der vorhandenen Trockensubstanz, um so Zahlen zu gewinnen für die Vertreter der verschiedenen Tierstämme, daß ein Vergleich gerechtfertigt erscheint. Zur Ermittlung der festen Bestandteile mariner Tiere läßt Vernon diese in einer Porzellanschale auf dem Wasserbad nahe bis zur Trockenheit eindampfen; der Rest des Wassers wird vertrieben durch ein 40 Stunden dauerndes Luftbad von 100°. Der Salzgehalt beträgt etwa $\frac{1}{10}$ bis $\frac{1}{20}$ der gesamten Trockensubstanz. Bei zarten pelagischen Tieren zeigte sich aber, daß die Trockensubstanz beträchtlich geringer ist als die Salzmasse, die das Salzwasser ihrer Gewebe enthält. Vernon ist demnach der Meinung, daß in den zarten pelagischen Tieren eine Menge unverändertes Salzwasser enthalten sei, ohne mit dem Protoplasma verbunden zu sein; der Salzgehalt dieser Seewassermenge sei daher in Abzug zu bringen von dem Gesamtwert der gefundenen Trockensubstanz. Auf diese Weise ermittelt Vernon die respiratorische Aktivität pro Trockengewicht und Stunde bei 16°. Unnatürlicherweise gibt Vernon nun nicht den Sauerstoffverbrauch pro kg Trockensubstanz an, sondern pro 223 g. Er fand nämlich bei dem Fisch *Heliases*, daß von 1000 g Tier 223 g Trockensubstanz waren. Doch dies nur nebenbei. Während nun Wirbeltiere etwa zu 25% aus Trockensubstanz bestehen, konstatiert Vernon bei den niederen Tieren zum Teil ganz erstaunlich kleine Beträge, so bei *Cestus* nur 0,24% und bei *Salpa pinnata* 0,26%. Wenn wir also den Sauerstoffverbrauch auf die Einheit der Trockensubstanz (1 kg) beziehen, werden die hohen Zahlen bei den Wirbeltieren absolut genommen zwar etwa um das Vierfache erhöht, aber dafür herabgedrückt im Verhältnis zu den Beträgen beispielsweise bei den Tunikaten, deren niedrige Zahlen für den Sauerstoffverbrauch pro kg Tier ganz bedeutend anwachsen. So soll die respiratorische Aktivität bezogen auf die vorhandene Trockensubstanz bei *Salpa pinnata* ungefähr dreimal so stark sein als beim Menschen und dann bei einer Temperatur von nur 16° im Vergleich zur hohen Körpertemperatur von 37° beim Menschen. (Meine Rechnung auf Grund der Zahlenangaben S. 51 ergibt allerdings nur 2,4 statt 3!) Diese hohe Bewertung erregt wohl einiges Bedenken gegen Vernons Annahme, daß das Seewasser ohne weiteres und ohne eine Veränderung zu erfahren ein pelagisches Tier durchdringt; Vernon hatte nämlich geschlossen aus der starken Schrumpfung, welche die Tiere in der Gefangenschaft erfahren, daß sie einfach einen Teil des Seewassers ausscheiden. Wahrscheinlicher dürfte vielleicht sein, daß ein Meerestier das Salz des Meeres, wofern es sich in seinem eigenen Körper findet, auch irgendwie verwertet, und daß dieses somit einen Bestandteil der spezifisch organischen Substanz ausmacht.

