

Über den Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch wechselwarmer Tiere.

Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie der Atmung

von

A. Joel.

Mit 11 Figuren im Text.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Hamburg, Allgem. Krankenhaus Eppendorf.)

(Der Redaktion zugegangen am 18. Juli 1919.)

I. Einleitung und Problemstellung.

Der Begriff der Poikilothermie, im Gegensatz zur Homiothermie, schließt ohne weiteres die Frage in sich, inwieweit innerhalb eines poikilothermen Lebewesens die Geschwindigkeit der als Lebensvorgänge bezeichneten Reaktionen von der Temperatur des Außenmediums, die ja mit geringen Abweichungen auch die des Körperinnern ist, abhängt; und es waren vorwiegend wohl Gründe der Methodik, daß man, um dieses Abhängigkeitsverhältnis festzustellen und quantitativ zu verfolgen, zunächst und vorzugsweise den Fragenkomplex des Stoffwechsels zum Ausgangspunkt für diese Untersuchungen machte, und von diesem Komplex wieder insbesondere den Gaswechsel. Die ersten methodisch einwandfreien Untersuchungen hierüber stammen von Jolyet und Regnard (27), die an Wassertieren den respiratorischen Gaswechsel studierten, und insbesondere inbezug auf die vorliegende Frage am Goldfisch innerhalb der Grenzen 20—30° eine starke Steigerung des O₂-Verbrauchs und der CO₂-Abgabe feststellten; das gleiche fand Schulz (44, Pflüger 40) für den Frosch im Intervall

1—33°; jedoch enthält diese Arbeit zahlenmäßige Angaben nur für die CO₂-Abgabe, während von dem O₂-Verbrauch nur gesagt wird, daß er ebenfalls mit zunehmender Temperatur wachse. Im folgenden beschränkte man sich dann im wesentlichen darauf, von den beiden Phasen des Gaswechsels nur die CO₂-Abgabe in bezug auf ihre Abhängigkeit von der Temperatur zu prüfen — ebenfalls, wie mir scheint, aus Gründen der Methodik. Denn während zur Bestimmung der abgegebenen Kohlensäure immer wieder die sichere und einfache Methode der Absorption in KOH oder Ba (OH)₂ zur Anwendung gelangte und noch gelangt, weist schon die verhältnismäßig große Zahl der prinzipiell verschiedenen Verfahren zur O₂-Bestimmung darauf hin, daß jedem dieser Verfahren irgendwelche Mängel anhaften, die eines der anderen zu beseitigen strebt. Z. B. noch Vernon (47) schließt aus seinen zahlreichen CO₂-Bestimmungen an wechselwarmen Tieren verschiedenster Art aus dem Ansteigen des CO₂-Wertes mit der Temperatur auf ein Ansteigen des gesamten Stoffwechsels überhaupt, obwohl doch nicht einmal der Schluß auf den Gaswechsel bindend gewesen wäre; denn seit Hermann (22) ist bekannt, daß ein Froschmuskel, ohne Sauerstoff zu enthalten, fortfährt, Arbeit zu leisten und Kohlensäure abzugeben, daß also O₂-Aufnahme und CO₂-Abgabe zwei Vorgänge sind, die zumindest zeitlich nicht in unmittelbarem Abhängigkeitsverhältnis stehen. Dasselbe fanden Friedländer und Herter (19); Pflüger (41) stellte an künstlich poikilotherm gemachten Kaninchen für höhere Temperaturen eine starke Divergenz der O₂- und CO₂-Kurve fest, wobei die CO₂-Abgabe bei übernormalen Temperaturen stärker stieg, als nach dem O₂-Verbrauch erwartet werden konnte; Aubert (4) machte die wichtige Entdeckung, daß in sauerstoffreicher Luft die CO₂-Abgabe des Frosches ebenso groß ist wie in gewöhnlicher Atmosphäre; Kempner (33) kam auf Grund seiner Versuche über den Einfluß des Sauerstoffpartialdrucks auf die Atmung ebenfalls zu dem Ergebnis, daß im Organismus, unabhängig von der Sauerstoffaufnahme, Spaltungen vor sich gehen, die zur CO₂-Produktion führen — alles Beobachtungen, die nebst

den Untersuchungen Bunges (9, 10) zu dem Studium der anoxybiotischen Vorgänge an Metazoen überleiteten; und in neuerer Zeit zeigten Cohnheim und Pletnew (15) an der Muskulatur des Katzenmagens und -darmes, daß man die beiden Teilprozesse des Gaswechsels durch BaCl_2 trennen kann, derart, daß nach einem Zusatz einer bestimmten Menge BaCl_2 der Sauerstoffverbrauch absinkt, während die CO_2 -Abgabe auf der alten Höhe bleibt. Im gleichen Sinne hält es auch Wacker (49) — um von den neuesten Arbeiten hierüber nur eine zu nennen — für möglich, daß der Säugermuskel seinen gesamten Energiebedarf durch anoxybiotische Vorgänge bestreitet. Demgemäß können auch die Versuche von Martin an *Cyclodes gigas* (zit. nach 46) im Hinblick auf das hier vorliegende Problem nicht als beweiskräftig angesehen werden, denn auch hier wurde nur die mit steigender Temperatur rapide anwachsende CO_2 -Produktion untersucht.

Man kann also der Frage nach dem Sauerstoffverbrauch wechselwarmer Tiere nicht durch Rückschlüsse aus der Kohlensäureproduktion bzw. -abgabe näher kommen, sondern nur durch direkte Bestimmung des verbrauchten Sauerstoffs. Erst als sich die van't Hoff'sche RGT-Regel (12, 25, 26) in der Physiologie einbürgerte — eine Regel, um die herum sich die anscheinend entlegensten Tatsachen wie um ein Kristallisationszentrum vereinigten —, begann man wieder, die Abhängigkeit des O_2 -Verbrauchs von der Temperatur, die schon Rubner (43) und Frey und Gruber (17) am Hundemuskel geprüft hatten, eingehender zu untersuchen. Vernon (48) fand, ebenfalls an einem isolierten Warmblüterorgan, dem Kaninchendarm, wie die vorher genannten Autoren eine Steigerung des O_2 -Verbrauchs mit steigender Temperatur, wie es ja auch zunächst zu erwarten war; Knauthe (zit. nach 8) fand das gleiche am Karpfen im Intervall $8\text{--}26^\circ$; ebenso Konopacki (35) für den Regenwurm, und zwar bei gleichzeitiger O_2 - und CO_2 -Bestimmung, Loeb und Wasteneys (38) für Seeigeleier und Weizsäcker (50) am ruhenden und arbeitenden Froschventrikel. Doch während sich die bisher genannten Untersucher damit begnügten, zu zeigen, daß der

Sauerstoffverbrauch als Funktion der Temperatur nach der RGT-Regel mit dem Quotienten $2 < Q_{10} < 3$ steigt, fanden Batelli und Stern, zunächst an isolierten Warmblütergeweben (5), dann an einem Brei von Fliegenlarven bzw. Maikäfern (6) und zuletzt an lebenden Insekten — Maikäfer, Fliegenlarven, Fliegen (7) —, daß von einer gewissen Temperatur ab der Sauerstoffverbrauch mit steigender Temperatur sinkt; und zwar lag diese Temperatur für die Warmblütergewebe (Rindermuskel, Hammelleber) und den Insektenbrei bei etwa 40° , bei den genannten lebenden Insekten jedoch erst um 50° herum. Daß andere, auch von Batelli und Stern untersuchte Insekten diesen Abfall des O_2 -Verbrauchs nicht aufwiesen, lag daran, daß für diese Insekten eine Temperatur um 50° herum schon tödlich wirkte. Mit andern Worten: wir haben hier die biologisch allgemeine Erscheinung des Temperaturoptimums vor uns, obwohl Batelli und Stern (5) selbst sagen, daß kein ausgesprochenes Temperaturoptimum vorhanden sei. Doch ihre Zahlen beweisen das Gegenteil.

Angesichts dieser Widersprüche zwischen den Befunden von Batelli und Stern einerseits und ihrer Vorgänger andererseits — so behauptet z. B. Konopacki wörtlich: „Die Atmungsintensität ist der Temperatur direkt proportional“ — schien es uns von Interesse, das Abhängigkeitsverhältnis zwischen O_2 -Verbrauch und Temperatur bei wechselwarmen Tieren eingehender zu untersuchen; es handelte sich dabei nicht darum, den O_2 -Verbrauch nach seiner absoluten Höhe bei den verschiedenen Tierklassen oder bezogen auf bestimmte Stoffwechselzustände zu vergleichen, sondern vor allem darum, ein Individuum oder mehrere Vertreter derselben Spezies ohne Rücksicht auf den jeweiligen Allgemeinzustand innerhalb eines kurzen Zeitraumes einer möglichst großen Reihe verschiedener Temperaturen auszusetzen, um die relative Änderung des O_2 -Verbrauchs festzustellen; gleichviel, ob die absolute Größe dieses Verbrauches infolge regen Stoffwechsels über der Norm oder infolge Hungerns darunter war.

II. Die Versuchsmethodik.

Aus der Problemstellung geht hervor, daß wir, im Gegensatz zu jenen Experimentatoren, die ihre Versuche über mehrere Tage ausdehnten (z. B. Jolyet und Regnard, Konopacki), nur relativ kleine Werte erwarten konnten; es war daher ein Apparat erforderlich, der es erlaubt, auch kleine Werte exakt zu bestimmen. Diese Anforderung erfüllt der 1910 von Cohnheim (14) nach dem Prinzip von Atwater und Benedict konstruierte „Respirationsapparat für isolierte Organe und

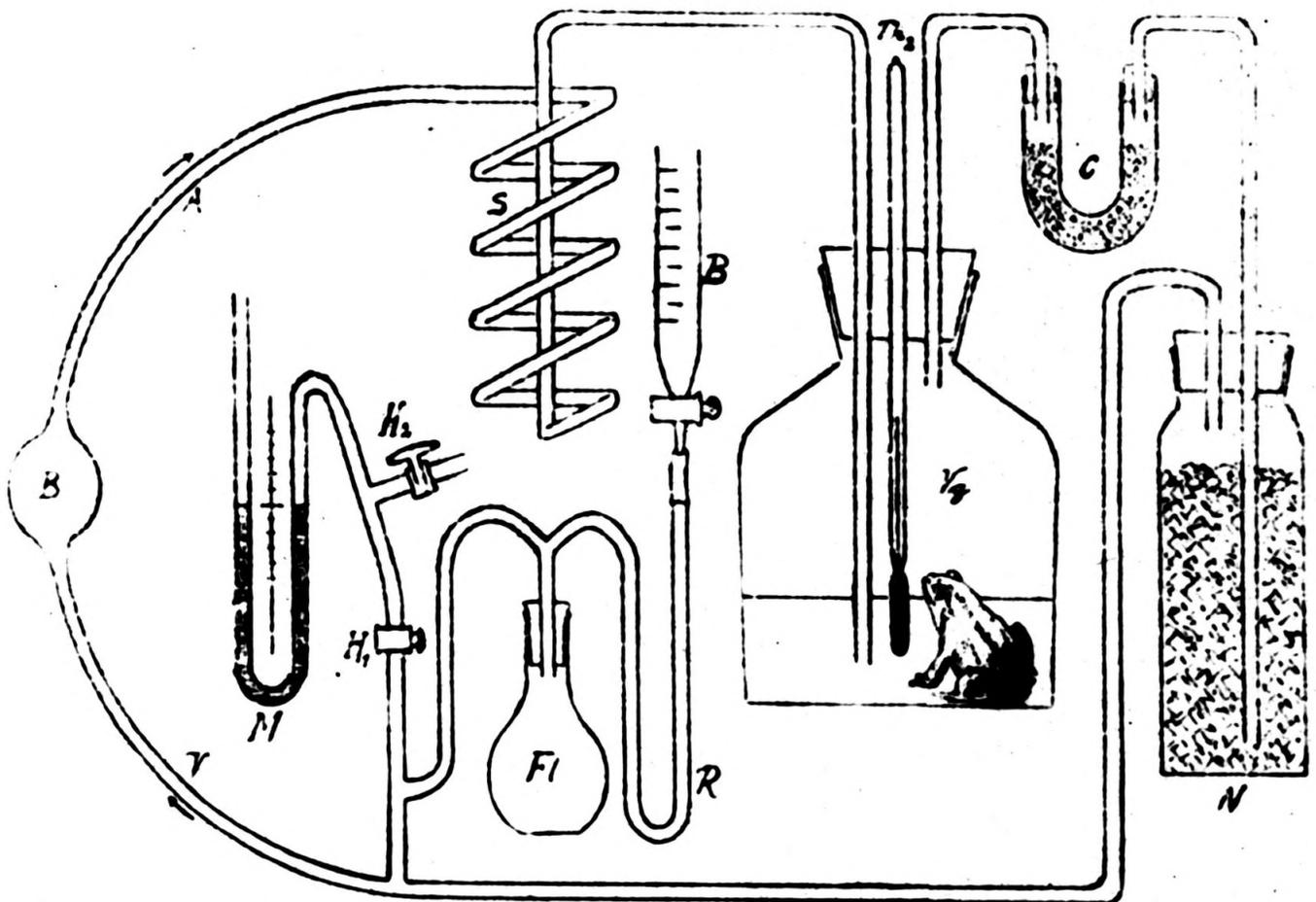


Fig. 1. Schema des Respirometers.

