

# **Einfache Apparate zur Gasanalyse und Mikrorespirometrie in bestimmten Gasgemischen, und über die Bedeutung des Hämoglobins beim Regenwurm.**

Von

**Hermann Jordan und Bea Schwarz.**

(Mededeelingen uit het zoölogisch laboratorium der ryks-universiteit te Utrecht.  
Nr. 5.)

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 14. Oktober 1920.)

## **I. Die Apparate von H. Jordan.**

Einige sehr einfache Apparate, die ich für Unterrichtszwecke konstruierte, möchte ich hier beschreiben, weil sie auch für rein wissenschaftliche Zwecke Dienst tun können, und weil wir ihrer Beschreibung in unserer zweiten Abhandlung, über die Bedeutung des Hämoglobins beim Regenwurm bedürfen. Wenn man eine größere Anzahl Schüler in irgendein Teilgebiet der (vergleichenden) Physiologie einführen will, dann müssen die benutzten Apparate gewissen Ansprüchen genügen. Sie müssen billig sein, so daß man einem jeden Schüler ein Exemplar in die Hand geben kann. Sie müssen einfach sein, d. h. ihr Ergebnis muß ohne weiteres ins Auge fallen, muß „demonstrativ“ sein. Endlich das bestätigt sich leider bei jedem Zusammenarbeiten in Form eines Kursus, die Bedienung des Apparates muß wenig Übung voraussetzen. Übung gewinnt der Student fast nur in Einzelarbeit.

Für die biologische Gasanalyse ist durch Kroghs bewundernswerte Apparate den dargetanen Ansprüchen in vielen Beziehungen Genüge getan. Kroghs Mikrotonometer ist ein Apparat für Gasanalyse, wie er einfacher kaum gedacht werden kann. Er besteht bekanntlich aus einer feinen graduierten Capillare, die an einem Ende verschließbar, am anderen Ende aber etwas erweitert ist. In der Nähe des verschließbaren Endes befindet sich ein angeschmolzenes Seitenrohr, welches mit einer Quecksilberschraube endet. Mit Hilfe dieser Schraube kann man den Inhalt der geeichten Capillare beliebig hin- und herbewegen. Hierdurch kann man diese erst mit Wasser füllen, sodann kleine Gasmengen einsaugen und messen. Nunmehr kommt Flüssigkeit in die offene Erweiterung der Capillare, die eines der Gase absorbiert, dessen relative

Menge innerhalb der ersterwähnten Gasprobe man wissen will. Also etwa Kalilauge für Kohlensäure usw. Man treibt mit der Schraube das Gas in die Flüssigkeit, und saugt es nach Absorption wieder zurück, mißt aufs neue und berechnet den relativen Gehalt an absorbiertem Gas aus dem Unterschiede beider Messungen. Der Temperaturkonstanz wegen steckt die Capillare in einem weiten, wassergefüllten Glasrohr mit Thermometer.

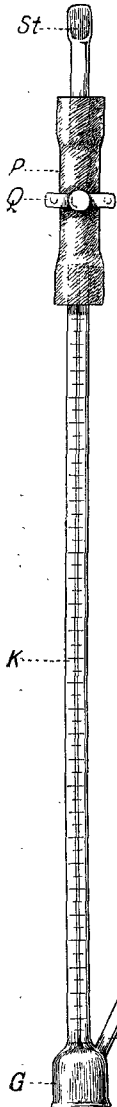


Abb. 1.

Dieses Instrument, dessen Dimensionen vollkommen an seine tonometrischen Aufgaben angepaßt sind, ist ziemlich teuer; völlig ungeübte Studenten können in der Regel nicht mit ihm umgehen, einmal der Kleinheit der analysierbaren Gasmengen, dann der Form jener offenen Erweiterung wegen; endlich wird in ihren Händen die Quecksilberschraube nur zu bald undicht.

Ich benutze für einfache Gasanalyse (ganz abgesehen zunächst von Tonometrie, auf die ich noch zurückkomme) eine vereinfachte Modifikation des Kroghschen Apparates. Die Capillare (*K*) hat einen Durchmesser von  $\frac{1}{2}$ –1 mm je nach Verwendung, meistens wähle ich 1 mm. Erleichterung der Arbeit, sowie geringerer Fehler durch an der Wand hängenbleibende Flüssigkeitsmengen ist hiervon der Hauptvorteil. An Stelle der Quecksilberschraube befindet sich am geschlossenen Ende der Capillare ein Stück starkwandigen Gummischlauches (*P*), der an seinem freien Ende durch einen Glasstab (*St*) geschlossen ist. Am Gummischlauch befindet sich ein Schraubenquetschhahn (*Q*), dessen Schraube die nämliche Bedeutung zukommt, wie der Quecksilberschraube des Kroghschen Apparates, denn unser Schlauch wirkt als Pipette. Man hat bei dieser einfachen Vorrichtung einen großen Spielraum, da man durch Eindrücken und Ausziehen des Glasstiftes die Wirkung der Schraube beliebig vergrößern kann.

