

Über die Ausatmung der Kohlensäure bei luftatmenden Wasserinsekten.

Von

W. v. Buddenbrock und G. v. Rohr.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 24. Dezember 1921).

Krogh hat in einer Reihe von Arbeiten den Nachweis zu führen gesucht, daß entgegen der bisherigen Meinung der Zoologen ein großer Teil der beim Atmungsprozeß entstehenden Kohlensäure aus dem Insektenleibe nicht durch die Tracheen entfernt, sondern vom Blute weggespült wird und schließlich auf irgendeinem anderen Wege, wahrscheinlich durch die Haut den Körper verläßt. Eine Anzahl namhafter Forscher sind seiner Ansicht beigetreten und haben sie weitergeführt. Franckenberg stellt geradezu den Satz auf, daß das Tracheensystem der Insekten lediglich zum Einatmen diene und die Kohlensäure überhaupt nicht in die Tracheen gelangt.

Wir haben in unserer Arbeit über die Atmung der Stabheuschrecke *Dixippus morosus* nachgewiesen, daß mindestens für diese Insektenart die neue Auffassung nicht zu Recht besteht. Zwar existiert bei *Dixippus* eine nicht unbeträchtliche Hautatmung, aber dieselbe macht immerhin nur den vierten Teil der Gesamtatmung aus, so daß die weitaus überwiegende Menge der ausgeatmeten Kohlensäure sicherlich durch die Tracheen entleert wird, wie dies von den Zoologen stets behauptet wurde.

Die folgende kurze Mitteilung ist eine Ergänzung des damals Gefundenen. Wir haben diesmal eines derjenigen Objekte gewählt, mit denen Krogh vorzugsweise gearbeitet hat, nämlich die Larve des Schwimmkäfers *Dytiscus marginalis*. Krogh hat mit diesem Tier, welches zu den metapneustischen Insekten gehört, also die Luft mittels eines einzigen an der äußersten Spitze des Hinterleibs befindlichen Stigmenpaares einatmet, die folgenden sehr interessanten Ver-

suche angestellt¹⁾. Er bringt die Larve in ein ganz kleines Versuchsaquarium, das aus einem Trichter und einer darauf geklebten Glasplatte besteht. Auf der einen Seite kommuniziert dieser Trichter mit einem Capillarrohr, an das Ausflußrohr des Trichters ist ein mit reinem Sauerstoff gefüllter Gasbehälter angeschlossen. Bei der Atmung steigt das Insekt an die Oberfläche des den Trichter erfüllenden Wassers. Nach erfolgter Inspiration geht es wieder nach unten und verbleibt dort sehr lange Zeit. Man kann jetzt an der Verschiebung des Meniscus in der horizontalen Capillare beobachten, daß das Volumen des Tieres fortwährend kleiner wird. Es erreicht sein Minimum, kurz bevor die Larve wieder zum Atmen an die Wasseroberfläche kommt. Während der nun einsetzenden Inspiration wird das ursprüngliche Maximalvolumen wieder hergestellt. Anschließend an diese Beobachtungen bemerkt Krogh:

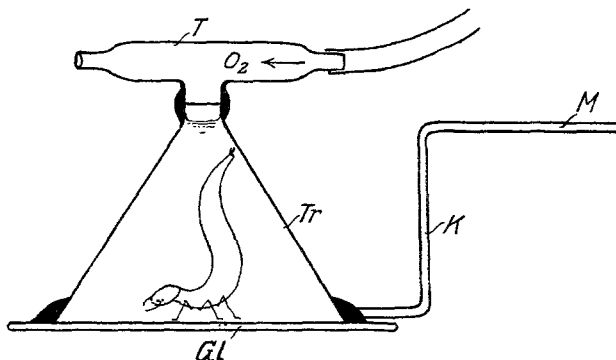


Abb. 1. Versuchsanordnung von Krogh. *Tr* Trichter, *Gl* Glasplatte, *K* Kapillarröhre, *M* Meniscus des Wassers in derselben, *T*-Stück, welches an den Sauerstoffapparat angeschlossen ist.