kleine Tiere“¹⁾. Da der Apparat bereits ausführlich beschrieben ist (14, 16), sei hier nur kurz auf sein Prinzip hingewiesen, zumal 1 Skizze (Fig. 1) und 2 Photographien (Fig. 2 a und 2 b) alles Erforderliche verdeutlichen werden. Ein Gummi-

¹⁾ Eine zusammenfassende Übersicht über die an Wassertieren benutzten Apparate findet man bei Biernatzky (8). Nach Abschluß der vorliegenden Arbeit lernte ich den ebenfalls nach Atwater und Benedict gebauten Respirometersapparat mit selbstregulierender Sauerstoffbestimmung von Fridericia (18) kennen; doch da bei dieser Anordnung eine Differenz des Spirometerstandes um 0,1 mm bereits einem Volumen von 2,56 ccm entspricht, ist sie für die bei poikilothermen Tieren zu erwartenden kleinen Werte nicht geeignet.

ballon B (s. Fig. 1), das „Herz“ des Apparates, versetzt dadurch, daß sich sein Volumen abwechselnd verkleinert und wieder ausdehnt, eine in einem allseits geschlossenen System enthaltene Luftmenge in Zirkulation, und zwar sorgen 2 Gummiventile, das „arterielle“ bei A und das „venöse“ bei V, dafür, daß die Zirkulation stets im gleichen Sinne verläuft. Die Einrichtung der Ventile ist folgendermaßen: Ein Glasrohr R_1 , das mit einer Schlifffläche in ein zweites Rohr R_2 hineinpaßt, ist an seinem unteren Ende zugeschmolzen und trägt oberhalb dieser Stelle einen $1\frac{1}{2}$ —2 cm langen Schlitz. Über diesen Schlitz wird eine Gummimembran etwa in halbem Umfange des Rohres gespannt. Der Luftstrom kann dann wohl in Richtung $R_1 R_2$, nicht aber umgekehrt das Ventil passieren. Die Triebkraft des „Herzens“ wird dadurch gewonnen, daß auf einer durch einen Elektromotor (s. Fig. 2 a) in Drehung versetzten Welle ein Exzenter nach Art einer Pleuelstange angebracht ist, der seinerseits eine drehbare Holzplatte rhythmisch auf den Ballon niederdrückt bzw. vom Ballon entfernt. Um die Umdrehungsgeschwindigkeit der Welle zu verkleinern, schaltet man zwischen sie und den Motor eine verlangsamende Doppelübersetzung; die Größe der „Kontraktion“ des Herzens kann man dadurch regulieren, daß man die Exzentrizität der Pleuelstange verändert. Der Apparat blieb, nachdem er einmal in Gang war, auf eine durchschnittliche Schlagfrequenz von 50/Min. und ein Schlagvolumen von etwa 7 ccm eingestellt.

In diesen Luftzirkulationsstrom ist das in einen Wasserthermostaten von rund 162 l Inhalt versenkte Versuchsgefäß Vg (Fig. 1) eingeschaltet, in das die Luft eintritt, nachdem sie in dem Spiralrohr S die Temperatur des Thermostaten angenommen hat. Die aus dem Versuchsgefäß austretende Luft wird in dem mit CaCl_2 gefüllten Rohr C vom Wasserdampf und in dem Natronkalkturm N von der Kohlensäure gereinigt und gelangt dann durch das venöse Ventil in den Kreislauf zurück. An einer beliebigen Stelle des Kreislaufs, bei uns oberhalb des venösen Ventils, zweigt eine Leitung ab zu einem als Manometer M dienenden U-Rohre, das bis zu einer be-

stimmten Höhe mit gefärbtem Methylalkohol als Manometerflüssigkeit gefüllt ist; M kann einerseits durch den geschliffenen Hahn H_1 mit dem Zirkulationssystem, anderseits durch den Hahn H_2 mit der Außenluft in Verbindung gebracht werden. Die Bedeutung eines solchen an den Kreislauf angeschlossenen Manometers für die Messung des Sauerstoffverbrauchs geht bereits aus der Versuchsanordnung von Jolyet und Regnard hervor. Läßt man nun das Luftvolumen des Apparates konstant, so zeigt der Ausschlag des Manometers,

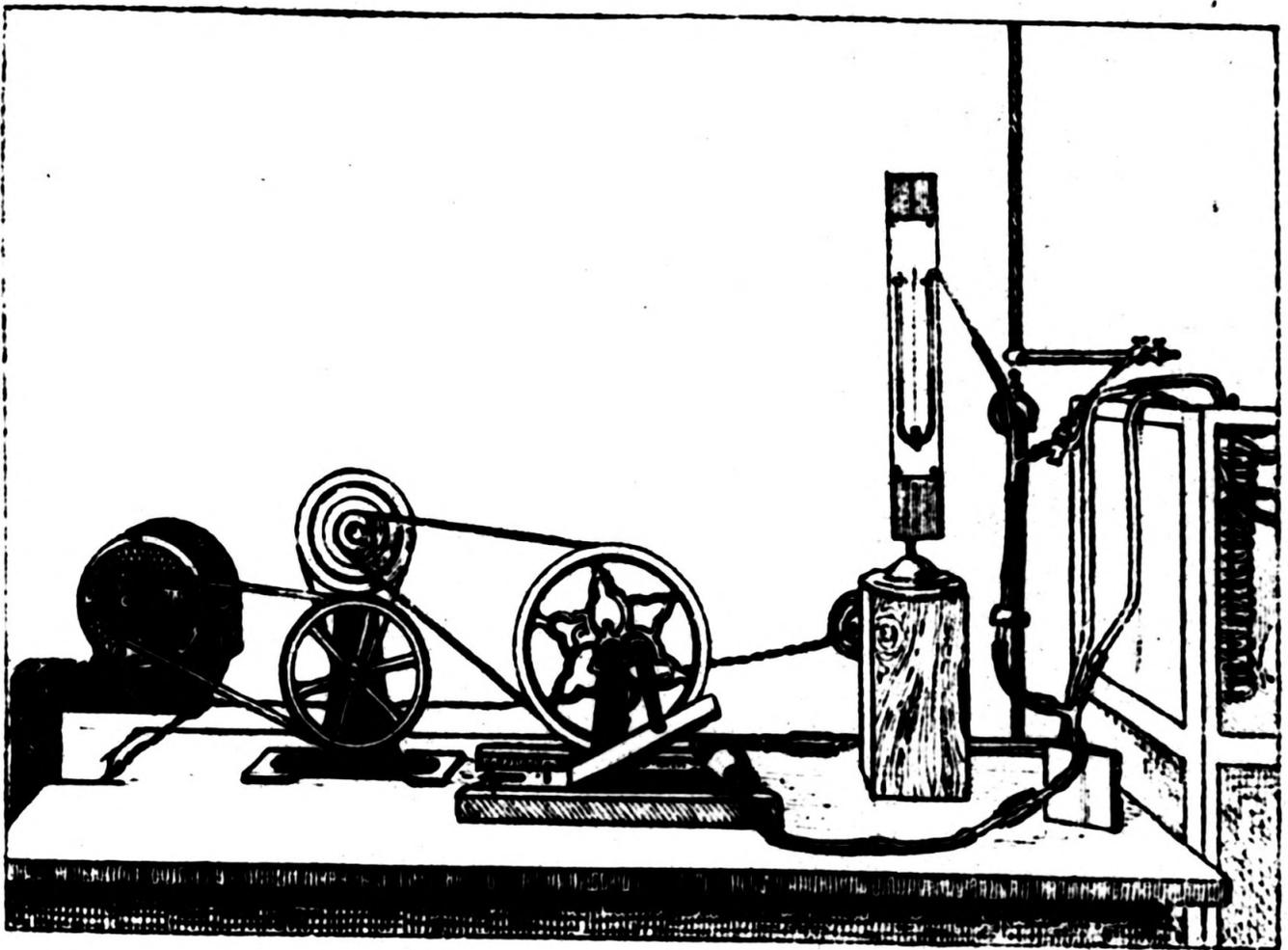


Fig. 2 a. Antrieb des Apparates und Manometer.

nachdem man es einmal durch eine Reihe von Vorversuchen geeicht hat, unmittelbar den Verbrauch des Sauerstoffs an. In dieser Form wurden die Messungen von Cohnheim (16) verschiedentlich ausgeführt; er entfernte eine unbekannte Menge Luft aus dem Kreislauf, stellte den Manometerstand fest, ließ aus einer kleinen, an den Kreislauf angeschlossenen Sauerstoffbombe so lange Sauerstoff zuströmen, bis der Manometer wieder auf 0 stand, und bestimmte den zu dem betreffenden Manometerstand gehörigen O_2 -Wert aus der Gewichts-differenz des Sauerstoffbehälters. Die Resultate von zahlreichen solchen Messungen ergaben, graphisch dargestellt, eine Eichungskurve,

aus der durch Interpolation der zu einem beobachteten Manometerstand gehörige O_2 -Wert unmittelbar dem Gewichte nach hervorging. [Die Eichungskurven bilden für kleine Druckschwankungen eine Schar durch den Nullpunkt gehender Geraden, deren Richtungsfaktor von dem Volumen der zirkulierenden Luft abhängt.]

Da aber bei den vorliegenden Versuchen, entsprechend der verschiedenen Größe der Versuchsobjekte, verschieden große