Wenn dem so ist, werden sich die hohen Zahlen natürlich erheblich reduzieren. Mögen nun auch die Atmungsintensitäten bei verschiedenartigen Tieren noch so stark voneinander abweichen, so sollte man doch bei Tieren derselben Gattung mit analog gebauten Geweben annähernd gleiche Werte erwarten. Und wenn man diese nicht erhält, ist man geneigt, die empirisch festgestellten Daten auf andere Normen zu beziehen, so daß man dann bei ähnlicher anatomischer Beschaffenheit gewisse Übereinstimmungen im physiologischen Verhalten nachweisen kann. Nach diesem Grundsatz verfährt Vernon mit den beiden Salpen: *Salpa tilesii* und *Salpa pinnata*. Ich will zeigen wie. Wir haben schon wiederholt darauf aufmerksam gemacht, daß die Temperatur auf die respiratorische Aktivität von hervorragendem Einfluß ist. Vernon setzt dieselbe für jedes Tier gleich 1 bei 16°, dann ist sie bei 10° etwa $\frac{2}{3}$ und bei 24° etwa 2. Weiter bezeichnet Vernon als Temperaturinkrement den Quotienten aus der respiratorischen Aktivität bei 24° und der bei 10°. Die Werte für die Temperaturinkremente sind sehr variabel, von 1,9 bei Fischen bis 5,1 bei transparenten Tieren, d. h. im allgemeinen gilt: je höher ein Gewebe differenziert und strukturiert ist, um so geringer beeinflußt die Temperatur die Atmungsintensität. Vergleicht man von diesem Gesichtspunkte aus jene beiden Salpen, so zeigt sich trotz der Verschiedenheit der absoluten Beträge der respiratorischen Aktivitäten (*Salpa tilesii*: *Salpa pinnata* rund = 1:4), daß die Temperaturinkremente sich verhalten wie 4,5:4,3, also erfreulicherweise fast gleich sind. Vorläufig bringen uns aber derartige Vergleiche nicht viel weiter. Wenn wir nämlich Vernons Werte über Knochenfische (*Heliases* und *Serranus*) ins Auge fassen und Knauthes Angaben danebenstellen, zeigen sich doch wieder Differenzen. Vernon stellt 1,9 und 2,6 fest, während nach Knauthes Tabelle (s. S. 344) sich wenig mehr als 3 berechnen läßt. Es ist von späteren Versuchen zu hoffen, daß über diesen Punkt noch mehr Klarheit geschaffen wird. Vielleicht sind auch die angesetzten Temperaturpunkte 10° und 24° nicht gerade am geeignetsten. Bei Tieren, die im gleichen Wasser leben, paßt man sich wohl besser den tatsächlichen physiologischen Bedingungen an, berücksichtigt demnach die kälteste und wärmste Temperatur, welche tatsächlich im Laufe des Jahres in der Natur erreicht wird.

In welcher Weise die Temperatur die Respirationsintensität beeinflusst, veranschaulichen sehr klar zwei von Knauth gezeichnete Kurven auf Grund von Beobachtungen an Karpfen (s. S. 354).

Dies Ergebnis von der Wirkung der Temperatur ist von größter Bedeutung für die Fischzucht. Oben deutete ich schon an, daß zugleich mit Zunahme des Sauerstoffverbrauchs die Beweglichkeit der Tiere größer wird, ebenso steigert sich ihre Neigung, Nahrung aufzunehmen und ihre Fähigkeit, die Nahrung zu verarbeiten. Genug, wir haben in dem Betrag des verbrauchten Sauerstoffs ein Mittel, je nach der Temperatur des Wassers, welche täglich zu messen ist, die größte Futtermenge zu berechnen, die man den Fischen zumuten kann zum Vertilgen, um auf diese rationelle Weise Höchstbeträge der Fleischproduktion zu erzielen, ohne dabei Futter zu vergeuden. In dieser Richtung sehr interessante und lehrreiche Versuche gemacht zu haben an wirklichen Fischeichen, ist das Verdienst von W. Cronheim und Gieseke.

Fassen wir die wasseratmenden Arthropoden ins Auge, über welche nur Jolyet und Regnard eine Reihe von Versuchen angeführt haben. Die Quantitäten des verbrauchten Sauerstoffs bewegen sich bei Crustaceen in ähnlichen Größen wie bei den Fischen, wenn man als Einheiten Stunde und kg Tier wählt. Die wenigen Beobachtungen lassen auch hier erkennen, wie gewaltig

Tabelle 4: Arthropoden und Würmer.