Die Capillare geht an ihrem offenen Ende in eine Erweiterung (*G*) über, die viel größer ist als die des Kroghschen Apparates. Sie hat Glockenform und trägt seitlich ein schräges Ansatzröhrchen (*A*), dessen vielseitige Verwendung teilweise besprochen werden soll, wenn wir die Benutzung dieses Apparates beschreiben. Die Capillare ist kalibriert.

Ausführung einer Luftanalyse. Den Pipettgummischlauch (*P*), an einer Seite durch den Glasstift verschlossen, füllen wir vollständig mit Wasser. Dann setzen wir ihn auf die Capillare. Hierdurch

wird auch diese mit Wasser vollkommen gefüllt. Mit Hilfe der (zuvor angezogenen) Schraube oder des Stiftes saugen wir eine Luftprobe in die Capillare, bringen sodann etwas Wasser auf die Mündung der Capillare in der Glocke, saugen auch dieses Wasser ein, und nun ist die zu analysierende Gasmenge abgeschlossen. Sie wird bei bestimmter Temperatur gemessen: Der Apparat kommt in ein Gefäß<sup>1)</sup> mit Wasser (Thermometer) und nach einiger Zeit wird abgelesen und von der gefundenen Länge die Werte abgezogen, die man nach der Absorption erhält. Die Absorption erfolgt für Kohlensäure<sup>2)</sup> in Kalilauge 2–5%, für Sauerstoff in folgender Mischung, der ich vor Pyrogallol den Vorzug gebe: 5 Teile Seignettesalz 30%, 1 Teil Kalilauge 60%, eine Lösung, die bewahrt werden kann. Diesem Gemisch wird vor dem Gebrauch 1 Teil Eisensulfat (Ferrosulfat) 40% zugesetzt.

Die Glocke wird mit einem Gummistöpsel geschlossen und die Absorptionsflüssigkeit, die in einer Bürette stets bereit steht, mit ausgezogener Glasspitze durch die Seitenröhre *A* in die Glocke eingelassen. Jede Luftblase muß vertrieben werden, die Flüssigkeit muß mindestens zur Hälfte in der Seitenröhre stehen. Nun neigen wir den Apparat etwas, die Seitenröhre nach unten haltend, und schrauben die Analysenluft in die Glocke und saugen sie nach vollendeter Absorption wieder zurück<sup>3)</sup>.

Die Verwendung dieses einfachen und billigen Apparates, mit dem sich bei einiger Übung große Genauigkeit erzielen läßt, ist außerordentlich mannigfach. Es ist kaum eine Messung kleiner Gas mengen denkbar, die mit dieser Vorrichtung nicht auszuführen wäre. Die Art, wie wir das Gas in der Glocke auffangen und hernach abschließen, und wie wir dabei die einzelnen Teile des Apparates verwenden, ist naturgemäß sehr verschieden. Hier nur einige Beispiele:

1. Proben eines Gasstromes. Der Apparat wird an einem gewöhnlichen Stativ, die Glocke nach oben befestigt und diese mit doppelt durchbohrtem Gummistöpsel geschlossen. Zwei Glasröhren leiten in das

<sup>1)</sup> Wir nehmen weiße Schüsseln, in denen der Apparat auf einem mit Eisenlack schwarz gemachten Streifen liegt. Um auch mit Quecksilber leicht arbeiten zu können, verdient beim Ablesen die horizontale Lage den Vorzug.

<sup>2)</sup> Bei Luftanalysen kommt Kohlensäurebestimmung nicht in Betracht. Bei Respirationsgasen muß stets erst mit Lauge gearbeitet werden; in diesem Falle muß man mit Quecksilber statt Wasser arbeiten. Pipette und oberer Teil der Capillare darf ruhig Wasser enthalten, wenn es nur nie mit dem Gas in Berührung kommt. Bei genauen Arbeiten mit Kohlensäure vermeide man jedes Wasser. Alsdann verwendet man für die Pipette dickwandigen Schlauch, wie er bei Saugpumpen Verwendung findet.

<sup>3)</sup> Einzelheiten lasse ich beiseite. Fehler muß man durch die Erfahrung lernen zu vermeiden (Verlust der Analysenluftblase usw.). Die zur Absorption nötige Zeit stellt man durch wiederholtes Messen der Gasmenge fest. Kohlensäure geht sehr schnell, Sauerstoff in wenigen Minuten.