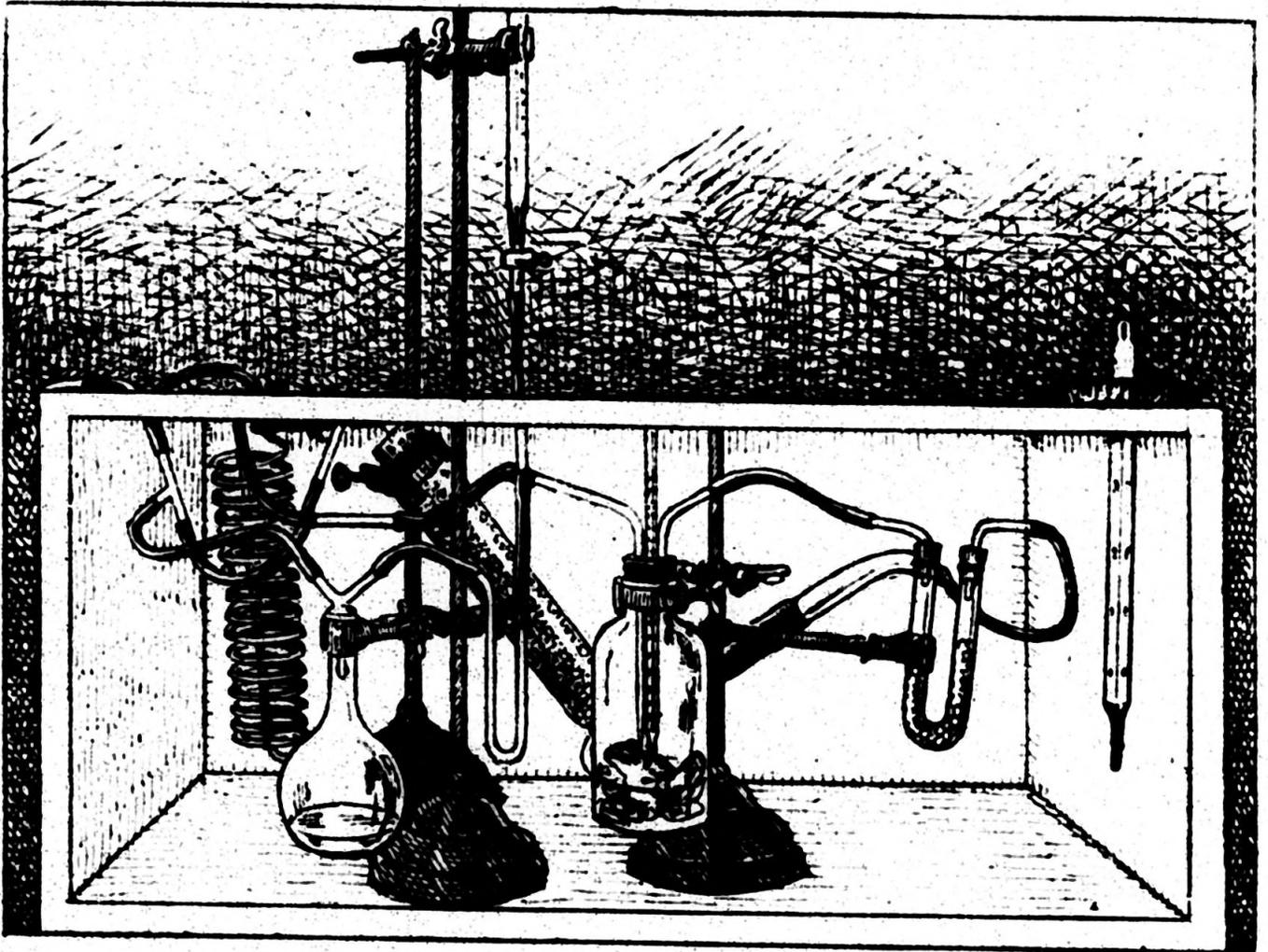


Fig. 2b. Thermostat nebst Inhalt. (Vgl. Fig. 1.)
Heizvorrichtung und Thermoregulator sind entfernt.

Versuchsgefäße angewandt wurden, so daß sich das Volumen der kreisenden Luft von Versuchsreihe zu Versuchsreihe änderte. wurde folgende Anordnung getroffen, die uns gestattete, den Sauerstoffverbrauch dem Volumen nach unabhängig vom Luftvolumen des Apparates zu bestimmen: In den Thermostaten wurde eine mit Luft¹⁾ gefüllte Flasche F1 versenkt, die durch ein

¹⁾ Ursprünglich wurde statt dessen reiner Sauerstoff verwendet; da aber der Partiardruck des O_2 innerhalb gewisser Grenzen einen Einfluß auf den Sauerstoffverbrauch ausübt, wurde später der Unterdruck durch atmosphärische Luft ausgeglichen. Über die dabei sich ergebenden Versuchsfehler s. Bem. über die Fehlerquellen.

Y-förmiges Aufsatzstück einerseits mit dem Kreislauf, andererseits mit einer Bürette B in Verbindung steht. Zeigt nun M einen Unterdruck an, so läßt man aus B so lange Wasser in F1 nachtropfen, bis der Manometer wieder 0 zeigt; dann kann man den Sauerstoffverbrauch bei gemessener Temperatur und gemessenem Luftdruck unmittelbar an der Bürette ablesen. Da sich die Bürette außerhalb des Thermostaten befindet, so schaltet man zwischen sie und F1 ein U-Rohr R ein, in dem das Wasser die Versuchstemperatur annimmt. Bei dieser Anordnung kann man innerhalb der einzelnen Versuchsreihen die Niveaudifferenz des Manometers nebenbei als bequeme Kontrolle benutzen.

Demnach verläuft ein Versuch im allgemeinen folgendermaßen: Bei zirkulierendem Luftstrom wird der Thermostat nebst Inhalt auf die gewünschte Temperatur gebracht; nachdem der im Thermostaten schwimmende Thermometer Th_1 und der im Versuchsgefäß befindliche Th_2 (die selbstverständlich vorher gegeneinander geeicht sind) etwa $\frac{1}{2}$ Stunde lang übereinstimmende Temperatur angezeigt haben, wird der Manometerstand auf 0 gebracht, und der eigentliche Versuch beginnt. Dabei wird angenommen, daß das Wasser im Versuchsgefäß bereits mit Sauerstoff, entsprechend seinem Partialdruck, gesättigt ist. Bei Schluß des Versuchs muß darauf geachtet werden, daß für den Fall, daß sich die Temperatur des Thermostaten um einige Zehntelgrade geändert haben sollte, zumindest ebenfalls $\frac{1}{2}$ Stunde vor der Ablesung wieder die Anfangstemperatur herrscht. Ist der Manometerausschlag groß, so empfiehlt es sich, den Motor auch während des Nachfließens des Wassers zunächst in Gang zu halten, um sofort für einen Druckausgleich zwischen F1 und dem übrigen System zu sorgen; die feinere Einstellung auf Null geschieht dann bei ruhendem Motor.

Die Fehlerquellen des Apparates sind folgende:

1. Mängel der Konstruktion und Anordnung:

- a) Ein Teil des Apparates mit einem Luftvolumen von 30—40 ccm befindet sich stets außerhalb des Thermo-

staten; der daraus resultierende Fehler ist um so größer, je mehr die Versuchstemperatur von der Zimmertemperatur abweicht. Die Werte für hohe Temperaturen werden dadurch ein wenig zu hoch, die für tiefe Temperaturen zu niedrig.

- b) Aus der Vorratsflasche wird für den verbrauchten Sauerstoff atmosphärische Luft nachgelassen. Damit vermindert sich der Partialdruck des O_2 um ein wenig; doch da das gesamte Luftvolumen des Apparates bis zu 6 l beträgt, so wird, selbst wenn es sich um Messungen von 30 ccm O_2 handelt, der Partialdruck des O_2 dadurch erst um 2% erniedrigt.

2. Mängel der Technik und Beobachtung:

- a) Der im Thermostaten befindliche Thermometer läßt Schwankungen der Temperatur um $0,05^\circ$ nicht mehr genau erkennen; es ist auch damit zu rechnen, daß sich in dem geräumigen Thermostaten die Temperaturen an einzelnen Stellen um $0,05^\circ$ unterscheiden; demnach sind bei einem Volumen von 3—6 l Schwankungen von 0,5—1 ccm zu erwarten.
- b) Die genaue Bürettenablesung erfolgt auf 0,1 ccm; die 2. Dezimale wird geschätzt.

Abgesehen von dem Fehler 1 b, der das Gesamtergebnis nicht wesentlich beeinträchtigen wird, sind sämtliche genannten Fehlerquellen von der Größe des O_2 -Verbrauchs unabhängig; man kann sie also prozentrisch beliebig klein machen, indem man die Dauer des betreffenden Versuchs entsprechend variiert; demgemäß haben wir Versuche, bei denen kleine Werte zu erwarten waren, über 4 Stunden und mehr ausgedehnt. — Um zu zeigen, daß der Apparat nicht nur an Leerversuchen (die vor Beginn der eigentlichen Arbeit selbstverständlich in großer Zahl angestellt wurden) exakte Messungen gestattet, sondern auch am lebenden Objekt, führe ich hier den stündlichen O_2 -Verbrauch eines 74,00 g schweren Paares von *Pelobates fuscus* (Knoblauchkröte) an mehreren Tagen an. Die Tiere befanden sich während dieser ganzen Zeit in Um-

klammerung und saßen unbeweglich im Wasser; die Werte sind aus 1½—2stündigen Versuchen gewonnen, die Zahlen auf 0° und 760 mm Hg reduziert.

Tabelle I.

Stündl. O₂-Verbrauch eines in Cop. bef. Paares von *Pelob. fuscus*.

Datum	9. IV.	10. IV.	13. IV.
Temperatur	20°3	20°2	20°
Stdl. O ₂ ccm	9,65	9,64	9,85

III. Die Versuchsergebnisse.

Als Versuchsobjekte dienten uns Wasserinsekten, Regenwürmer, Sumpfschnecken, Amphibien verschiedener Art und ein Fisch¹⁾. Die Versuche wurden unter so verschiedenen Bedingungen und bei so verschiedenen Temperaturreihen ausgeführt, daß wir von einer tabellarischen Gesamtübersicht absehen und die einzelnen Versuchsreihen getrennt besprechen.

a) Versuche an Wasserinsekten.

Die Versuche an Wasserinsekten, als deren Vertreter wir Libellenlarven (*Aeschna grandis*) und einen Gelbrandkäfer (*Dytiscus marginalis*) benützten, waren die ersten von uns angestellten Versuche. Da nur geringe Sauerstoffwerte zu erwarten waren, konnten nur 1 oder 2 Versuche am Tage ausgeführt werden. Um die dadurch bedingten Ungleichheiten im Gesamtzustand der Tiere möglichst auszuschalten, wurden die sehr gefräßigen Tiere am Tage vor dem Versuch reichlich mit Copepoden und anderem Plankton gefüttert, am Abend dieses Tages in Leitungswasser gesetzt und am nächsten Tage im Hungerzustand untersucht. Dauerte der Versuch nur über den Vormittag, so wurde das Tier noch am Nachmittage gefüttert und bereits am nächsten Tage wieder zum Versuch verwendet. Die Resultate bestätigten die Brauchbarkeit dieses Verfahrens.

¹⁾ In der Auswahl unserer Objekte waren wir durch die Ungunst der Zeitverhältnisse leider sehr beschränkt; so war es z. B. nicht möglich, lebende Nutzfische oder Flußkrebse zu beschaffen.

wie aus folgenden, z. T. an recht entlegenen Tagen ausgeführten Versuchen hervorgeht:

Tabelle II.

Versuchs- objekt	Datum	Temp.	Std. O ₂ -Verbr.	mittl. Temp.	mittl. Verbr.	Versuchs- reihe	
Dyt. marg.	10. IV.	10°6	1,96	10°5	1,99	10.—17. IV.	
	14. IV.	10°4	2,03				
	22. IV.	10°	2,36	10°	2,36	20.—25. IV.	
3 Aeschna- larven	2. IV.	4°4	1,74	4°4	1,905	2.—7. IV.	
	2. IV.	4°4	2,07				
	4. IV.	10°3	3,12	10°3	2,805		
	4. IV.	10°3	2,49				
	6. IV.	18°5	4,50	18°55	4,305		
	6. IV.	18°6	4,11				
	7. IV.	22°95	2,22	22°95	2,31		
	7. IV.	22°95	2,40				
	23. IV.	5°1	2,22	5°15	2,355		20.—25. IV.
	24. IV.	5°2	2,49				

Es ist somit bewiesen, daß man unter gewissen Bedingungen auch die an verschiedenen Tagen gemachten Beobachtungen aufeinander beziehen kann.

Folgendes sind die Ergebnisse:

1. *Dytiscus marginalis*. (Tab. III, Fig. 3.)

Tabelle III.

	Serie (Kurve) a					Serie (Kurve) b			
Temp.	6°5	9°5	10°5	14°7	20°25	5°4	10°	14°75	19°9
Std. O ₂	2,07	2,17	1,99	2,83	4,68	1,47	2,36	2,57	3,28
Q ₁₀	1.16	0.87	2.00	2.18		2.32	1.19	1.54	

Der Sauerstoffverbrauch steigt, wie zu erwarten, mit der Temperatur an; Q₁₀ liegt, wenn wir von dem geringfügigen Fallen der Kurve im Intervall 9°5—10°5 absehen, zwischen 1,16 und 2,32; höhere Temperaturen als 20°25 wurden nicht angewendet, da der Käfer eines Tages dem Aquarium entflog.

2. 3 Aeschnalarven. (Tab. IV, Fig. 4.)

Tabelle IV.