Experimen- tator	Name des Tieres	Zahl der Tiere	Gewicht in g	Durchschnittsgewicht eines Tieres	Temperatur	Verbrauchter O pro Stunde u. pro kg Tier in cem	Atmungsquotient $\frac{CO_2}{O_2}$	Bemerkungen
Jolyet et Regnard, Arch. d. Phys. 2 Série, I. 4 1877. S. 610	Astacus flu- viatilis Fluß- krebs	8	250	31,25	12,5°	38,0	0,86	O-Verbrauch bei den kleinen Krebsen ca. 3 1/2 mal so groß als bei den größeren.
" S. 611	Gammarus pulex Floh- krebs	in großer Anzahl	74	—	12°	132,0	0,72	
" S. 621	Palaemon squilla Gar- neele	eine Anzahl	395	—	19°	125,0	0,83	Hohe Temp. u. Tiere v. geringerer Größe, also hoher Wert für O.
" S. 621	Cancer pagu- rus. Breiter Taschen- krebs	1	470	470,0	16°	107,0	0,84	
" S. 622	Homarus vul- garis Hum- mer	1	315	315,0	15°	68,0	0,8	Ebenfalls ansehn- liche Werte für O- Verbrauch, obwohl je ein größeres Tier vorliegt.
" S. 622	Palinurus quadricornis Languste	1	250	250,0	15°	44,2	0,88	
" S. 631	Cancer mae- nas Taschen- krebs	eine Anzahl	1095	—	18°	39,1	1,3 so hoch, da die Tiere auf d. Wege der As- phyxie	O-Gehalt d. Wassers zu Anfang 4,3 cem pro l, am Ende nur 0,64 cem-anormale Verhältnisse.
" S. 612	Hirudo offic- nalis Blut- egel	104	235	2,3	13,5°	22,98	0,69	O-Verbrauch wäh- rend der Verdauung benahe doppelt so stark als im nüch- ternen Zustande.
"	2. Versuch mit denselben Tieren, nach- dem sie Blut gesaugt hat- ten	"	"	"	"	39,7	0,9	

die Respirationsintensität sich steigert, wenn die Temperatur zunimmt, und daß jene erheblich größer ist bei vielen kleinen Tieren als bei wenigen größeren vom selben Gewicht. Der Respirationsquotient ist hier ebenfalls unter 1, etwa 0,8, vorausgesetzt, daß die Verhältnisse normal sind. Indem wir gleich die Würmer hier anschließen, machen wir aufmerksam auf die beiden Versuche von Jolyet und Regnard mit ein und denselben Blutegeln, das eine Mal in nüchternem

Tabelle 5: Mollusken und Echinodermen.

Experimen- tator	Name des Tieres	Zahl der Tiere	Gewicht in g	Durchschnittsgewicht eines Tieres	Temperatur	Verbrauchter O pro Stunde u. pro kg Tier in ccm	Atmungsquotient $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$	Bemerkungen
Jolyet et Regnard, Arch. d. Phys. 2. Série, 1, 4. 1877. S. 623	Octopus vul- garis Tinten- fisch	1	—	2310	15,5°	44,1	0,86	O-Verbrauch bei Vernons Tinten- fisch doppelt so stark wie bei Jolyets, weil Vernons Exem- plar so sehr viel kleiner war.
"	Ders. Tinten- fisch 2 Tage später	1	—	2300	16°	43,5	0,65	
Vernon, Jour- nal of Physiol. Vol. XIX. 1895/1896. S. 31	Octopus vul- garis	1	—	nur 7	16°	86,7 (1240 dmg)	0,95	
Jolyet et Regnard, S. 624	Cardium edule Herzmuschel	127	1370	10,8	15°	14,8	0,84	Niedrige Zahlen für den O-Ver- brauch, da in das Körperge- wicht der Ace- phalen die dik- ken Schalen mit eingerechnet sind.
" S. 625	Mytilus edulis Miesmuschel	60	1500	25	14°	12,2	0,76	
" S. 625	Ostrea edulis Auster	37	1835	49,6	13,5°	13,4	0,79	
Vernon, S. 31, 36	Tethys lapa- rina Nackt- schnecke	—	—	160,65	14°	10,6 (151 dmg)	0,84	Betrag für O klein, nähert sich dem bei Salpa pinnata.
" S. 31, 36	Pterotrachea coronata Pte- ropode	—	—	60,35	14°	6,6 (95 dmg)	1,18	Atmungsquotient bedenklich hoch.
Jolyet et Regnard, S. 626	Asteracan- thion rubens Seestern	mehrere	900	—	19°	32,0	0,79	Obwohl beides Echinodermen sind, so sind doch die Zahlen für den O-Kon- sum sehr ver- schieden festge- stellt. Eine so hohe Zahl für $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ läßt auf Gä- rungen schlies- sen.
Pütter, Vergl. Physiologie des Stoff- wechsels. S. 51.	Cucumaria grubei Holo- thurie	—	—	ca. 10	20°	13,3 (90 mg pro kg organi- sche Trok- kensub- stanz = 19 mg pro kg Tier)	ca. 3	