„Diese Versuche sind in verschiedenen Beziehungen lehrreich. Sie zeigen erstens, daß Sauerstoff aus den Tracheen absorbiert wird, ohne in nennenswerter Weise durch Kohlensäure ersetzt zu werden. Die Kohlensäure muß also auf anderem Wege ausgeschieden werden, und die einzige Möglichkeit ist hier die Hautrespiration.“ Es scheint also, daß sich Krogh hier zu der extremen Ansicht Franckenbergs bekennt, der jede Beteiligung des Tracheensystems an der Ausatmung der Kohlensäure ablehnt.

Hierzu haben wir das Folgende zu bemerken: Aus den Beobachtungen Kroghs läßt sich nur eines schließen, nämlich, daß die ausgeatmete Kohlensäure, anscheinend quantitativ, an das Wasser abgegeben wird. Es ist aber damit zunächst noch lange nicht bewiesen, daß hier nur die Haut als Diffusionsmembran in Frage käme, denn während das Tier

¹⁾ A. Krogh, Studien über Tracheenrespiration III. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **179**. 1920.

untergetaucht ist, grenzt die Luft des Tracheensystems an den Stigmen unmittelbar an das Wasser. Hierbei ist zu beachten, daß nicht nur die Einatmungsstigmen am Hinterende existieren, sondern noch eine Reihe Thorakal- und Abdominalstigmen, die zwar nicht zum Einatmen dienen, aber dennoch geöffnet sind. Es ist also während des Untergetauchtseins eine wenn auch nur kleine Oberfläche vorhanden, an welcher eine Diffusion der Kohlensäure aus der Tracheenluft direkt ins Wasser möglich ist. Bei der außerordentlichen Energie, mit welcher das Wasser die Kohlensäure verschluckt, darf dies nicht unberücksichtigt bleiben.

Aber selbst, wenn man hiervon absieht, besagen die Kroghschen Versuche nicht allzuviel zugunsten der neuen Theorie, denn sie vertragen sich durchaus mit der alten Anschauung vom Wesen der Tracheenatmung. Bleiben wir bei ihr stehen und betrachten wir irgendeine Gewebspartie, die einerseits an die Haut, andererseits an ein Tracheenbäumchen grenzt, so ist es klar, daß eine Diffusion der Kohlensäure nach allen Seiten hin, durch die Haut hindurch und in das Tracheensystem hinein erfolgen muß. Zu untersuchen bleibt hier nur das quantitative Verhältnis dieser beiden Teilprozesse zueinander. Natürlich wird dies je nach den Versuchsbedingungen sehr wechseln. Bei der Kroghschen Anordnung wird durch das lange Untergetauchtsein der Larve die Abgabe der Kohlensäure direkt an die Luft verhindert, folglich wächst der andere Teilprozeß, die Hautatmung bis zu 100% der Gesamtatmung an. Über das normale Verhältnis beider Teilprozesse bei häufigem Auftauchen der Larve, über die Beteiligung des Tracheensystems an der Ausatmung der Kohlensäure erfahren wir durch die Kroghschen Versuche gar nichts.

Wir haben versucht, dieses Problem auf einem anderen Wege zu lösen, nämlich durch direkte Bestimmung des respiratorischen Quotienten am Kroghschen Respirationsmanometer¹⁾.

Wir benutzten drei verschiedene Sätze von Gefäßen: Bei Gefäß A ist eine ziemlich breite Wasseroberfläche vorhanden. — Dieselbe findet sich natürlich auch beim Ausgleichgefäß, das sich vom Tierbehälter nur durch das Fehlen der Larve unterscheidet. Bei Gefäß B, welches die Form einer Sanduhr hat, ist die Oberfläche des Wassers auf ein Mindestmaß verringert. Bei Gefäß C endlich ist das Tier durch eine Drahtspirale schonend gefesselt und der Schwanz mittels Klebwachs am Glase festgekittet, so daß die Atemluft hermetisch gegen das Wasser abgeschlossen ist.