	Kurve a				Kurve b						
Temp.	4°4	10°3	18°55	22°95	5°15	10°	14°9	20°	23°1	27°5	
Std. O ₂	1,91	2,81	4,81	2,31	2,36	2,59	3,23	3,81	2,03	1,65	
Q ₁₀	1,80	1,65	-0,06		1,20	1,50	1,35	-0,49	+0,57		

Wir beobachten hier demnach zunächst zwar ein Ansteigen des O₂-Verbrauchs mit steigender Temperatur, sodann

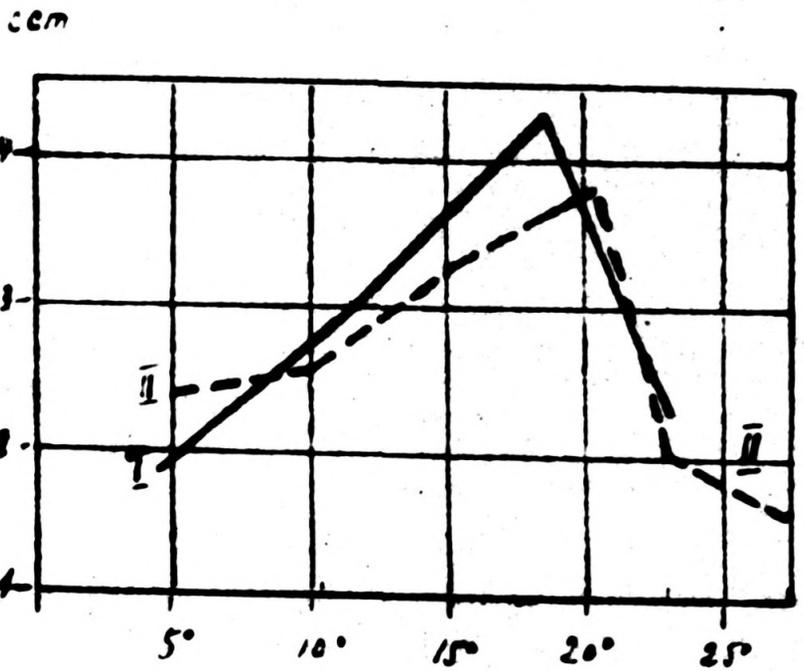
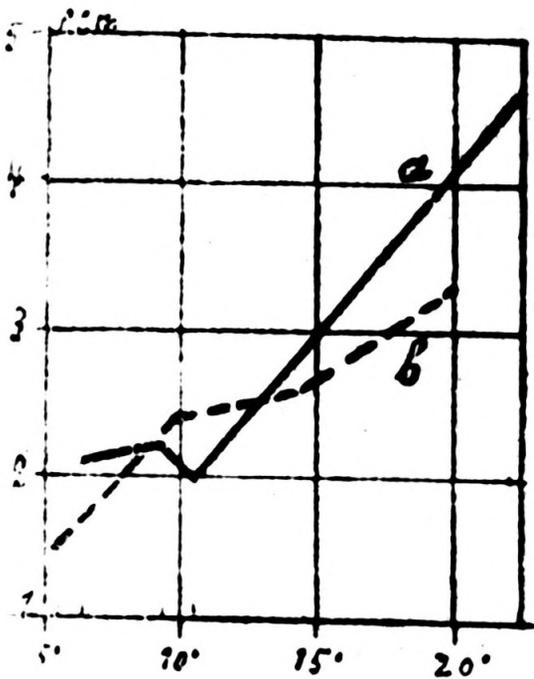


Fig. 3. Dytisc. margin.
Std. O₂-Verbrauch.

Fig. 4. 3 Aeschnalarven.
Std. O₂-Verbrauch.

aber ein Absinken dieser Größe in Übereinstimmung mit Batelli und Stern; das Maximum der Kurve liegt bei 18° bis 20°; Q₁₀ schwankt zwischen 1,80 und -0,49.

Es ist rechnerisch ein Zufall, daß für den absteigenden Ast der Kurve a und anfänglich auch für b der Wert Q₁₀ negativ wird; an sich wird das Fallen der Kurve bereits durch Q₁₀ < 1 dargestellt, oder allgemein für jedes beliebige

Temperaturintervall durch $\frac{f(t_0 + \Delta t)}{f(t_0)} < 1$; und es beruht

wohl auf einer Verwechslung mit dem Differenzen- bzw. Differentialquotienten, wenn Kanitz (31) meint, daß Q₁₀ für den absteigenden Ast der Kurve negativ würde. Die Ursache dafür ist vielmehr die Größe des Intervalls; auf 5° berechnet

ist z. B. für Kurve a bei $18^{\circ}55' - 22^{\circ}95'$ $Q_3 = + 0,47$, also positiv; die Kurve bleibt aber fallend. Gleichzeitig sieht man hieraus, wie gewagt es ist, bei biologischen Vorgängen zu extrapolieren; man kann dabei zu Ausdrücken gelangen, die zwar formal-rechnerisch richtig, aber biologisch durchaus nicht mehr realisierbar sind: $Q_{10} = \frac{f(t_0 + 10)}{f(t_0)} < 0$ bedeutet doch in unserem Falle, wo $f(t_0)$ als positiv beobachtet worden ist: $f(t_0 + 10) < 0$; d. h. bei $(t_0 + 10)^{\circ}$ wurde von dem Versuchstier Sauerstoff abgegeben.

Im folgenden ist auf die Berechnung von Q_{10} im allgemeinen verzichtet worden, da, wie man sieht, diese Größe für eine Kurve, die (theoretisch) mit $y = 0$ beginnt und sich nach Überschreitung eines Maximums wieder $y = 0$ nähert, jeden beliebigen Wert zwischen $+\infty$ und $-\infty$ durchläuft; dabei ist es nicht verwunderlich, wie auch Rahn (42) bemerkt, daß Q_{10} vorübergehend auch Werte um 2 herum annimmt.

b) Versuche an Regenwürmern. (Tab. V u. VI, Fig. 5.)

Als Versuchsobjekt diente uns *Lumbricus terrestris*; über ihn sowie über 2 andere Varietäten liegen bereits die oben genannten Versuche von Konopacki (35) vor. Wir stellten unsererseits Versuche mit diesen Tieren an, um besonders die Einwirkung höherer Temperaturen zu studieren; doch ertrugen die Regenwürmer nicht mehr als $31-32^{\circ}$, und bis zu dieser Temperaturgrenze reichten auch Konopackis Versuche ($29-30^{\circ}$). Immerhin scheinen die Ergebnisse mitteilenswert, weil sie einerseits mit Konopackis Befunden gut übereinstimmen und weil sich andererseits noch andere Werte daraus berechnen lassen.

Die Würmer der Serie a wurden am Tage nach dem Sammeln in feuchtem Fließpapier und etwas Wasser untersucht; Serie b wurde wie bei Konopacki vorbehandelt. Die Tiere wurden 2 Tage vor dem Versuch mit feuchtem Fließpapier gefüttert; dabei reinigt sich der Darm von der darin enthaltenen Erde, und das Fließpapier, das unverdaut wieder ausgeschieden wird, beweist, daß die Tiere in Hungerstoff-

wechsel leben. Während des Versuches befanden sich im Gefäß eine etwa 1 cm hohe Schicht Leitungswasser, in dem sich die Tiere bei hoher Temperatur fast ausschließlich aufhielten. Die Versuchsreihen wurden an je einem Tage angestellt; der O₂-Verbrauch wurde sowohl auf 100 g als auch auf die Oberflächeneinheit 1 qcm bezogen, und zwar war die Oberfläche der wärmetoten Tiere mit ziemlicher Genauigkeit aus der Gesamtlänge der im Tode stark verlängerten Würmer und dem Durchmesser zu berechnen. Diese Berechnung wurde nur für die Serie b exakt durchgeführt; die hierher gehörigen Daten waren: Anzahl 16, Gesamtlänge 266 cm, Durchschnittslänge 16,63 cm (zwischen 15,85 und 17,2 cm), Durchmesser 4,5 mm; daraus Oberfläche 752,1 qcm. Für Serie a (20 Exemplare) wurde die Durchschnittslänge ebenfalls zu 16,63 cm angenommen; daraus folgt O = 940,1 qcm. Das Gewicht der Würmer b war, abgesehen von dem im Darm befindlichen Fließpapier, wirklich das Gewicht der Leibessubstanz und betrug 51,07 g; daraus berechnet sich für die Leibessubstanz der Würmer a: 63,84 g. In Tabelle V sind die indirekt berechneten Zahlen in Klammern gesetzt.

Tabelle V.

Serie	Temp.	Std. O ₂ -Verbrauch			Bemerkungen
		insgesamt	pro 100 g	pro 1 qm	
a: [63,84 g] [940,1 qcm]	17°5	4,05	[6,35]	[48,08]	Tiere während des Versuches gestorben
	28°65	6,20	[9,70]	[65,95]	
	32°	5,73	—	—	
b: 51,07 g 752,1 qcm	26°55	4,03	7,90	53,58	
	28°70	4,68	9,17	62,23	
	31°	5,73	11,21	76,19	

Am Schlusse der Versuchsreihe a waren die Würmer sämtlich tot; dabei war die Haut des stark verlängerten Körpers an mehreren Stellen geplatzt. Der für 32° beobachtete O₂-Verbrauch ist demnach zu niedrig, wie auch die Ergebnisse der Serie b beweisen, in der die Würmer bis zum Schluß am Leben geblieben waren. Freilich zeigten sich auch an diesen

bereits krankhafte Veränderungen, die z. T. aus der Atemmechanik des Lumbr. terr. verständlich werden: die Haut war stark hyperämisch und bei 2 Tieren verletzt, Leibesflüssigkeit war nach außen getreten und wurde auch in der auf den Versuch folgenden Nacht weiter abgegeben; die Gürtelgegend war stärker als gewöhnlich geschwollen. Am nächsten Morgen waren sämtliche Tiere tot.

Wir können demnach das Ergebnis feststellen, daß bei Lumbr. terr. der Sauerstoffverbrauch mit steigender Temperatur

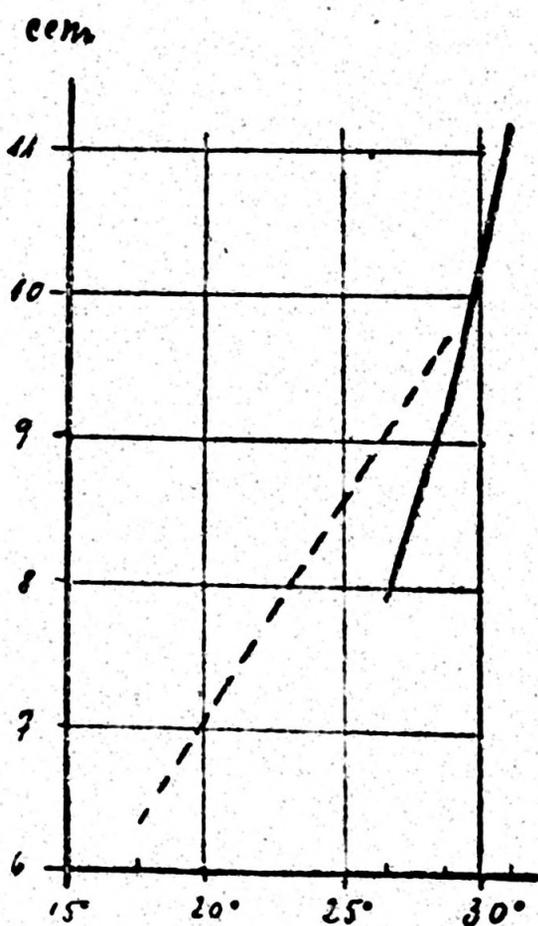


Fig. 5. Lumbr. terr.
Std. O₂-Verbrauch pro 100 g.

dauernd wächst, bis ziemlich plötzlich die tödliche Temperatur erreicht ist. Die Abweichungen zwischen entsprechenden Werten von a und b scheinen durch die Verschiedenheit der Vorbehandlung sowie durch die Indirektheit der Berechnungen für a gerechtfertigt.

Aus der starken Abhängigkeit des O₂-Verbrauchs von t sieht man, wie unzulässig es ist, bei derartigen Versuchen Temperaturschwankungen bis zu 3° zu dulden, wie es z. B. Konopacki bisweilen tut; bei geringeren Schwankungen besteht eine recht gute Übereinstimmung zwischen seinen und den hier gefundenen Werten, wie die folgende Zusammenstellung (Tab. VI) zeigt.

Tabelle VI.

Eigene Beobachtung		Nach Konopacki		
Temp.	O ₂ /100 g 24 Std.	Temp.	O ₂ /100 g 24 Std.	Bemerkungen
26°55	189,53	26°1—26°4	217,4	
28°7	219,96	28° —28°6	206,7	Mittel aus 2 Beobach-
31°	269,04	29° —30°	256,1	tungen

Betreffs der letzten Spalte der Tabelle V ist noch zu bemerken, daß sich die Oberfläche der Tiere mit der Temperatur ändert; da sich die Würmer bei Erwärmung stark in die Länge dehnen, so ist die Oberfläche bei 26°55 sicher kleiner als bei 32°; die Zahlen für 26°55 und 28°70 sind folglich zu klein, und in Wirklichkeit sind die betreffenden Werte mehr einander angenähert.

c) Versuche an Sumpfschnecken (*Limnaeus stagnalis*)
(Tab. VII, Fig. 6).