Zustande, das andere Mal, nachdem sie Blut gesaugt hatten, also bei der Verdauung. Dabei zeigt sich, daß der Sauerstoffverbrauch im zweiten Falle bei-
nahe auf das Doppelte (von 22,98 auf 39,7 ccm) anwächst.

Über Mollusken liegen zwar auch nur wenige Beobachtungen vor, aber von verschiedenen Autoren, so daß es von Interesse ist, die Resultate zu vergleichen. Jolyet und Vernon haben beide mit einem Tintenfisch experimentiert, und da ist es zunächst auffallend, daß Vernon für den Sauerstoffverbrauch gerade zweimal so viel angibt als Jolyet. Um diese Differenz zu erklären, werden wir hingewiesen auf die sehr verschiedene Größe der Versuchstiere. Jolyets Octopus wog 2300 g und verbrauchte pro kg Gewicht und Stunde nur 43,5 ccm O, während Vernons Octopus nur 7 g wog und 86,7 ccm O verbrauchte, ein markanter Fall dafür, daß kleinere Tiere verhältnismäßig größere Quantitäten Sauerstoff konsumieren. Immerhin sind die Zahlen für die Cephalopoden so hoch, daß sie denen bei Fischen unmittelbar an die Seite gestellt werden können; viel niedriger finden wir sie bei den Acephalen. Herzmuschel, Miesmuschel und Auster bedürfen nur etwa 13 ccm O pro Stunde und kg Tier. Hier stellt sich uns ein ähnliches Bedenken entgegen wie bei den Tunikaten. Dort fragten wir,

Fig. 3. Knauthes Kurven. (Nach Zuntz: Klub d. Landw. Nr. 488.)

Abhängigkeit des Atmungsstoffwechsels nüchterner Karpfen von der Temperatur. Abszisseneinheit: 1° C. Ordinateneinheit: 100 ccm pro kg Tier und 24. St. O-Verbrauch nimmt zu mit steigender Temperatur; CO₂-Ausscheidung ebenfalls, doch so, daß $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ stets unter 1 bleibt. Diskussion eines beliebigen Punktes, z. B. 16°. Bei 16° nimmt 1 kg Karpfen in 24 St. 1500 ccm O₂ auf und scheidet 1200 ccm CO₂ aus; $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 0,8$.

ob es berechtigt sei, das viele Wasser im Tier in gleicher Weise wie eigentliches Gewebe zu verrechnen, und kamen zu dem Schluß, daß man am gerechtesten verfährt, wenn man verschieden gebaute Tiere in ihrer Respirationsintensität vergleicht auf Grund der gleichen Menge vorhandener Trockensubstanz. Hier bei den Muscheln liegt es nahe, die dicken Schalen nicht mit zum respiratorischen Gewebe zu rechnen, will man den Sauerstoffverbrauch der Muscheln vergleichen mit dem bei schalenlosen Tieren. Jolyet macht auch selbst darauf aufmerksam, daß dann die Respiration ebenso stark bei jenen ausfällt wie bei den höheren Mollusken, z. B. den Tintenfischen. Die Nacktschnecke, mit der Vernon Messungen anstellte, ergab den niedrigen Wert von 10,6 ccm O pro Stunde und kg Tier und ein Flossenfüßer, Pterotrachea, sogar nur 6,6 ccm O. Dieses letzte Tier mit seinem hohen Wassergehalt des Körpers und dem geringen Sauerstoffverbrauch nähert sich in seinem Verhalten den Tunikaten. Ein Vergleich der drei Mollusken, die Vernon untersuchte, scheint darauf hinzuweisen, daß für die Respirationsintensität eines tierischen Körpers sein Wassergehalt irgendwie als Indikator verwendet werden kann. Vernon S. 49:

	Trockensubst.	Wassergehalt	O-Verbrauch pro Stunde und kg Tier
Octopus	11,7 %	88,3 %	86,7 ccm
Tethys	1,2 %	98,8 %	10,6 ccm
Pterotrachea	0,53 %	99,47 %	6,6 ccm

Ziehen wir die Summe, so erscheint es wünschenswert, bei künftigen Untersuchungen die Werte für den verbrauchten Sauerstoff nicht nur pro kg Tier, sondern auch pro kg Trockensubstanz zu bestimmen, oder am besten die Respirationsintensität zu bemessen, wie es die schalentragenden Mollusken an die Hand geben, nach der Menge der vorhandenen organischen Trockensubstanz.

Über den Sauerstoffverbrauch bei Echinodermen finden wir einmal bei Jolyet und Regnard eine Angabe betreffend den Seestern *Asteracanthion rubens*, nämlich 32 ccm O pro Stunde und kg Tier bei 19°, dann aber bei August Pütter, der an *Cucumaria grubei*, einer *Holothurie*, viele Bestimmungen ausführte, welche jedoch je nach den Versuchsbedingungen, Temperatur, Helligkeitsgrad und Ernährungszustand des Tieres stark voneinander differieren und sogar manche auffallende Unregelmäßigkeiten aufweisen. Bei 20° (vergl. Physiologie S. 51) verbraucht *Cucumaria* pro kg organische Trockensubstanz 90 mg O. Rechnen wir diese Menge um pro kg Tier, welches zu 78% aus Wasser besteht, so erhalten wir 19 mg O oder 13,3 ccm O, eine zweieinhalbmal kleinere Zahl als bei jenem Seestern. Bei niedriger Temperatur hat Pütter noch bedeutend niedrigere Werte gefunden. Es muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, festzustellen, wie weit sich die Respirationsintensität bei *Asteracanthion* derjenigen bei *Cucumaria* nähert, vielleicht wiederum am besten durch Umrechnung auf 1 kg organische Trockensubstanz als Einheit. Beachtenswert ist bei Pütter, daß er für *Cucumaria* (S. 52) einen sehr hohen respiratorischen Quotienten angibt, im Durchschnitt $\frac{CO_2}{O_2} = 3$; im Gegensatz zu den übrigen Beob-

achtern, die $\frac{CO_2}{O_2}$ nur dann über den Wert 1 fanden, wenn es sich um asphyktische Tiere handelte. Die nächstliegende Erklärung dafür, daß Kohlensäure frei wird trotz gänzlichen Mangels an Sauerstoff, ist nach Analogie der höheren Pflanzen darin zu suchen, daß Gärung, welche ebenfalls Energie liefert, vikariierend für die Atmung eintreten kann. Pütter schließt bei *Cucumaria* sogar auf Gärungen in großem Umfange selbst unter normalen Lebensverhältnissen. Daß derartiges bei Tieren vorkommt, zeigen die Untersuchungen Bunes an gewissen Eingeweidewürmern, die ihre Betriebsenergie durch Spaltung von Glykogen erzeugen, da sie in sauerstofffreier Umgebung leben. Wir stehen hier an einer sehr interessanten Frage, die wohl verdient, durch weiteres Material gründlich verfolgt und geprüft zu werden, um so festzustellen, ob wirklich und wie weit ein Vorgang wie die Gärung durch das ganze Reich der organischen Welt verbreitet ist, von den Bakterien und Pilzen bis zu den höheren Pflanzen und endlich auch in den tierischen Geweben.