Innere der Glocke. Die äußeren Enden der beiden Glasröhren sind mit zu- und ableitendem Gummischlauch versehen, welche beide durch den nämlichen Quetschhahn abgeschlossen werden können. Das Seitenrohr trägt ein kurzes Stück Schlauch, das am freien Ende mit einem Glasstift geschlossen und mit der Absperrflüssigkeit gefüllt ist. Wenn der Gasstrom lang genug durch die Glocke gegangen ist um alle Luft vertrieben zu haben, schließen wir Zu- und Ableitung, saugen eine Probe in die Capillare, bringen durch einen Druck auf den Schlauch des Seitenrohres Absperrflüssigkeit (*Hg*) auf die Mündung der Capillare, saugen auch diese ein und analysieren. Die Zusammensetzung ausgeatmeter Gase läßt sich derart recht gut zeigen. Doch beschreibe ich bei einer anderen Gelegenheit eine spezielle Modifikation für die Analyse von Proben aus Gasströmen.

Tonometrie. Es gibt eine Anwendung der Tonometrie, bei der man mit ziemlich weiter Capillare (0,5–1 mm Durchmesser) arbeiten kann, wenn man nur kurze Luftblasen wählt. Das ist die Untersuchung des Sauerstoffgehaltes von Gewässern. Mit Hilfe unseres einfachen Apparates können wir in der Tat in Gewässern, die bei dem betreffenden Druck gasgesättigt sind, sehr genau den Sauerstoffgehalt bestimmen. In unserem hiesigen Exkursionsgebiete entsprachen alle untersuchten Gewässer der Grundbedingung der Tonometrie, da sie ihre evtl. Sauerstoffarmut stets dem Umstande verdanken, daß der Sauerstoff durch Sumpfgasblasen „ausgewaschen“ wird: Es herrscht in ihnen daher normaler Gasdruck. Die Zahlen stimmten bei unseren Versuchen mit den nach Winkler gefundenen sehr gut überein. In allen Fällen wurde der Apparat in das untersuchende Wasser getaucht, die kleine Luftblase (wie bei der Absorption) in die Glocke geschraubt, nach 5–10 Min. zurückgezogen und analysiert. Bei hydrobiologischen Exkursionen leistet diese Methode vortreffliche Dienste.

Der Apparat als Mikrorespirometer für Untersuchung der Atmung in bestimmten Gasgemischen.

Wir kommen nun zu der Aufgabe, deren Lösung Gegenstand unserer zweiten Mitteilung ist. Die gebräuchlichen Mikrorespirometer, mit Ausnahme des großen Apparates von Thunberg, lassen die Untersuchung der Atmung in abnormen Gasgemischen ohne weiteres nicht zu <sup>1)</sup>. Unsere zu beschreibende Vorrichtung erschien uns einfacher als andere, und unter den unserer Fragestellung entsprechenden Bedingungen auch durchaus einwandfrei. Zur Not kann man unsere beschriebene Gaspipette ohne weiteres gebrauchen, doch, da es sich bei Respirometrie um genau bekannte Gasvolumina handelt, so benutzen

<sup>1)</sup> Siehe hierzu T. Gaarders Methode, um Kroghs Mikrorespirometer mit Gasgemischen zu füllen. Biochem. Zeitschr. 89, 48, 1918.

wir eine Modifikation, bei der die Glocke *G* einmal länger ist als bei der gewöhnlichen Pipette, dann aber kann die Glocke durch einen Glasstöpsel (*W*) verschlossen werden. Dieser Glasstöpsel ist — wie das bei den Flaschen von Winkler (Titrieren des Sauerstoffgehaltes von Wasser) der Fall ist — schräg abgeschliffen, so daß ohne nennenswerte Druckerhöhung die gefüllte Glocke abgeschlossen werden kann. Eine Feder (*F*) hält den Glasstöpsel in der zum Verschlusse nötigen Lage. Das Seitenrohr *A* der Glocke kann durch einen Hahn verschlossen werden.

Allgemeines über die Benutzung dieses Apparates. Wenn es sich darum handelt, die absolute Menge Sauerstoff festzustellen, die ein Tier in einer bestimmten Zeit verbraucht, so verwenden wir stets Kroghs Mikrorespirometer, der zumal in Verbindung mit Wintersteins Prinzip fast ohne Rechnung die gewünschten Werte liefert. Unsere Pipette dagegen eignet sich dazu, um folgende Frage zu entscheiden: Bis zu welchem Grade vermag ein bestimmtes Tier den Sauerstoff seiner Umgebung auszunützen? Ich kann in die Glocke ein Tier bringen, dieses unter Verschuß bei konstanter Temperatur eine Zeitlang darin lassen, später (Kohlensäure- und) Sauerstoffgehalt einer Gasprobe feststellen. An sich sagt der Wert noch nichts. Wenn ich nun aber den gleichen Versuch mit einem anderen Tier gleichen Volumens, oder mit dem gleichen Tiere unter anderen Bedingungen anstelle, dann kann ich die zwei Zahlen relativen Sauerstoffverbrauches ohne weitere Rechnung miteinander vergleichen. Auf die Gleichheit der Gasvolumina in beiden Versuchen muß naturgemäß genau geachtet werden. Nun kann man in der Glocke auch beliebig gemischte Gase auffangen, z. B. Stickstoff mit wenigen, genau festgestellten Prozenten Sauerstoff. Man kann endlich dem Gasgemisch eine kleine Menge Kohlenoxyd zusetzen, welches man zuerst in die Capillare gebracht hat, um sie genau zu messen, und die man dann dem Inhalte der Glocke beimengt. Dies geschieht mit der Pipettenschraube.