Die Schnecken wurden während der Laichperiode untersucht, d. h. zu einer Zeit, wo man einen relativ hohen O₂-Verbrauch erwarten konnte. Zur Vorbereitung wurden die Tiere am Abend vor dem Versuch in Leitungswasser gesetzt, wo sich am nächsten Morgen reichlich Exkreme vorfanden; zwischen je 2 Versuchsreihen wurden die Tiere 2 Tage lang gefüttert. Die ermittelten O₂-Werte sind in der Tabelle auf 100 g Weichkörper bezogen; das Gewicht des Weichkörpers betrug nach unseren Bestimmungen 84,64% vom Gesamtgewicht. Die Kurven sind nicht kombiniert, sondern für die

Tabelle VII.

I. 40 Stück Weichk.: 93,26 g		II. 33 Stück Weichk.: 76,94 g		III. 34 Stück Weichk.: 79,27 g	
Temp.	Std. O ₂ 100 g W.	Temp.	Std. O ₂ 100 g W.	Temp.	Std. O ₂ 100 g W.
20°5	8,23	—	—	—	—
25°65	10,44	—	—	—	—
28°65	13,51	29°9	15,69	—	—
31°95	13,88	32°7	15,83	—	—
—	—	35°55	18,78	34°55	15,4
—	—	—	—	38°1	20,95
—	—	—	—	40°4	13,30

einzelnen Versuchsserien getrennt gezeichnet; trotzdem sieht man aus ihnen wie aus der Tabelle, daß der Sauerstoffverbrauch oberhalb der hohen Temperatur von 38° mit weiter-

steigender Erwärmung sinkt. Und zwar gelten hier nicht die gleichen Überlegungen wie beim Regenwurm; 40° ist noch keine tödliche Temperatur für die Schnecken, selbst nicht bei lang dauernder Einwirkung — um dies festzustellen, ließ ich

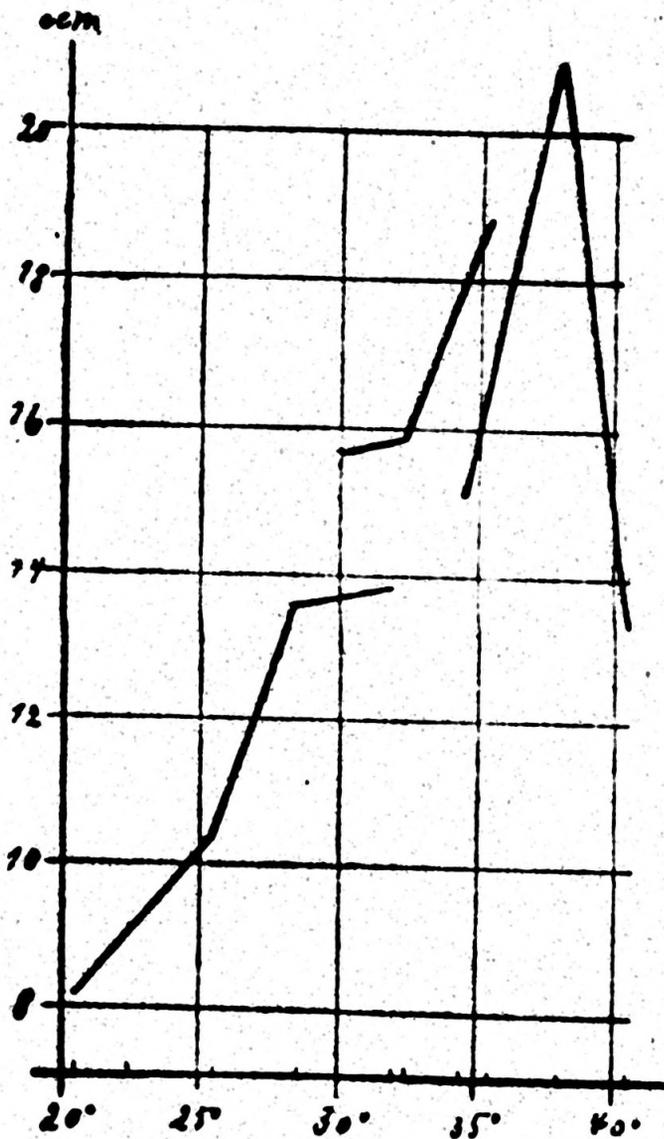


Fig. 6. *Limnaeus stagnalis*.
O₂-Verbrauch pro Stunde und 100 g.
Weichkörper.

den betreffenden Versuch fünf Stunden laufen —, und auch in den darauffolgenden Tagen zeigten die Tiere keine Spur irgend einer Schädigung. Der Verlauf der Kurven entspricht auch der mit der Temperatur veränderten Atemmechanik der Schnecken: bei mittlerer Temperatur kamen sie nur bisweilen an die Oberfläche des Wassers; zwischen 25° und 30° saßen fast alle an der Oberfläche oder gar außerhalb des Wassers; bei noch höherer Temperatur wurde der Körper weit aus der Schale hervorgestreckt und dadurch offenbar die respiratorische Tätigkeit erhöht; bei 40° endlich lagen fast alle Schnecken am Boden

des Gefäßes, so daß man sie für tot halten konnte. Bei 35° und darüber wurde eine starke Schleimproduktion von der Sohle des Fußes aus beobachtet.

d) Versuche am Sägebarsch (*Serranus cabrilla*) (Tab. VIII, Fig. 7).

Goette (20) gibt an, daß bei langsamer Erwärmung ein Barsch bis $28^{\circ}75$, eine Schleie 34° erträgt; bei rascher Erwärmung trete der Tod schon früher ein. Aber da unser Barsch einen 4stündigen Versuch bei $29^{\circ}7$ augenscheinlich noch gut vertrug, untersuchte ich ihn noch bei $31^{\circ}5$; doch trat bald darauf trotz Abkühlung bei $27^{\circ}5$ der Tod ein. Das Ge-

wicht des Fisches wurde nicht festgestellt; die beobachteten Werte konnten daher nicht auf 100 g umgerechnet werden.

Tabelle VIII.

Serie:	I			II		
Temp.	18°9	24°35	23°5	27°0	29°7	31°5
Stdl. O ₂	5,73	8,36	6,86	8,08	10,92	8,53

Als Versuchsergebnis ist demnach zu verzeichnen, daß bis zu derjenigen Temperatur, unterhalb derer der Fisch lebensfähig bleibt, ein Ansteigen der Temperatur mit einem Ansteigen des O₂-Verbrauches verbunden ist, wobei $Q_{10} \sim 2$ beträgt, während Temperaturen, bei denen der Sauerstoffverbrauch wieder absinkt, bereits zu lebensgefährlichen Schädigungen führen¹⁾.

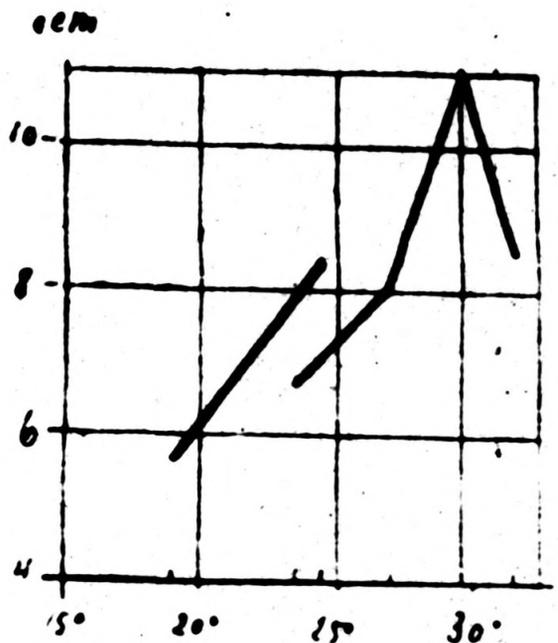


Fig. 7. Sägebarsch. Stdl. O₂-Verbrauch.

e) Versuche an Amphibien (Tab. IX, X, XI; Fig. 8).

Weitaus die meisten Versuche wurden an Amphibien, und zwar an *Rana fusca* und *Pelobates fuscus*, angestellt. Die Tiere waren im März während der Laichzeit gefangen worden; der Stoffwechsel war also als gleichmäßig und niedrig zu erwarten. Die Tiere wurden teils in Wasser, teils in trockener

¹⁾ Die auch von Kanitz (32) beobachtete Zunahme der Atemfrequenz mit der Temperatur ließ sich auch hier, freilich nur unterhalb 27°, deutlich feststellen; bei höheren Temperaturen wurde die Atmung dyspnoisch, und gelegentlich wurde sogar Luftschnappen („Notatmung“, 51) beobachtet. Diese Erscheinung, wie Kanitz es tut, als Beispiel der RGT.-Regel heranzuziehen, geht sicher zu weit; vielmehr übt die bei steigender Temperatur erfolgende Verminderung des O₂-Gehaltes im Atemmedium einen unmittelbaren peripheren Reiz aus, der neben den vom Zentralorgan ausgehenden die Atembewegungen beeinflusst (39).

Luft untersucht; dabei wurde festgestellt, daß diese Verschiedenheit der Bedingungen weder auf den Ablauf des Vorganges im allgemeinen, noch auf die Temperatur des Tieres irgendwelchen Einfluß hat. Vielmehr fanden wir an Kontrolltieren, die sich neben dem Versuchsgefäß im Thermostaten befanden, eine Magentemperatur, die nur um wenige Zehntelgrade unregelmäßig von der Temperatur der Umgebung abwich, wie dies ja auch Isserlin (29; s. auch 46, S. 41) festgestellt hat. Die tödliche Temperatur liegt bei *Rana* um 34° herum, während die zähere Knoblauchkröte bei langsamer Erwärmung noch Temperaturen von über 40° erträgt. Ja, sogar bei einer raschen Erwärmung auf über 40° blieb eine Kröte noch am Leben, bis dann bei 45° plötzliche Muskelstarre, von den hinteren Gliedmaßen ausgehend, eintrat; jedoch erholte sich das Tier wieder ein wenig und blieb noch 3 Stunden am Leben. — Temperaturen um 30° herum riefen bei den Tieren zunächst starke Unruhe und Dyspnoe hervor; doch wurde bisweilen beobachtet, daß sie nach anfänglich dyspnoischen Zuständen trotz hochbleibender Temperatur zur ruhigen Atmung zurückkehrten.

Die Versuche, von denen hier nur ein Teil wiedergegeben ist, führten durchweg zu dem Resultat, daß der Sauerstoffverbrauch zunächst mit der Temperatur steigt, dann jedoch bei einer Temperatur, die noch gut ertragen wird, bei weiter steigender Erwärmung sinkt; das Maximum der Kurve liegt bei *Pelobates fusc.* schon zwischen 23° und 24° , bei *Rana fusc.* um 29° . Die folgende Tabelle IX enthält die Ergebnisse einer Versuchsreihe mit *Rana fusc.*; Fig. 8a ist die entsprechende graphische Darstellung.

Tabelle IX (Fig. 8a).

Rana fusc.; 3 männl. Exempl.; Gesamtgewicht im Mittel 98,45 g.

Versuchstag	3	3	1	2	1	2	2
Temperatur	9°	$13^{\circ}2$	$18^{\circ}8$	$21^{\circ}8$	$26^{\circ}3$	$28^{\circ}6$	$29^{\circ}9$
Std. O_2 insgesamt .	1,96	3,86	4,70	6,21	9,53	7,66	7,24
Std. O_2 /100 g . . .	1,99	3,91	4,77	6,31	9,68	7,78	7,35

Das Gewicht ist als Mittel aus dem Anfangsgewicht 99,2 g und dem Endgewicht 97,7 g zu betrachten; der Gewichtsverlust von 0,5 g/Tag beruht sehr wahrscheinlich auf der Abgabe von Wasserdampf; ich schließe das einerseits

daraus, daß dieser Verlust in einer Versuchsreihe mit Knoblauchkröten (Tab. X, Fig. 8b), die im Gegensatz zu den Fröschen IX in trockener Luft untersucht wurden, in vier Tagen $64,4 - 54,1 = 10,3$ g, d. h. pro Tag 2,6 g bei einem Gesamtgewicht von 64,4 g betrug — und andererseits aus der Tatsache, daß dieser Gewichtsverlust im Laufe weniger Stunden kompensiert oder gar überkompensiert wurde, wenn man die Tiere nach dem Versuch im Wasser ließ, bzw. sie hineinsetzte.