Wenn wir von den Beobachtungen betreffs der Cnidarier absehen, welche Vernon nur in sehr beschränkter Anzahl ausgeführt hat, nämlich bei *Forskalia* und *Aegineta*, finden wir wiederum wie bei Salpen und Pteropoden recht kleine Beträge für den Sauerstoffverbrauch. Die Trachomeduse *Carmarina hastata* braucht pro Stunde und kg Tier 6,1 ccm O, die Skyphozoe *Rhizostoma pulmo* 7,7 ccm O, die Ctenophore *Beroë ovata* 5,0 ccm O und *Cestus veneris*

Tabelle 6: Cnidarier und Protozoen.

Experimen- tator	Name des Tieres	Zahl der Tiere	Gewicht in g	Durchschnittsgewicht eines Tieres	Temperatur	Verbrauch- ter O pro Stunde und pro kg Tier in cem	Atmungsquotient $\frac{CO_2}{O_2}$	Bemerkungen
Vernon, Jour- nal of Physiol. Vol. XIX. 1895/1896. S. 31, 36	Cestus veneris Venusgürtel	—	—	76,75	16°	2,6 (37,5 dm ³)	0,79	Recht kleine Wer- te für O-Ver- brauch, wie bei Salpen u. Ptero- poden.
" S. 31, 36	Beroë ovata Me- lonenqualle	—	—	23,84	16°	5,0 (72 dm ³)	0,84	
"	Rhizostoma pul- mo Skyphozoe	—	—	83,98	16°	7,2 (103 dm ³)	0,90	
"	Carmarina ha- stata Hydrozoe	—	—	33,96	16°	6,1 (87 dm ³)	1,10	
"	Forskalia con- torta	—	—	—	16°	12,0 (172 dm ³)	0,86	
"	Aegineta flavescens	—	—	—	16°	20,1 (288 dm ³)	0,82	Nur sehr wenige Beobachtungen wurden ausge- führt.
Pütter, Vergl. Physiologie des Stoff- wechsels. S. 28	Suberites domun- cula Kiesel- schwamm	—	—	—	17,7°	6,5 (41 mg pro or- ganische Trockensubstanz oder 9,225 mg pro kg Tier)	6,5	
Vernon S. 31	Collozoum in- terne Radiolar	—	—	—	16°	77,9 (1113 dm ³)	1,06	Zahl für O-Kon- sum ungeheuer groß. $\frac{CO_2}{O_2}$ et- was höher, als man bei norma- len Verhältnis- sen erwartet.

endlich nur 2,6 cem O. Zu diesen Quantitäten paßt ganz gut Pütters Bestimmung für einen Kieselchwamm (S. 28) Suberites domuncula, der im Mittel bei 17,7° 41 mg O pro kg organische Trockensubstanz oder 6,5 cem O pro kg Tier verbraucht. Die Höhe des Betrages scheint in komplizierter Weise von der Temperatur abzuhängen, da Pütter beim Ansteigen von 13° bis auf 17° eine gewaltige Verminderung des Sauerstoffverbrauchs, etwa auf $\frac{1}{3}$, feststellte, während nun bei weiterer Temperaturerhöhung von 17° bis 19° eine Zunahme erfolgte. Wie schon bei Cucumaria macht Pütter auch bei Suberites aufmerksam auf den Einfluß des Lichts, indem hier der Sauerstoffverbrauch im Licht zwei- bis dreimal so groß ist als im Dunkeln. Als Erklärung läßt sich vorläufig nichts Bestimmteres sagen, als daß gewisse protochemisch beeinflussbare Reaktionen vorliegen, über deren intensiveren Verlauf beim Licht der vermehrte Sauerstoffkonsum

ein Indikator ist. Endlich sei noch hervorgehoben, daß Pütter auch für Suberites einen enorm hohen Respirationsquotienten angibt (S. 33), nämlich 6,5, woraus er den Schluß zieht, daß außer Oxydationen gewaltige Gärungsspaltungen in den Geweben des Schwammes stattfinden.