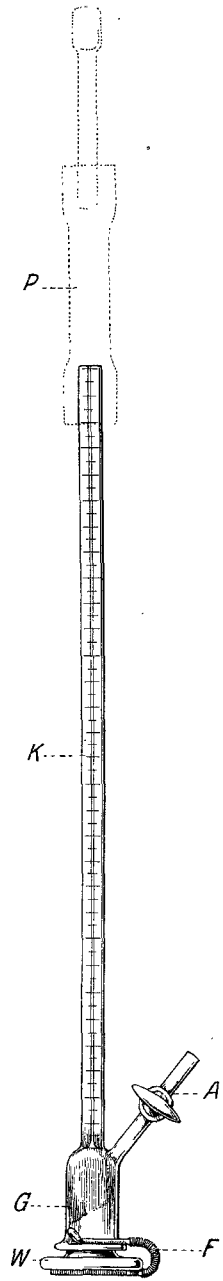


Abb. 2.

Beschreibung eines Versuches mit Benutzung von Gasgemischungen. Ob man als Absperrflüssigkeit Wasser oder Queck-

silber wählt, hängt von den zu untersuchenden Gasen ab. (In der Capillare befindet sich Quecksilber.) Wenn man sich für die Kohlensäure interessiert, so darf man lediglich Quecksilber nehmen. Bei Anwendung von Gasgemischen, die sehr arm an Sauerstoff sind, und bei Versuchen, bei denen es lediglich auf den Sauerstoff ankommt, empfiehlt es sich, ausgekochtes Wasser zu nehmen. In der Glocke wird — mit geschlossenem Hahn — das Gas unter der Sperrflüssigkeit aufgefangen. Nun kommt das Objekt in die Glocke, nachdem in der Sperrflüssigkeit Luftbläschen von seiner Oberfläche entfernt wurden. Kurze Zeit läßt man die Sperrflüssigkeit innerhalb der Glocke ablaufen (gebogene Pinzette). Dann kommt der Glasstöpsel auf die Öffnung, der mit einer Drahtfeder festgeklemmt wird (Winklerverschluß). Nun öffnet und schließt man unter Wasser den Hahn des Seitenrohres (Druckausgleich, unter Quecksilber neigt man den Apparat), und stellt die Pipette in ein Gefäß mit Wasser von konstanter Temperatur. Nach der gewünschten Zeit entnimmt man der Glocke eine Gasprobe wie folgt: Man hält den Apparat mit der Glocke nach oben, schraubt aus der Capillare ein wenig Quecksilber in die Glocke und neigt die Pipette etwas zur Seite. Nun saugt man die Probe ein, hält die Pipette sodann wieder senkrecht, so daß der Quecksilbertropfen auf die Öffnung der Capillare fällt, saugt auch diesen ein. Nunmehr öffnet man vorsichtig den Hahn, entfernt Glasstöpsel und Tier und analysiert die Gasprobe<sup>1)</sup>.

## II. Die Bedeutung des Hämoglobins beim Regenwurm. (Nach Versuchen von Bea Schwarz.)

Es ist eine, den Biologen geläufige Tatsache, daß Hämoglobin bei solchen Wirbellosen vorkommt, welche normalerweise in sauerstoffarmer Umgebung leben<sup>2)</sup>. Daß eine feste Beziehung zwischen beiden Faktoren besteht, kann als bewiesen betrachtet werden, einmal durch die zitierten, dann aber durch Untersuchungen, auf die wir weiter unten zu sprechen kommen. Als wir unsere Untersuchungen planten, kannten

<sup>1)</sup> Falls man die Volumenveränderung in der Glocke durch die Atmung des Tieres messen will, so kann man das mit dem Inhalte der Capillare tun. Statt des Glasstiftes kommt dann oben auf das Stück Gummischlauch ein Glashahn, den man beim Versuch (horizontale Lage der Pipette!) offen läßt. Auch die Differentialmethode (Thermobarometerprinzip) ist leicht anzuwenden. Doch verzichte ich hier auf eine Beschreibung dieser und anderer Modifikationen der Pipette.

<sup>2)</sup> Ray Lankester, E., A Contribution to the Knowledge of Haemoglobin. Proc. R. Soc. London **21**, 70. 1872/73. — Thienemann, A., Intern. Rev. Hydrobiol. 1913, S. 243. — Pause, Johannes, Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von Chironomus Gregorius. Zool. Jahrbücher **36**. Abt. allg. Zool., Physiol. 1918, S. 339.

wir lediglich die zitierte Literatur. Es schien uns interessant zu sein, das Problem von einer neuen Seite in Angriff zu nehmen.