Der Gewichtsverlust bei den Kröten war so beträchtlich, daß er bei der Berechnung von Stdl. $O_2/100$ g in Anrechnung gebracht werden mußte. Aus der durchschnittlichen Tagesabnahme von 2,6 g ergeben sich die in der Tabelle aufgeführten durchschnittlichen Tagesgewichte; gleichzeitig sieht man hieraus, mit welchem Vorbehalt die Angabe „pro 100 g Gewicht“ aufgenommen werden muß.

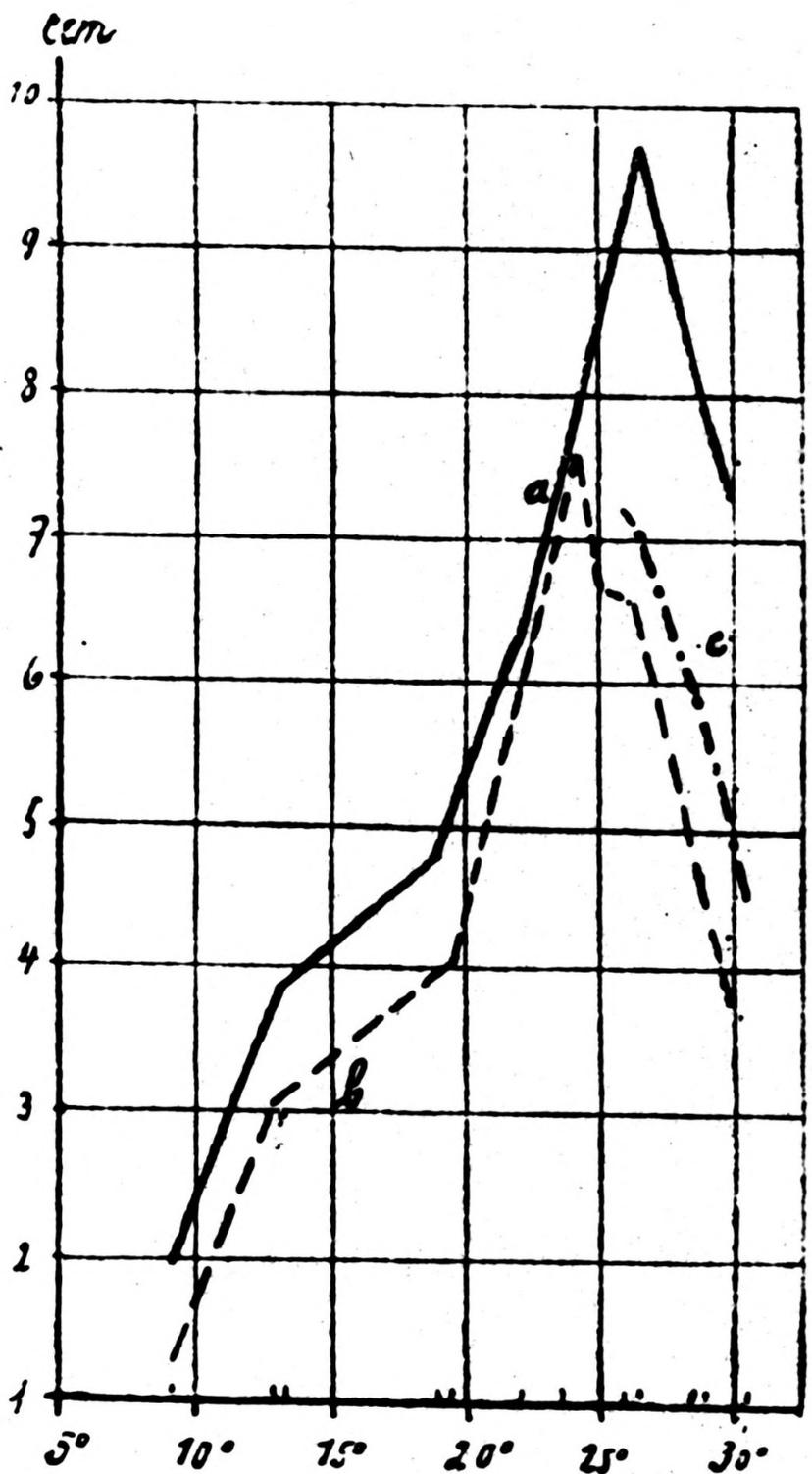


Fig. 8. Stdl. O_2 -Verbrauch pro 100 g Lebendgewicht; a) *R. fusca*; b), c) *Pelobates fuscus*.

Tabelle X (Fig. 8b).

Pelob. fusc. 2 Exempl. weiblich.

Versuchstag	1	1	1	2	3	4	3
Durchschnittsgew. . .	63,1	63,1	63,1	60,5	57,9	55,3	57,9
Temperatur	8°9	12°55	19°4	23°6	25°05	26°2	30°05
Std. O ₂ insgesamt . .	0,82	1,92	2,57	4,59	3,88	3,64	2,20
Std. O ₂ /100 g	1,29	3,04	4,07	7,59	6,70	6,58	3,80

Eine kleine eintägige Versuchsreihe mit 2 anderen Pelobaten gab sehr ähnliche Werte.

Tabelle XI (Fig. 8c).

Pelob. fusc. 2 Exempl. weiblich; Gewicht im Mittel 68,2 g.

Temperatur	25°95	28°5	30°5
Std. O ₂ insgesamt . .	4,89	4,02	3,09
Std. O ₂ /100 g	7,16	5,90	4,53

Der Sauerstoffverbrauch von Pelobates fuscus war allgemein niedriger als der von Rana fusca.

Aus den hier aufgeführten Versuchen geht das Folgende hervor: Außer für den Regenwurm gibt es für jeden der hier untersuchten Organismen eine Temperatur, unterhalb welcher der Sauerstoffverbrauch mit der Temperatur ansteigt, oberhalb derer er mit steigender Temperatur fällt. Diese Temperatur wird, wenn wir von dem Fisch absehen, den man bei engerer Begrenzung des Intervalles vielleicht hätte am Leben erhalten können, gut ertragen. Es scheint mir, daß man diese Tatsache in Zusammenhang bringen kann mit der Frage nach der Lokalisierung und Differenzierung der Atmung. Denn der oben geschilderte Verlauf der Kurve tritt nur bei denjenigen Tieren auf, die eine lokalisierte Atmung besitzen, wenngleich bei ihnen die Hautatmung noch in erheblichem Umfange weiter besteht¹⁾.

¹⁾ So ist z. B. nach Klug (34) das Verhältnis von Lungenatmung zu Hautatmung beim Frosch (ohne Angabe der Temperatur) 1:3,0 bis

Diese Annahme kann nur durch das Experiment gestützt werden; als Versuchsobjekt muß dabei ein Organismus verwendet werden, der in möglichst kurzer Zeit entscheidende Differenzierungen seines Atemorgans durchmacht. Wir wählten hierfür Larven von *Rana fusca*, die wir, um den Vergleich mit dem erwachsenen Frosch vollkommen zu machen, z. T. durch Schilddrüsenfütterung in Zwergfrösche umwandelten.

f) Versuche an Froschlarven und Zwergfröschen
(Tab. XII, XIII, XIV; Fig. 9 und 10).

Der hier eingeschlagene Weg war ein indirekter; d. h. Larven, die auf einem gewissen frühen Stadium untersucht worden waren, wurden für eine spätere Versuchsserie nicht wieder verwendet, sondern wir benützten jedesmal frische Tiere. Da es uns aber nicht so sehr darauf ankam, die absoluten Atemgrößen miteinander zu vergleichen, als vielmehr nur den Verlauf der Kurve als solcher, ist diese indirekte Methode hier ebenso brauchbar wie die direkte, das gleiche Individuum vor und nach der Umwandlung zu untersuchen.

Die ersten Versuche wurden an 26tägigen, seit Ablage des Laichs im Laboratorium gehaltenen Larven angestellt (Tab. XII, Fig. 9). Es waren 536 Stück; ihr Gewicht betrug nach dem Versuch 13,54 g; Gesamttrockensubstanz 0,1560 g = 1,15%. Da der Körper fast rotationselliptisch war, konnte man die Oberfläche (einschließlich der beiden Schwanzseiten) annähernd berechnen. Im Durchschnitt betrug die Längsachse des Körpers 5 mm, die Transversalachse 3,125 mm, die Sagittalachse 2,825 mm (der Berechnung wurde als kleine Achse der Mittelwert 2,975 mm zugrunde gelegt), die Kopfschwanzlänge 13,75 mm; daraus berechnet sich die Oberfläche des einzelnen Tieres zu 0,727 qcm und die sämtlicher Tiere

1:4,5; bei *Limnaeus* ist dies Verhältnis sicher noch ungünstiger; das schließe ich nicht nur aus der schwachen Differenzierung der „Lunge“ am ausgewachsenen Tier, sondern auch daraus, daß ich in unserem Aquarium den jungen Nachwuchs von *Limnaeus* niemals an die Oberfläche habe kommen sehen — ein Zustand, in dem ja manche *Limnaeus*arten zeitlebens verharren.

auf 389,7 qcm, und man darf wohl annehmen, daß diese äußere Körperfläche der größte Teil der respirierenden Fläche überhaupt ist.

Tabella XII (Fig. 9).

Versuchstag	2	2	3	1	5	3	4	4	4	5
Temperatur	8°9	14°35	19°	21°6	22°8	26°1	27°5	29°65	32°	34°
Std. O ₂ -	insgesamt									
Ver-	3,32	3,42	4,48	4,40	4,78	4,84	6,19	4,72	5,16	6,03
brauch	pro 100 g Lebendgewicht } 24,55 25,22 33,09 32,50 35,33 37,51 45,72 34,85 38,12 45,59									
	pro 1 qm Oberfläche } 85,20 87,77 115,0 112,9 112,7 124,2 158,9 121,1 132,4 154,8									

In einem Kontrollversuch wurde als tödliche Temperatur bei langsamer Erwärmung 36—37° festgestellt, während die Larven bei 34° noch gut beweglich waren; die Versuche waren also noch bei nichtschädlichen Temperaturen angestellt. Ihr Ergebnis ist, daß mit steigender Temperatur zunächst ein

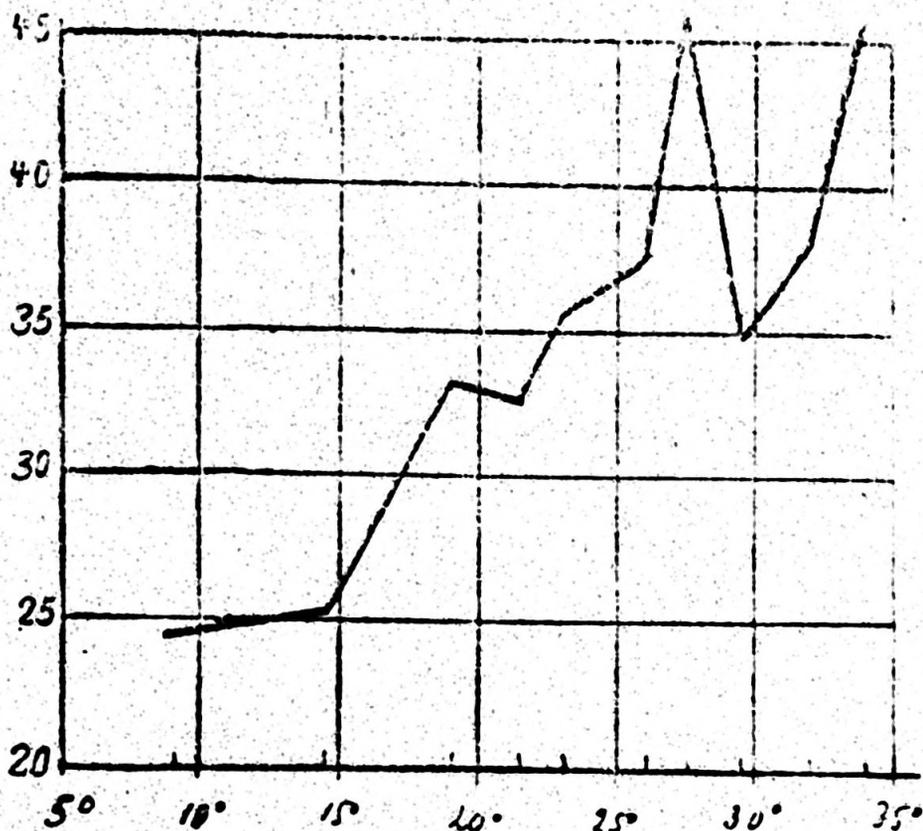


Fig. 9. Std. O₂-Verbrauch pro 100 g.
Rana-Larven, 26 Tage alt.

starkes Ansteigen des O₂-Verbrauches erfolgt, um 27° herum jedoch ein plötzliches Absinken und bei weiterer Erwärmung wieder ein Ansteigen. — Reichliche Bläschenbildung am Rande des Wasserspiegels im Versuchsgefäße bei hoher Temperatur ließ auf eine entsprechende Produktion von CO₂ schließen. Nebenbei sei bemerkt, daß in bezug auf die Flächeneinheit der O₂-Verbrauch der Larven rund doppelt so groß ist wie

der des Regenwurms, wie dies ja auch ihrer starken Wachstumstendenz und Beweglichkeit entspricht.