Wir wollen uns zunächst klarmachen, wie das Resultat dieser Versuche aussehen müßte, wenn die moderne Auffassung von der Ausatmung der Kohlensäure durch die Haut zu Recht bestände. Dann wäre zunächst zu erwarten, daß der beobachtete R.-Q. in allen Versuchen äußerst gering ist, denn die Kohlensäure gelangt ja überhaupt nicht

¹⁾ Über die Anwendung dieses Apparates siehe Kroghs Originalarbeit *Biochem. Zeitschr.* **62** bezw. unsere Arbeit über *Dixippus*. Es fehlt an dieser Stelle der Raum, näher auf das Technische einzugehen.

in die Tracheen und in die Atemluft, sondern geht ins Wasser, wird also beim Versuch ohne Natronkalk, bei dem O_2-CO_2 festgestellt wird, genau so absorbiert wie beim Versuch mit Natronkalk, welcher der Berechnung des veratmeten Sauerstoffs dient. Es muß folglich O_2-CO_2 nahezu gleich O_2 sein und CO_2/O_2 nahezu gleich Null.

Vergleichen wir hiermit unsere Versuche mit Gefäß B, so finden wir für R.-Q. die folgenden Werte: 0,61; 0,52; 0,73; 0,58; 0,42; 0,71; 0,73; 0,66. Der Mittelwert ist 0,62, also durchaus nicht weit vom R.-Q.

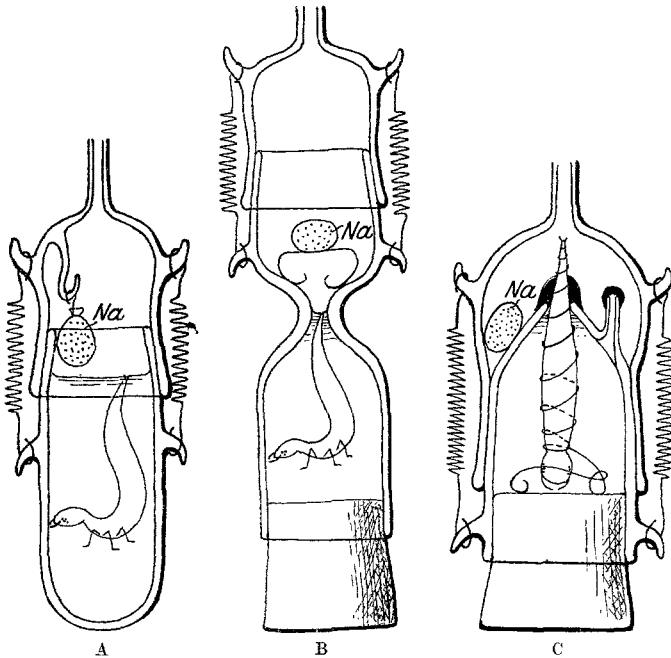


Abb. 2. Versuchsgefäße A, B, C zur Untersuchung des respiratorischen Quotienten der Dytiscuslarve unter verschiedenen Bedingungen. Na Säckchen mit Natronkalk. Nähere Erkl. i. Text.

gewöhnlicher luftatmender Insekten entfernt. Dieses Ergebnis ist mit der modernen Auffassung unvereinbar.

Lassen wir die Dytiscuslarven in Luft atmen, indem wir sie gänzlich aus dem Wasser herausnehmen, sauber abtrocknen und in den Respirationsapparat bringen, so erhalten wir folgende Werte für R.-Q.: 0,82; 0,84; 0,81; 0,85; 0,82; Mittel 0,83. Diese Zahl gibt das Verhältnis der gesamten ausgeatmeten Kohlensäure zum eingeatmeten Sauerstoff an, während der oben für R.-Q. angegebene Wert sich auf die durch die Tracheen direkt an die Luft abgegebene Kohlensäure bezieht. Die Differenz $0,83-0,62 = 0,21$ bedeutet in Prozent diejenige CO_2 -Menge, die entweder primär durch die untergetauchten Stigmen und durch

die Haut direkt an das Wasser abgegeben wurde oder sekundär vom Wasser verschluckt wurde, nachdem sie zunächst in die Luft gelangte. Sie ist auf alle Fälle größer als die wirkliche Hautatmung, von der wir folglich nur eines aussagen können, daß sie weniger als $\frac{21}{88} = 0,25$ der Gesamtkohlensäuremenge beträgt. Dies ist etwas ganz ähnliches, wie wir es bei Dixippus mit einer völlig anderen Methodik gefunden haben, aber etwas völlig anderes, als es die Kroghsche Hypothese erfordert.