Gewiß bedarf ein Regenwurm in seinen sauerstoffarmen Gängen des roten Farbstoffes, um sich die Reste des lebenswichtigen Gases aneignen zu können. Es interessierte uns jedoch die Frage, ob auch beim Sauerstoffpartiärdrucke der Luft unser Wurm auf das Hämoglobin angewiesen sei. Ist dies nicht der Fall, so wird durch diesen Nachweis nicht lediglich die Beziehung zwischen sauerstoffarmer Umwelt und Hämoglobinbesitz weiterhin bestätigt; wir erfahren dann auch, daß der Regenwurm keine Ausnahme von der Regel ist, daß die niederen Tiere bei reichlicher Sauerstoffzufuhr eines so mächtigen Mittels des inneren Sauerstofftransportes nicht bedürfen<sup>1)</sup>. Um unser Ziel zu erreichen, stellten wir die Sauerstoffausnützung fest bei hohem und niedrigem Partiärdruck, und zwar durch normale sowie durch solche Regenwürmer, bei denen durch Kohlenoxyd das Hämoglobin ausgeschaltet worden war.

Die Ausschaltung des Hämoglobins durch Kohlenoxyd. Um in zuverlässiger Weise aus dem gesamten Farbstoff des Regenwurms Carboxyhämoglobin zu machen, muß man nach unserer Erfahrung die Tiere längere Zeit in dem Gas lassen. Man kann hierbei ruhig reines CO zur Anwendung bringen; denn für unsere Fragestellung spielt die Tatsache, daß nach längerer Anoxybiose die Würmer gesteigerte Sauerstoffzehrung haben, keine Rolle. Denn wenn man den Sauerstoffverbrauch beeinträchtigt, so ist ein Mehrverbrauch ausgeschlossen. Dem dargetanen Einwande begegnet man leicht durch Kontrollversuche, bei denen man dem CO Sauerstoff zusetzt.

Wir ließen die Würmer 22 Stunden lang in Kohlenoxyd. Der Aufenthalt in diesem Gase ist für *Lumbricus* (sp.?) schädigend (Tonusverlust, zuweilen Tod am folgenden Tage). *Aloobophora* ist nicht so empfindlich. Tonus und Beweglichkeit leiden nicht, die Tiere bleiben meist am Leben und haben nach etwa 4—5 Tagen wieder normales Blut. Ob für *Lumbricus* der Aufenthalt in CO oder (wahrscheinlicher!) in einem Glasgefäß ohne feuchte Erde das schädigende Moment ist, haben wir nicht untersucht. Die Behauptung Krukenbergs, daß „Regenwürmer“, die er einige Stunden in CO ließ, später innerhalb 24 Stunden zugrunde gingen, ist wissenschaftlich sicherlich bedeutungslos (zitiert nach v. Fürth, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena 1903, S. 54).

Um uns davon zu überzeugen, daß wir es mit Carboxyhämoglobin zu tun hatten, stand uns lediglich folgendes Hilfsmittel zur Verfügung: Unsere Spektroskope liefern ein zu kleines Spektrum; das Carboxy-

<sup>1)</sup> Auf die Beziehung zwischen Gesamtsauerstoffkapazität des Blutes zu Größe und Stoffwechsel des Tieres soll anderwärts eingegangen werden.

hämoglobinspektrum konnte mit Sicherheit nicht ohne weiteres als solches festgestellt werden. Wir fügten daher unter dem Spektroskop unserer Blutprobe etwas Flüssigkeit von Stokes hinzu und sprachen von Carboxyhämoglobin, wenn das Spektrum unverändert blieb. Verglichen mit Kroghs neuester Methodik <sup>1)</sup>, auf die wir sogleich zu sprechen kommen, ist dies ein primitives Verfahren!

In einer hinreichenden Zahl von Fällen wurde unter „Standard“-Bedingungen <sup>2)</sup> gearbeitet, d. h., es wurden die Würmer in Alkohol 10% gebracht, bis zum Eintritt hinlänglicher Narkose. Unsere Resultate lassen sich kurz wie folgt zusammenfassen: Bei hoher Sauerstoffspannung (bis zu normaler Luft) vermag das normale Tier dem ihm zur Verfügung stehenden Gasgemisch nicht nachweislich mehr Sauerstoff zu entziehen als das CO-Tier <sup>3)</sup>. Bei sehr niedriger Sauerstoffspannung ist das wohl der Fall. Beispiele: In einem Gasgemisch, das 3% O<sub>2</sub> enthält, finden wir, nachdem 4 Stunden lang ein normales Tier darin gelebt hat, noch 1% O<sub>2</sub>. Handelte es sich um ein gleich schweres CO-Tier, so fanden wir noch 2,6%.