Endlich liegt ein Versuch vor über Protozoen, nämlich über das Radiolar Collozoum inerme, mit welchem Vernon unter normalen Bedingungen (allerdings nur in einem einzigen Falle) experimentiert hat; dabei fand er für diesen trägen Organismus, der sich fast ohne Bewegung schwebend im Meere erhält, einen erstaunlich hohen Sauerstoffverbrauch, nicht weniger als 77,9 ccm O pro Stunde und kg Tier, d. h. etwa vierzigmal so viel als bei *Salpa tilesii*. Demnach hätten wir in Collozoum ebenso kräftige Oxydationsvorgänge wie in den Geweben des Frosches. Bezieht man den Sauerstoffverbrauch auf 1 kg Trockensubstanz, erhält man für Collozoum verhältnismäßig noch viel höhere Werte, so daß seine respiratorische Aktivität etwa zwanzigmal so stark wäre als die des Menschen; und dabei bedenke man den großen Temperaturunterschied von 16° bei Collozoum und 37° beim Menschen! Nun, dieses Resultat, welches auch Vernon als „truly astounding“ bezeichnet (S. 51), bedarf der ernstesten Nachprüfung. Es sei hier nur aufmerksam gemacht auf einen höchst bemerkenswerten Punkt, der nicht zu vergessen ist, will man vermeiden, daß trotz genauer Messungen sich erhebliche Untersuchungsfehler einschleichen. Pelagische Tiere weisen in der Gefangenschaft oft einen erheblichen Gewichtsverlust auf. So konstatierte Vernon bei *Rhizostoma* 8% Gewichtsverlust an einem Tage; ein Tier hatte nach 5 Wochen nur noch 11,6% seines ursprünglichen Gewichts. Cestus verlor von der Masse seines Körpers an einem Tage 12%, *Pterotrachea* 30%, Collozoum 38% und *Aeginata* sogar 60%. Als Ursache ist vielleicht einmal eine Schrumpfung der Gewebe durch Wasseraustritt zu betrachten, hauptsächlich aber der Umstand, daß pelagische Tiere in Gefangenschaft einen großen Teil ihrer Gewebesubstanz an das Wasser abgeben in der Form von unoxydierten Verbindungen; die Folge davon ist, daß das Wasser faulig riecht und viel Sauerstoff absorbiert. Diese Tatsache stimmt zu der Beobachtung, die Smith an der Themse machte, daß diese nämlich unterhalb Londons sehr arm an Sauerstoff geworden ist infolge des Detritus aus der Stadt. Wenn Vernon demnach schreibt (S. 39), daß bei Ctenophoren und Tunikaten in der Gefangenschaft die respiratorische Aktivität schnell ansteigt von Tag zu Tag, trotzdem sich die Lebensbedingungen sichtbar verschlechtern, so möchte ich dem gegenüber das Ansteigen der Respirationsintensität eher für scheinbar halten und den zunehmenden Sauerstoffkonsum darauf zurückführen, daß die Tiere große Körperpartien einbüßen, welche bei der Zersetzung im Wasser den Sauerstoff binden. Ganz den Erwartungen entsprechend beobachtete Vernon übrigens bei *Pterotrachea*, *Amphioxus* und andern eine Abnahme der Respirationsintensität, da die Tiere in der Gefangenschaft täglich träger und matter werden und ihre Lebensenergie schließlich ganz einbüßen.

Aus den erwähnten Beobachtungen läßt sich nun für künftige Versuche die Forderung ableiten, daß bakterielle und fermentative Vorgänge auszuschließen sind, die bekanntlich um so stärker auftreten, je höher die Temperatur ist, und außerdem sehr zunehmen, wenn die Experimente auf lange Zeit ausgedehnt werden. Gerade diese Erfahrung machten auch Knauth und Zuntz bei ihren Versuchen an Karpfen. Daher schränkten sie auch die Dauer eines Experiments auf wenige Stunden ein, so daß die Gärungserscheinungen praktisch ohne Bedeutung blieben. Bei dieser Gelegenheit blicken wir auch noch auf die Versuche

Jolyets und Regnards kurz kritisch zurück. Da manche derselben sich auf lange Zeit zum Teil auf mehr als 24 Stunden ausdehnten, so ist nicht abzusehen, wie stark bakterielle Vorgänge die Resultate beeinflussen können.