Ein weiteres Kriterium für die Brauchbarkeit derselben liefert ein Vergleich zwischen den Versuchen, die mit den drei Gefäßsätzen A, B, C angestellt wurden. Wenn wir annehmen, daß die Kohlensäure direkt durch die Haut ans Wasser abgegeben wird, so ergeben sich für die verschiedenen Gefäße verschiedene Fehlerquellen, die sich leicht vorausberechnen lassen. Bei Anordnung C kann von der einmal ans Wasser abgegebenen CO_2 gar nichts an die Atemluft abgegeben werden, denn Wasser und Luft sind hermetisch gegeneinander abgeschlossen. Bei Gefäß B ist eine geringfügige Diffusion der Kohlensäure vom Wasser in die Luft möglich. Es muß folglich der R.-Q. CO_2/O_2 unter sonst gleichen Umständen bei B größer sein als bei C. Bei Anwendung des Gefäßes A ist eine etwa 10 mal so große Diffusion vom Wasser in die Luft zu erwarten, denn die Grenzfläche zwischen beiden Medien ist in A ungefähr 10 mal so groß wie in B. $\text{O}_2\text{—CO}_2$ wird also in diesem Apparat bedeutend geringer sein als bei Gefäß B, der R.-Q. entsprechend höher. Zusammenfassend können wir sagen, daß der R.-Q., die Richtigkeit der modernen Hypothese vorausgesetzt, bei Gefäß A am größten, bei Gefäß C am kleinsten sein muß: $\text{R.-Q.}_A > \text{R.-Q.}_B > \text{R.-Q.}_C$.

Ein ganz anderes Bild erhalten wir bei Zugrundelegung der alten zoologischen Schulmeinung, welche die Ausatmung der Kohlensäure durch das Tracheensystem vorsieht und der Hautatmung nur eine Nebenrolle zuweist. Jetzt gelangt die meiste Kohlensäure direkt in den Luftbehälter und kann erst sekundär vom Wasser verschluckt werden, um so reichlicher, je größer die Grenzfläche zwischen Luft und Wasser ist. Hieraus folgt unmittelbar, daß $\text{R.-Q.}_A < \text{R.-Q.}_B < \text{R.-Q.}_C$ sein muß. Unsere Versuche bestätigen die Richtigkeit dieser letztgenannten Auffassung. In zwei Serien ergaben sich für R.-Q. die folgenden Werte:

Tier Nr. 1: $\text{R.-Q.}_A = 0,45$; $\text{R.-Q.}_B = 0,61$; $\text{R.-Q.}_C = 0,83$.

Tier Nr. 2: $\text{R.-Q.}_A = 0,35$; $\text{R.-Q.}_B = 0,52$; $\text{R.-Q.}_C = 0,67$.

Es ist unmöglich, diese Ergebnisse mit der neuen Atmungshypothese in Einklang zu bringen. Dieselbe muß daher, mindestens für Dytiscus, als widerlegt gelten.

Wir bringen zum Schluß noch einige Versuche, die sich auf Eristalis-larven beziehen. Biologisch liegen die Verhältnisse bei diesem Tiere etwas anders als bei Dytiscus. Die genannte Fliegenlarve ist ein Bewohner ausgesprochen schmutziger Gewässer (Jauchetonnen). Bei

einem solchen Tiere muß man a priori eine Haut annehmen, die für die im Jauchewasser enthaltenen Stoffe, zu denen auch Kohlensäure gehören dürfte, sehr wenig durchlässig ist. Dies schließt eine Hautatmung nahezu aus. Wir finden bei Benutzung des Sanduhrgefäßes B für R.-Q. die folgenden Werte: 0,62; 0,78; 0,84; 0,70; 0,63; 0,79; 0,60. Der Mittelwert hieraus ist 0,70; er liegt so hoch, daß er nur durch direkte Abgabe der Hauptmenge der ausgeatmeten Kohlensäure an die Luft mit Hilfe des Tracheensystems erklärt werden kann.

Hinsichtlich der Literatur verweisen wir auf unsere ausführliche Arbeit über die Atmung von *Dixippus*, die in der Zeitschr. f. allg. Physiol. 20. 1922, erschienen ist.