In 19–20 Stunden hatte ein normales Tier den Sauerstoff eines 4,4 proz. Gemisches (fast) restlos verbraucht, während ein CO-Tier ein Gemisch von 2,7% übriggelassen hatte (s. Tabelle).

Unsere Versuche waren abgeschlossen, als August Krogh die Freundlichkeit hatte, uns die Publikationen seines Laboratoriums zu senden. Hier fanden sich zwei Arbeiten, welche für unsere kleine Mitteilung besondere Bedeutung haben <sup>4)</sup>. Wir waren von der Überzeugung ausgegangen, daß ein Regenwurm bei normaler Temperatur und normalem Sauerstoffdrucke auch dann dem Milieu den nötigen Sauerstoff zu entziehen imstande sein müßte, wenn er an Stelle von einer Hämoglobininlösung lediglich Wasser, mit seinem physikalischen Sauerstoffbindungsvermögen, als Sauerstoffaufnahme und -transportmittel besitze. Der statistisch erwiesene Zusammenhang zwischen Sauerstoffarmut der spezifischen Umwelt und dem Besitze von Hämoglobin hatte uns ein Recht gegeben, die Überlegenheit der normalen über die

<sup>1)</sup> August Krogh, The Spectrocomparator. An Apparatus designed for the Determination of the Percentage Saturation of Blood with Oxygen or Carbon monoxide. Journ. Physiol. London **52**, 281. 1919.

<sup>2)</sup> Krogh, The Respiratory Exchange of Animals and Man. London 1916, S. 56. Unsere Fragestellung machte weitere Anwendung dieser Methode überflüssig.

<sup>3)</sup> Bei einigen Versuchen wurde beim CO-Tiere dem Gasgemisch weiterhin CO hinzugefügt, aus bekannten Gründen; O<sub>2</sub>-Analyse in diesem Falle mit Pyrogallol!

<sup>4)</sup> J. Leitch, The Function of Haemoglobin in Invertebrates with special reference to Planorbis and Chironomus Larvae. Journ. Physiol. London **50**, 370. 1916. — A. Krogh and J. Leitch, The Respiratory Function of the Blood in Fishes. Journ. Physiol. London **52**, 288. 1919.



I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Ver- suchs- Nr.	Tem- pera- tur in °C	Ge- wicht Tier in g	Zustand Tier	Ver- suchs- dauer in Stunden	Verfü- gbarer O <sub>2</sub> in %	Übrig- gelasse- ner O <sub>2</sub> in %	Ver- brauch- ter O <sub>2</sub> in %	Verfügbare O <sub>2</sub> in mg im Apparat mg	Verbrauch- ter O <sub>2</sub> in mg pro g Tier mg	Verbrauch- ter O <sub>2</sub> in mg pro g Tier mg
1	13,5	0,480	narkotisiert	3	Luft	20	0,9	2,917	0,261694	0,08723
2	14	0,548	narkotisiert	3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	"	18	2,9	2,82956	0,71645	0,2047
3	14,4	0,545	narkotisiert	3	"	19,2	1,7	2,82956	0,42171	0,14056
4	16	0,425	normal	3	"	19,5	1,4	1,3641	0,214995	0,071665
5	16	0,375	normal	3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	"	18	2,9	1,37625	0,5090	0,14543
6	16	0,445	CO häm.	4	"	19	1,9	1,25857	0,2631	0,065775
7	16	1,228	CO	3	"	17,6	3,3	1,43037	0,183913	0,0613043
8	16	1,265	CO	3 <sup>1</sup> / <sub>3</sub>	"	18,6	2,3	1,28365	0,111672	0,033535
9	16	1,462	CO	3 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	"	20,2	0,7	1,43037	0,032768	0,00873825
10	16	0,445	CO	4	"	19	1,9	1,25857	0,2631	0,065775
11	19,5	0,341	normal	18 <sup>1</sup> / <sub>3</sub>	0,75	0	0,75	0,0456622	0,13391	0,0073055
12	19,5	0,620	CO	20	0,75	1,2	—	0,0483633	—	—
13	19,5	0,900	CO	23	0,75	1	—	0,04925275	—	—
14	15	0,965	norm.	4 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	3	1	2	0,226074	0,156146	0,032873
15	15	0,965	CO	4 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	3	2,6	0,4	0,198145	0,0273775	0,0064417
16	15	0,922	normal	24 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> tot	3	1,6	1,4	0,200095	0,101280	0,0041337
17	15	0,615	normal	25 tot	3	0,91	2,09	0,22391	0,254853	0,0101942
18	15	0,605	CO	23 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> tot	3	2	1	0,185509	0,102207	0,0043035
19	15	0,600	CO	24 tot	3	2,5	0,5	0,184896	0,05136	0,00214005
20	13,5	0,645	normal	18 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	3,3	1,6	1,7	0,204452	0,1632922	0,0088263
21	13,5	0,445	normal	18 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	3,3	1,6	1,7	0,249924	0,289337	0,0154307
22	13,5	0,300	normal	19 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	3,3	0	3,3	0,227829	0,76238	0,0390964
23	13,5	0,550	CO	17 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	3,3	1,2	2,1	0,21910	0,253506	0,014486
24	13,5	0,717	CO	17 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	3,3	3,7	—	0,205124	—	—
25	14,5	1,130	normal	19 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	4	2,3	1,7	0,267257	0,100516	0,0052216
26	14,5	0,995	normal	19 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	4	1,6	2,4	0,301886	0,18242	0,0092172
27	14,5	0,890	normal	20	4	1,6	2,4	0,27518	0,185517	0,0092758
28	14,5	1,192	CO	18 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	4	3	1	0,247747	0,051965	0,0028474
29	14,5	1,583	CO	18 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> tot	4	1,7	2,3	0,26465	0,096130	0,00519625
30	14,5	0,670	CO	19	4	1,6	2,4	0,246956	0,221155	0,01164
31	14,5	0,595	normal	18 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	4	0	4	0,267257	0,44917	0,0246122
32	14,5	0,850	normal	19 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	4	2,3	1,7	0,301886	0,150945	0,0076426
33	14,5	0,650	normal	20 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	4	2	2	0,301886	0,18446	0,0091146
34	14,5	0,617	CO	18 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	4	2,5	1,5	0,246956	0,150093	0,00811317
35	14,5	0,515	CO	19	4	2,6	1,4	0,26465	0,17986	0,0119173
36	14,5	1,290	CO	19 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	4	1,3	2,7	0,309921	0,162152	0,00831633
37	15	0,590	normal	19 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	4,4	0,6	3,8	0,272075	0,398264	0,020424
38	15	0,388	normal	20	4,4	2,4	2	0,3315	0,388355	0,00194177
39	15	0,850	normal	20 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	4,4	0	4,4	0,33258	0,40036	0,0192952
40	15	0,580	CO	18 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	4,4	2,7	1,7	0,290607	0,19359	0,0106076
41	15	0,405	CO	18 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	4,4	2	2,4	0,27118	0,365225	0,0194787
42	16,5	0,401	normal	18 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	5,8	2	3,8	0,377892	0,617414	0,0329293
43	16,5	1,250	CO	18 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	5,8	4,4	1,4	0,36510	0,0688967	0,0037752