Dagegen zeigten andere Märzlarven, die mindestens 8 Wochen alt waren — denn sie wurden am 1. Juni untersucht — nach dem Maximum ein viel gelinderes Abfallen der O₂-Kurve und auch ein schwächeres schließliches Ansteigen, wie folgende Zusammenstellung (Tab. XIII) zeigt.

Tabelle XIII.

Temperatur	25°	27°55	29°4	31°7	33°2
Std. O ₂ insgesamt . .	6,77	7,40	6,14	5,87	6,41

Das Gesamtgewicht der Larven wurde nicht festgestellt; die Durchschnittslänge des Rumpfes war 9 mm; Kopfschwanzlänge 2,3—2,8 cm; hintere Extremität deutlich erkennbar, bei vielen äußerlich schon vollkommen entwickelt; auch Vorderextremität bei den meisten deutlich. Die Erwärmung auf 33°2 wurde gut überstanden und hatte die Nachwirkung, daß die Larven innerhalb weniger Tage ihre Metamorphose vollendeten, dann aber bald eingingen.

Der Darstellung der Versuche an Zwergfröschen sei zunächst einiges über die Technik der Umwandlung vorausgeschickt. Gudernatsch (21; s. auch 3, 30), dem als erstem die künstliche Umwandlung von Larven gelang, benützte bei seinen Versuchen die Schilddrüse von Säugetieren, und zwar in Substanz; später schlug Abderhalden (1) eine Lösung verdauter Schilddrüse vor. Doch nachdem uns von den nach Abderhalden behandelten Larven zahlreiche eingegangen waren, kehrten wir zu dem erstgenannten Verfahren zurück; und durch Fütterung frischer Schilddrüse gelang es, bei Froschlarven, die nahe vor der Metamorphose standen, diesen Vorgang zu beschleunigen, besonders, da ihnen durch schräggeschichteten Sand, der nur zu halber Höhe mit Wasser bedeckt war, Gelegenheit gegeben war, sich an ein Landleben zu gewöhnen. Wenige Tage, nachdem die Tiere in dieses Gefäß gesetzt worden waren, war bei den meisten der Schwanz verschwunden, bei den übrigen nur noch stummelförmig; der

ganze übrige Habitus nebst den Bewegungen war völlig froschmäßig; die Lungen waren ausgebildet. Nachdem die 7—9 mm langen Fröschen etwa 8 Tage gelebt hatten, wurden sie einem Versuch (Tab. XIV, Fig. 10) unterworfen.

Der Sauerstoffverbrauch der Zwergfrösche zeigt (Fig. 10) innerhalb des Beobachtungsbereiches in der Tat völlig den Typ des erwachsenen Frosches. Auf ein um 27° gelegenes Maximum folgt eine Senkung der Kurve,

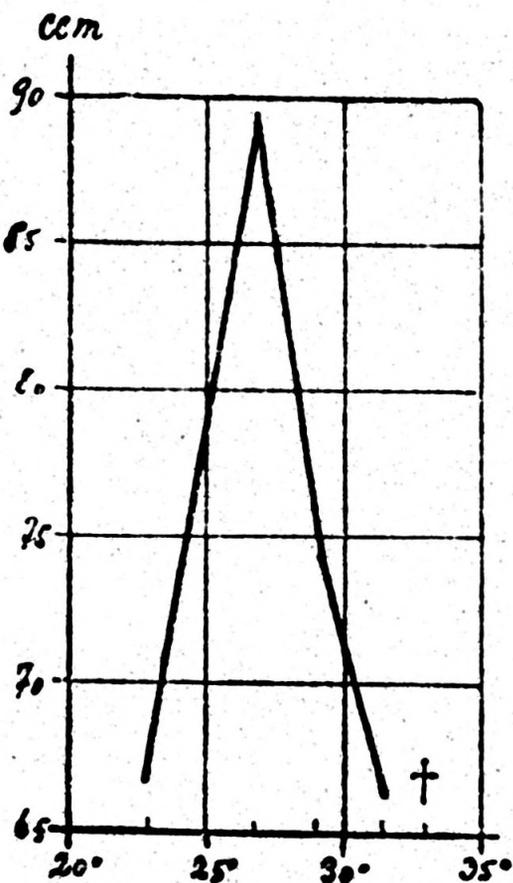


Fig. 10. Std. O₂-Verbrauch pro 100 g; Zwergfrösche.

und bis kurz vor der tödlichen Temperatur (33°) wurde kein Ansteigen wieder beobachtet. Sämtliche Tiere, außer denen, die zur Feststellung der tödlichen Temperatur verwendet worden waren, lebten weiter. Die Zahl der Versuchstiere war 88, ihr Gesamtgewicht 9,332 g, die Trockensubstanz 0,4596 g = 4,93%; die Oberfläche konnte nur mit sehr grober Annäherung berechnet werden als die Oberfläche eines Ellipsoids mit der Länge, Breite und Dicke der Frösche als Achse und betrug in dieser Annäherung insgesamt 55,88 qcm; der pro Flächeneinheit berechnete O₂-Verbrauch ist in der Tab. XIV als ungenau eingeklammert.

†

Tabelle XIV. (Fig. 10.)

		23°1	26°8	29°1	31°4
Std. O ₂ -Verbr.	Temperatur:				
	insgesamt	6,22	8,35	6,92	6,18
	pro 100 g	66,69	89,49	74,16	66,23
	pro 1 qm	(1193)	(1601)	(1327)	(1185)

Aus einem Vergleich der Tabellen XIV und XII geht neben dem bereits Geschilderten noch die zunächst verwunderliche Tatsache hervor, daß die kleinen Larven pro 100 g (das sind etwa 4000 Stück) nur rund halb so viel Sauerstoff brauchen, wie 100 g (etwa 950—1000 Stück) der relativ großen Frösche;

verwunderlich deshalb, weil im allgemeinen bekanntlich viele kleine Tiere auf die Gewichtseinheit aus Gründen der Oberflächenentfaltung eine größere Atmungsintensität aufweisen als wenig große, wie dies z. B. schon aus den Zahlen von Jolyet und Regnard sehr deutlich hervorgeht und für die Kohlensäureausscheidung von Cohnheim (13) an Holothurien nachgewiesen worden ist. Doch scheint mir diese Tatsache durch die Vergrößerung der Trockensubstanz von 1,15% auf 4,93% — also auf das Vierfache — hinreichend begründet, und die schon bei den Pelobates-Versuchen gemachte Bemerkung bezüglich „100 g Lebendgewicht“ gilt hier in erhöhtem Maße. — Andererseits zeigen die im Vergleich zu Tab. XII sinnlos hohen Zahlen der letzten Zeile, wie nichtssagend es ist, bei Organismen mit differenzierter und lokalisierter Atmung die respiratorische Leistung auf die Einheit der Körperoberfläche zu beziehen, welche letztere nur ein Bruchteil — und ein nicht einmal genau zu bestimmender Bruchteil — der gesamten respirierenden Fläche überhaupt ist, so daß ein Quotient, in dem diese Oberfläche als Divisor auftritt, zu hohe Werte annehmen muß.

IV. Schlussbetrachtungen.

Zahlreiche Untersuchungen der letzten 20 Jahre¹⁾ und Umrechnungen älterer Resultate haben bewiesen, daß für die verschiedensten Organe und Organsysteme und im Hinblick auf die verschiedensten physiologischen Vorgänge die van't Hoff'sche RGT-Regel in der Tat in weitem Intervall (bis 30° und darüber) gilt. Dagegen zeigen die hier wiedergegebenen Versuche, daß es wechselwarme Tiere gibt, bei denen noch innerhalb der „Behaglichkeitsgrenzen“ oder aber nicht weit außerhalb ihrer der Sauerstoffverbrauch mit steigender Temperatur sinkt, so daß für ihn Q_{10} kleiner als 1 wird. Aus Versuchen anderer (47) geht hervor, daß bei diesen Temperaturen, die z. B. bei den Aeschna-Larven und Pelobates

¹⁾ Ich unterlasse, die hierher gehörige umfangreiche Literatur einzeln aufzuzählen. Eine Zusammenstellung der Ergebnisse findet man vor allem bei Tigerstedt (46); sodann u. a. bei Abegg (2), Höber (24, S. 769 ff.), Jost (28), Kanitz (31) und Rahn (42).

fast noch normal zu nennen sind, die CO_2 -Produktion weiter entsprechend der van't Hoff'schen Regel ansteigt, so daß wir hier als Analogon zu den eingangs aufgeführten Versuchen eine Trennung des O_2 -Verbrauchs von der CO_2 -Produktion vor uns haben; und das entspricht vollkommen dem, was van't Hoff selbst schon 1884 aussprach, als er seine Untersuchungen über die Reaktionsgeschwindigkeit noch nicht in Beziehung zu biologischen Vorgängen gebracht hatte: „Der Einfluß der Temperatur auf die Umsetzungsgeschwindigkeit wechselt je nach der Reaktion, die man untersucht“ (25; S. 117).

Der Abfall der Sauerstoffkurve mit steigender Temperatur fällt unter die in der Biologie häufigen Erscheinungen des „Optimums“; ja, man kann sogar sagen, daß dieser Begriff aus dem des Lebens notwendig und ohne weiteres folgt, wenn er auch nicht allein auf das Reich des Organischen beschränkt ist. Man kann sich das Optimum entstanden denken aus der Superposition zweier oder mehrerer Vorgänge, die in verschiedenem Sinne durch die betreffende unabhängige Variable beeinflusst werden. So hat z. B. Tammann (45) in seinen Untersuchungen über die Wirkung ungeformter Fermente dargelegt, daß bei enzymatischen Prozessen stets 2 Vorgänge miteinander verknüpft sind: Enzymwirkung und Enzymzerfall, die beide in ganz verschiedenem Sinne von der Temperatur abhängen, wofür später Rahn (42) eine genaue mathematische Ableitung gegeben hat. Nun liegt aber die Sache in einem intakten Organismus noch viel verwickelter: hier laufen zahllose Reaktionen, zu einem geschlossenen System vereinigt, nebeneinander her und hängen in ganz verschiedenem Maße von den experimentell veränderlichen Variablen ab; mehr noch: sie wirken nicht nur nebeneinander, sondern auch aufeinander ein, so daß eine Veränderung der Versuchsvariablen nolens volens andere Veränderungen nach sich zieht, die der Kontrolle entzogen bleiben, und die nur innerhalb gewisser Grenzen das Resultat nicht merklich beeinflussen. Im Hinblick auf die hier vorliegenden Untersuchungen z. B. ist der Sauerstoffverbrauch von zahlreichen veränderlichen Faktoren abhängig: von der Temperatur, dem Partiardruck des Sauerstoffs im

Außenmedium, dem Stoffwechszustand der Gewebe, dem Blutdruck in den Kapillaren usw. — er ist eine Funktion von mehreren Variablen. Läßt man nun für die Dauer des Versuches sämtliche Variablen außer einer, z. B. der Temperatur, konstant, so kann man den Sauerstoffverbrauch tatsächlich als Funktion der Temperatur und nur der Temperatur darstellen. Dieses Konstanthalten der übrigen Faktoren ist aber, obwohl ein theoretisches Erfordernis, praktisch undurchführbar. Die Temperaturveränderung wirkt z. B. in einem bestimmten Sinne auf den Kolloidzustand des protoplasmatischen Eiweißes ein; damit verändert man nicht nur die Geschwindigkeit der im Körperserum ablaufenden Reaktionen, sondern, um im Bilde zu bleiben, auch die Wandungen des Reagensglases; und diese Änderungen der Wandungen wirken nun ihrerseits in irgend einem Sinne ebenfalls auf die Geschwindigkeit der Reaktionen ein — mit andern Worten: die oben genannten Faktoren sind nicht beliebig viele voneinander unabhängige Variable, sondern bilden ein System gegenseitiger Abhängigkeiten, in deren momentanem Gleichgewichtszustand man keine ändern kann, ohne mehr oder weniger merklich auch die andern mit zu verändern. Diese vom Experimentator „ungewollten“ Nebenwirkungen können bisweilen so sehr überwiegen, daß sie — als organische Regulation — zu anscheinend paradoxen Ergebnissen führen, wie z. B. dazu, daß die Intensität des Stoffwechsels in einem homiothermen Organismus mit steigender Temperatur sinkt und mit fallender steigt.