Zusammenfassend ist endlich zu sagen, daß es sich in den meisten Fällen bisher noch nicht um Mitteilung von absolut feststehenden, wissenschaftlichen Resultaten handeln konnte, und daß wir, von einzelnen Beispielen abgesehen, vorläufig nur so weit gekommen sind, allerlei Regeln und Gesetzmäßigkeiten in bezug auf den Atmungsstoffwechsel bei Wassertieren richtig zu ahnen. Jedenfalls ist es erforderlich, etwa in der Art wie es Knauth und Zuntz bei Karpfen durchgeführt haben, viele weitere empirische Data zu gewinnen zur Bestätigung und Erweiterung unseres jetzigen Wissens. Hier steht noch ein reiches und lohnendes Arbeitsfeld offen; ich hoffe die Hauptpunkte hervorgehoben zu haben, die für künftige Experimente maßgebend sein müssen. Für zukünftige Untersuchungen scheint mir besonders folgendes wichtig zu sein. Es gilt Vertreter einer Tierspezies herauszugreifen und diese nach allen Richtungen und unter möglichst vielseitigen Bedingungen zu beobachten. Dabei wären dann folgende Faktoren in möglichst kontinuierlich gesetzmäßiger Weise zu variieren: Größe und Gewicht der Individuen, Höhe der Temperatur, Stärke der Beleuchtung. Weiter wäre zu berücksichtigen, ob die Tiere nüchtern sind oder kurz vorher Nahrung zu sich genommen haben. Zur Konstanthaltung der Temperatur empfiehlt sich ein Aquarium mit temperiertem Wasser, in welchem die Respirationsgefäße aus Glas mit eingeschliffenem Stöpsel sich befinden; eines davon wird mit einer bestimmten Tiermenge beschickt, und das zweite enthält dieselbe Wasserprobe, aber ohne Tiere, zur Feststellung der Sauerstoffzehrung. Die Tiermenge und die Dauer der Respirationszeit ist nach einigen Vorversuchen so zu bemessen, daß stets noch genügend Atmungsluft vorhanden ist; am Ende des Versuchs darf höchstens die Hälfte der ursprünglichen, normalen Sauerstoffmenge verbraucht sein. So hielt es Pütter. Versäumen will ich jedoch nicht, mitzuteilen, daß Regnard die Bedingungen für Fische bereits dann für anormal erklärt, wenn nur noch die Hälfte der gebräuchlichen Sauerstoffquantität¹⁾ da ist. Dies wäre zu bedenken und der Versuch womöglich noch vorher abzubrechen. Die Werte für die umgesetzten Gasquantitäten, bezogen auf 1 Stunde, werden in ccm bei 0° und 760 mm Druck angegeben oder, wie es Pütter tut, in mg. Als Einheit der Tiermenge mag, wenn es sich um dieselbe Spezies oder Gattung handelt, in den meisten Fällen ein kg Lebendgewicht brauchbare Werte liefern, auch zum Vergleich untereinander; jedenfalls aber ist unabweisbar, namentlich beim Vergleich mit Vertretern aus verschiedenen Tierstämmen, außerdem die Respirationsintensität zu bestimmen pro kg organische Trockensubstanz.

---

¹⁾ Der Sauerstoff wird zweckmäßig durch Titration bestimmt nach dem bewährten Verfahren Winklers. Die Quantität der Kohlensäure dürfte am sichersten quantitativ zu ermitteln sein nach einer Methode und Anweisung, welche E. Rupp in näher auseinander setzt. Das Prinzip ist dasselbe wie bei Petterssons Verfahren. Man kocht die angesäuerte Wasserprobe in einem durch Quecksilber erzeugten Vakuum bei Anwesenheit von Eisen, welches mit der Säure Wasserstoff entwickelt. Dieses letzte ist wichtig, da nur bei gleichzeitiger Entwicklung eines indifferenten Gases alle Kohlensäure ausgetrieben wird. Handelt es sich jedoch um viele Bestimmungen, so erfolgt die Wasserstoffentwicklung nicht mit genügender Schnelligkeit, und daher benutzt Rupp ein anderes indifferentes Gas, nämlich Sauerstoff, welchen er aus Wasserstoffsperoxyd gewinnt unter Anwendung von Eisenchlorid als Katalysator. Die Kohlensäure wird absorbiert von Kalilauge.