Anmerkung: Die Kolonnen IX, X, XI sind reduziert auf 0° C und 760 mm Druck. Die in ihnen enthaltenen Zahlen wurden ohne Berücksichtigung der kleinen Volumenveränderungen (respiratorischer Quotient) berechnet. Sie dienen hier nur zur Vergleichung, wenn sie sich von den absoluten Werten auch nur wenig entfernen dürften.

CO-Tiere bei niedrigen Sauerstoffspannungen, und nur bei diesen, zu vermuten. Wir konnten sie ja dann auch experimentell feststellen. Ganz anders Krogh und seine Schülerin. Sie gingen aus von den Resultaten der Untersuchungen von Barcroft<sup>1)</sup> und seinen Schülern. Aus der Dissoziationskurve des Oxyhämoglobins hatte sich das Problem ergeben, wie bei den verhältnismäßig hohen Sauerstoffspannungen in unseren Organen hinreichend Sauerstoff ausgetrieben werden könne, um den Zellen den nötigen Sauerstoff zuzuführen. Reines Hämoglobin würde niemals den betreffenden Ansprüchen genügen, denn dieses gibt erst bei einer Sauerstoffspannung von 8 mm Hg so viel Sauerstoff ab, daß es nurmehr zu 50% als Oxyhämoglobin auftritt. Krogh drückt dies so aus: Die Entladungsspannung  $t_u$  von reinem Hb ist bei 38° = 8 mm Hg. Die Sauerstoffspannung unserer Gewebe aber ist 27 mm und darüber. Ganz anders verhält sich unser Blut, welches bei 38° eine Entladungsspannung von 27 mm hat. Kohlensäure, Oxydationswärme und die anwesenden Elektrolyte erhöhen die Entladungsspannung des Hb. Dieses unser Blut würde nun wieder für Kaltblüter wertlos sein, denn es hat bei 15° eine Entladungsspannung von etwa 0,67 mm Hg. Das Blut vom Kabeljau aber entläßt bis auf 50% allen Sauerstoff, bei 15° bei einer Sauerstoffspannung von 18 mm. Schon Barcroft hatte verstanden, daß Kaltblüter besonderer Hilfsmittel bedürfen, um ihre Entladungsspannung zu erhöhen. Krogh und seine Schülerin zeigen, daß er recht hat, und mehr als das, daß bei verschiedenen Tieren, die in verschiedener Umwelt leben, die Eigenschaften des Blutes andere sind, und sich genau richten nach den Eigenschaften der Umwelt. Fische, die in sauerstoffarmer Umgebung leben, haben eine niedrigere Entladungsspannung als solche aus sauerstoffreichem Wasser. Krogh vermutet, daß die besonderen Hilfsmittel, welche die Entladungsspannung nach Bedarf erhöhen, in den Blutkörperchen vorhanden sind.