Dabei bleibt das Folgende auffällig: Obwohl sich nämlich diese auf die Entstehung des Optimums bezüglichen Überlegungen ganz allgemein auf alle vitalen Vorgänge erstrecken, ist doch das Temperaturoptimum besonders deutlich bei den assimilatorischen Vorgängen ausgeprägt, im Gegensatz zu den dissimilatorischen. Gerade die alten Clausenschen Versuche über die CO_2 -Assimilation bei Pflanzenkeimlingen und Blüten sowie die Untersuchungen von O. Hertwig über die Entwicklung des Froscheies bekräftigen nicht nur in begrenztem Intervall die RGT.-Regel, zu deren Stütze sie später herangezogen wurden, sondern zeigen auch ein deutliches Temperatur-

optimum, das bei den untersuchten Pflanzen um 40° , beim Froschei um 24° liegt. Ebenso fand Loeb mit Wasteneys ein Optimum für die Entwicklung des Seeigeleies (37, 38): während die Arbeiten von Blackmann und Matthaei (s. 28, 31) über die CO_2 -Assimilation wiederum eine Bestätigung der Clausenschen Ergebnisse liefern. Ebenso hat die Wachstumsgeschwindigkeit von Hefepilzen (23) und von Bakterien (s. 42) ein Temperaturoptimum, und zwar bei den verschiedenen Arten der Pilze bzw. der Bakterien um einige Grade verschieden.

Diesem Verhalten der assimilatorischen Vorgänge gegenüber der Temperatur schließt sich der Sauerstoffverbrauch poikilothermer Tiere mit lokalisierter Atmung an; und auch hinsichtlich des hautatmenden Regenwurms liefert uns die Pflanzenwelt eine Parallele. Die Atmung der Pflanzen, gegenüber der CO_2 -Assimilation ein assimilatorischer Vorgang von verschwindender Bedeutung, ist nämlich eine typisch diffuse Atmung; die Pflanzen selber sind typisch wechselwarm; und von dem Verlauf der Atmungskurve der Pflanzen sagt Pfeffer (Pflanzenphysiol. Bd. II, S. 78 [1904]): „Dieses (das Optimum) fehlt z. B. in der Atmungskurve, die mit der Temperatur bis zum Eintritt der Schädigung ansteigt.“

V. Zusammenfassung.

1. An *Dytiscus marginalis*, Aeschnalarven, *Lumbric. terr.*, *Limnaeus stagnalis*, *Serranus cabrilla*, *Rana fusca*, *Pelobates fuscus* und Larven von *R. fusca* ist nachgewiesen, daß der Sauerstoffverbrauch bis zu einem bestimmten Punkte mit der Temperatur ungefähr entsprechend der RGT-Regel ansteigt.
2. Oberhalb dieses Punktes sinkt der Verbrauch wieder, außer bei *Lumbric.* (*Dyt.* wurde nicht daraufhin untersucht), sodaß die O_2 -Kurve und die CO_2 -Kurve divergieren; die betreffende Temperatur wurde außer von *Serranus* von allen Versuchstieren gut ertragen und lag bei *Aeschna* und *Pelobates* nahe den für diese Tiere physiologischen Temperaturen.
3. Durch Versuche an Froschlarven und Zwergfröschen

wird wahrscheinlich gemacht, daß das Sinken der O₂-Kurve mit der Lokalisierung des Atemprozesses, einem Zeichen der allgemeinen organologischen Differenzierung des Tierkörpers, im Zusammenhang steht.

Herrn Prof. Kestner, dem ich die Anregung zu dieser Arbeit und fortwährende Unterstützung während ihrer Ausführung verdanke, sei auch an dieser Stelle herzlichst gedankt.

Literaturnachweis¹⁾.

1. Abderhalden E., Studien über die von einzelnen Organen hervor-
gebrachten Substanzen mit spezifischer Wirkung. Pfl. Arch. 162,
1915.
2. Abegg R., Temperatureinfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit
animalischen Lebens. Ztschr. f. Elektroch. XI, 1905.
3. Adler L., Untersuchungen über die Entstehung der Amphibien-
neotenie. Pfl. Arch. 164, 1916.
4. Aubert H., Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlensäure-
ausscheidung und die Lebensfähigkeit der Frösche bei sauerstoff-
loser Luft. Pfl. Arch. 26, 1881.
5. Batelli, F. und L. Stern, Einfluß verschiedener Faktoren auf die
Oxydation des p-Phenylendiamins durch die Tiergewebe. Bchm.
Ztschr. 46, 1912.
6. Dieselben, Untersuchungen über die Atmung zerriebener Insekten.
Bchm. Ztschr. 56, 1913.
7. Dieselben, Intensität des respiratorischen Gaswechsels der In-
sekten. Bchm. Ztschr. 56, 1913.
8. Biernatzky R., Unsere Kenntnis vom Atmungsstoffwechsel der
Wassertiere. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogeogr. 3,
1910/11.
9. Bunge G., Über das Sauerstoffbedürfnis der Schlammbewohner.
Ztschr. physiol. Ch. 12, 1888.
10. Derselbe, Weitere Untersuchungen über die Atmung der Würmer.
Ztschr. physiol. Ch. 14, 1890.
11. Chauvin M. von, Über die Verwandlung des mexikanischen Axolötl
in Amblystoma. Ztschr. f. wissensch. Zool. 25, Sppl. 1875; 27, 1876.
s. auch 41, 1885.
12. Cohen E., Vorlesungen über physikalische Chemie, 1901.

¹⁾ Abkürzungen: Arch. f. Physiol. = Archiv für (Anatomie und)
Physiologie; Pfl. Arch. = Archiv für die gesamte Physiologie; Bchm.
Ztschr. = Biochem. Zeitschrift; Biol. Ctrbl. = Biologisches Centralblatt;
Ztschr. physiol. Ch. = Zeitschrift für physiol. Chemie.

13. Cohnheim O., Resorption, Verdauung und Stoffwechsel von Echinodermen. *Ztschr. physiol. Ch.* 33, 1901.
14. Derselbe, Ein Respirationsapparat für isolierte Organe und kleine Tiere. *Ztschr. physiol. Ch.* 69, 1910.
15. Derselbe und D. Pletnew, Der Gaswechsel der Magen- und Darmmuskulatur bei ungenügender Sauerstoffversorgung und unter dem Einfluß von Chlorbaryum. *Ztschr. physiol. Ch.* 69, 1910.
16. Derselbe und E. v. Dungern, Über den Gaswechsel von Tieren mit malignen Tumoren. *Festschrift f. d. Eppendorfer Krkhs.*, Leipzig und Hamburg, 1914.
17. v. Frey M. und M. Gruber, Untersuchungen über den Stoffwechsel isolierter Organe. *Arch. f. Physiol.*, 1885.
18. Fridericia L. S., Ein Respirationsapparat mit selbstkontrollierender Sauerstoffbestimmung, verwendbar für kleine Tiere. *Bhm. Ztschr.* 54, 1913.
19. Friedländer C. und E. Herter, Über die Wirkung des Sauerstoffmangels auf den tierischen Organismus. *Ztschr. f. physiol. Ch.* 3, 1879.
20. Goette A., Über den Einfluß gesteigerter Wärme auf die Fische. *Arch. f. Hygiene* 70, 1909.
21. Gudernatsch J. F., Feeding experiments on tadpoles I. *Arch. f. Entw. mechanik* 35, 1912.
22. Hermann L., Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin, 1867.
23. Herzog R. O., Über den Temperatureinfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Organismen. *Ztschr. physiol. Ch.* 37, 1902/03.
24. Höber R., *Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe.* 4. Aufl., 1914.
25. van't Hoff J. H., *Etudes de dynamique chimique.* Amsterdam, 1884.
26. Derselbe, *Vorlesungen über theoretische und physikal. Chemie.* 2. Aufl., 1. Heft, 1901.
27. Jolyet et Regnard, *Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques.* *Arch. de physiol.* II. Serie, 4, 1877.
28. Jost L., Über die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. *Biol. Ctrbl.* 26, 1906.
29. Isserlin M., Über Temperatur und Wärmeproduktion poikilothermer Tiere. *Pfl. Arch.* 90, 1902.
30. Kahn R. H., Zur Frage der Wirkung von Schilddrüse und Thymus auf Froschlarven. *Pfl. Arch.* 163, 1916.
31. Kanitz A., Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. *Biol. Ctrbl.* 27, 1907.
32. Derselbe, Weitere Beiträge zur Abhängigkeit der Lebensvorgänge von der Temperatur. *Ztschr. f. physik. Ch.* 70, 1910.

33. Kempner G., Neue Versuche über den Einfluß des Sauerstoffgehaltes der Einatemungsluft auf den Ablauf der Oxydationsprozesse im tierischen Organismus. Arch. f. Physiol. 1884.
 34. Klug F., Über die Hautatmung des Frosches. Arch. f. Physiol., 1884.
 35. Konopacki M., Über den Atmungsprozeß bei Regenwürmern. Bull. de d'Ac. des Sciences de Cracovie, 1907.
 36. Krehl L. und F. Soetbeer, Untersuchungen über die Wärmeökonomie der poikilothermen Wirbeltiere. Pfl. Arch. 77, 1899.
 37. Loeb J., Über den Temperaturkoeffizienten für die Lebensdauer kaltblütiger Tiere usw. Pfl. Arch. 124, 1908.
 38. Derselbe und H. Wasteneys, Sind die Oxydationsvorgänge die unabhängige Variable in den Lebenserscheinungen? Bchm. Ztschr. 36, 1911.
 39. Petřík J., Über die reflektorische Einwirkung des Sauerstoffgehaltes im Wasser (insbesondere) auf die Atembewegungen der Fische. Pfl. Arch. 161, 1915.
 40. Pflüger E., Über den Einfluß der Temperatur auf die Respiration der Kaltblüter. Pfl. Arch. 14, 1877.
 41. Derselbe, Über Wärme und Oxydation der lebenden Materie. Pfl. Arch. 18, 1878.
 42. Rahn O., Der Einfluß der Temperatur und der Gifte auf Enzymwirkung, Gärung und Wachstum. Bchm. Ztschr. 72, 1916.
 43. Rubner M., Versuche über den Einfluß der Temperatur auf die Respiration des ruhenden Muskels. Arch. f. Physiol., 1885.
 44. Schulz H., Über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Stoffwechsel und Körpertemperatur bei den Amphibien. Pfl. Arch. 14, 1877.
 45. Tammann, Zur Wirkung ungeformter Fermente. Ztschr. f. physik. Chemie 18, 1895.
 46. Tigerstedt R., Die Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt. Handb. d. vgl. Physiol. 3. Bd., 2. Hälfte.
 47. Vernon H. M., The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature. Journ. of Physiol. 17, 1895; 21, 1897.
 48. Derselbe, The conditions of tissue respiration. Ebenda 35, 1906.
 49. Wacker L., Anoxybiotische Vorgänge im Muskel. Pfl. Arch. 163, 1916.
 50. Weizsäcker V., Arbeit und Gaswechsel am Froschherzen. Pfl. Arch. 148, 1912.
 51. Winterstein H., Beiträge zur Kenntnis der Fischatmung. Pfl. Arch. 125, 1908.
-