Mit dieser letzten Vermutung stimmen die Befunde Leitchs überein. Die von ihr (und uns) untersuchten Tiere besitzen bekanntlich keine roten Blutkörperchen, und ebensowenig das Vermögen bei hoher Sauerstoffspannung aus ihrem Hämoglobin Sauerstoff zu erlangen. Erst bei niedriger Sauerstoffspannung können sie vom Hämoglobin Gebrauch machen. Z. B. bei Planorbis weist Leitch nach, daß bei einem Sauerstoffpartiardruck entsprechend 7,7% das Hämoglobin durchaus nicht reduziert wird, erst bei 7,2% (also etwa 50 mm Hg) fängt der Sauerstoffverbrauch, d. h. die Reduktion des Hämoglobins an. Die „Entladungsspannung“, bei der also der Oxyhämoglobingehalt auf 50% herabsinkt, liegt noch viel niedriger, nämlich bei 7,4 mm Hg (20° C allerdings ohne Kohlensäure!).

<sup>1)</sup> J. Barcroft, The Respiratory Function of the Blood. Cambridge Univ. Press. 1914.

Ganz anders noch liegen die Dinge bei der Larve von *Chironomus*. Diese, aus sehr sauerstoffarmem Milieu stammenden Larven, reduzieren ihr Hämoglobin erst dann, wenn in ihrer Umgebung eine Sauerstoffspannung herrscht entsprechend 1%, oder 7,7 mm Hg, die Entladungsspannung bei 20° beträgt 0,17 mm, ist also außerordentlich niedrig. Auch wir konnten ähnliches zeigen. Anfang der Reduktion oder Entladungsspannung festzustellen, vermochten wir mit unseren Hilfsmitteln nicht. Allein auch wir zeigten, daß bei höherer Sauerstoffspannung das Hämoglobin bedeutungslos ist für den Regenwurm, und daß der Farbstoff erst bei niedriger Spannung Bedeutung erhält. Während man früher lediglich einen statistisch feststellbaren Zusammenhang zwischen sauerstoffarmem Milieu und dem Vorkommen von Hämoglobin bei Invertebraten kannte, wurde nunmehr gezeigt, daß in der Tat das Hämoglobin dieser Invertebraten nur bei niedriger Spannung Bedeutung haben kann, und daß umgekehrt bei solchen niederen Spannungen, die Ausnützung dieses Sauerstoffes und damit (auf die Dauer) die Lebensmöglichkeit, vom Besitze des Hämoglobins abhängt. Kommen derartige Tiere nun in atmosphärische Luft, dann müssen sie sich verhalten wie andere Tiere, die keinerlei Blutfarbstoffe besitzen. In einer folgenden Publikation aus unserem Laboratorium wird Frl. van Dishoeck zeigen, daß bei solchen Tieren nur die Anwesenheit großer Blutmengen die Sauerstoffzufuhr zu allen Gewebszellen gewährleistet. In der Tat konnte (unabhängig von unserem Gedankengange) Leitch zeigen, daß auch Planorbis und die *Chironomus*larve über große Blutmengen verfügen. Planorbis besteht zu  $\frac{1}{3}$ , *Chironomus* zu  $\frac{1}{2}$  aus Blut. Beim Regenwurm ließen sich die entsprechenden Zahlen noch nicht gewinnen. Wenn man die Ergebnisse einer wissenschaftlichen (kausalen) Analyse biologischen Geschehens zu einer vorurteilslosen Synthese verwendet, dann kommt man zu Beziehungen, welche von anderer Dignität sind als unmittelbare kausale Beziehungen. Sie haben mit den teleologischen Spekulationen früherer Zeiten nichts mehr gemein, da sie eben nicht auf Vorurteil, sondern auf wissenschaftlich begründetem Urteil beruhen. Ihr Resultat ist die Beziehung einer Summe von Faktoren zu den logisch erkennbaren Ansprüchen, die das Leben schlechthin, und das Leben unter spezifischen Umweltbedingungen stellt. Nur durch diese Synthese kommen wir zu einer wissenschaftlichen Beschreibung lebender Wesen als Systeme, dem Endziele der Biologie. Denn niemals kann (kausale) Analyse das Endziel einer Wissenschaft sein, da diese letztere erst durch die Beziehungen aus den Einzeltatsachen, also durch Synthese, gemacht wird. In diesem Geiste wünschen wir obige Abhandlung aufgefaßt zu wissen. Und wenn man unsere Resultate in diesem Geiste auffaßt, so entspringt aus ihnen eine Fülle neuer Fragestellungen, die wir bereits in Angriff genommen haben, und über die wir in absehbarer Zeit hoffen, berichten zu können.