



Über die Atmung der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*)

<https://hdl.handle.net/1874/299514>

1. 1/2. 192. 19 30

ÜBER DIE ATMUNG
DER WEINBERGSCHNECKE
(HELIX POMATIA)

M. A. YSSELING

Diss.
Utrecht

1930

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT

ÜBER DIE ATMUNG
DER WEINBERGSCHNECKE
〈HELIX POMATIA〉

P R O E F S C H R I F T

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN DOCTOR
IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE RIJKS-
UNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN
RECTOR MAGNIFICUS

JHR. DR. B. C. DE SAVORNIN LOHMAN,
HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER RECHTS-
GELEERDHEID, VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT
DER UNIVERSITEIT TE VERDEDIGEN TEGEN DE
BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN
NATUURKUNDE OP DINSDAG, 30. SEPTEMBER 1930,
DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

MARIUS ANTON YSSELING
GEBOREN TE MAKKUM

VERLAGSBUCHHANDLUNG JULIUS SPRINGER
IN BERLIN · 1930

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

AAN MIJN OUDERS

VOORWOORD.

Wanneer men op het punt staat, een lang gekoesterde wensch in vervulling te zien gaan, dan dringt het verlangen naar voren, waardeering en dankbaarheid te toonen aan allen, die daartoe medegewerkt hebben.

Het mogen beëindigen van mijn studie met het schrijven van een proefschrift, is steeds een mijner liefste wenschen geweest en zoo grijp ik de mij hier geboden gelegenheid dan ook gaarne aan, om mijn erkentelijkheid te betuigen, aan allen, die aan het tot stand komen van dit geschrift mede hebben gewerkt.

Het opdragen van mijn werk aan mijn ouders, is een poging geweest, om mijn dankbaarheid te toonen aan hen, die mij in staat gesteld hebben naar mijn verlangen te studeeren.

U, Hooggeleerden in de Faculteit der Wis- en Natuurkunde ben ik zeer erkentelijk voor het genoten onderwijs en wel in het bijzonder U, Hooggeleerde Jordan, hooggeachte Promotor. De aanraking met uw persoonlijkheid en de liefde, die U voor Uw vak koestert, maakten het mij tot een bijzonder Voorrecht aan uw hand het gebied der Vergelijkende Physiologie, te mogen betreden.

Ik dank U voor de vele raadgevingen en aanwijzingen en zoomede voor de vriendelijkheid, die ik van U mocht ontvangen.

Hooggeleerde Nierstrasz, al heeft mijn verdere studie zich niet gericht op dat deel der wetenschap, dat U doceert, toch wil ik uitspreken, dat niet alleen het vak, maar ook de wijze, waarop U dat behandelt, mijn belangstelling wist te boeien. Naar mijn inzien is het bijzonder voor diegenen die het onderwijs hebben te dienen, een onschatbaar voorrecht, wanneer zij van U mochten leeren, hoe zij hun stof hebben te behandelen.

Hooggeleerde Went, het is moeilijk twee Heeren te dienen en dat dit ook voor de Physiologie geldt is door mij wel betreurd; aan den tijd, waarin ik op uw laboratorium onder uw leiding mocht werken, zal ik de meest aangename herinneringen bewaren.

Hooggeleerde Westerdijk, mijn belangstelling voor de phytopathologie is vooral door uw colleges gewekt en ik ben er dankbaar voor, dat

mij in Baarn de gelegenheid is geboden, een blik te slaan op dit belangrijke gebied der Plantkunde.

Hooggeleerde Pulle, een voorrecht was het mij, Uwe heldere colleges te mogen volgen.

U, Zeer geleerde Vonk ben ik zeer verplicht, omdat Gij mij met raad en daad hebt bijgestaan. U, waarde Brettschneider betuig ik mijn dank, omdat het mij door uw hulp mogelijk is geweest mijn proefschrift in de Duitsche taal te doen verschijnen en U, geachte Prijs dank ik voor het vervaardigen van de fraaie teekeningen.

Zeer erkentelijk ben ik verder allen die mij, door het toonen van hun belangstelling en vriendschap, tot steun zijn geweest; hun aandeel in dit werk is moeilijk te omschrijven, zoodat ik hun namen niet kan noemen en moet volstaan met de verzekering, dat ik hunner in dankbaarheid zal blijven gedenken.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	2
Kapitel I.	
Über das Zustandekommen des Gaswechsels zwischen Atmungsorgan und Milieu bei <i>Helix pomatia</i>	3
Der Atemmechanismus von <i>Helix pomatia</i> (nach IMBERT und MEISEN- HEIMER)	4
Versuche	6
Zusammenfassung	10
Kapitel II.	
Über den Einfluß des Milieus auf die Größe der Atmungsöffnung und der Atmungsbewegungen	11
Einleitung:	
§ 1. Über den Einfluß der Veränderungen des Feuchtigkeitsgrades auf die Atmungsöffnung	12
Versuche	13
Zusammenfassung	14
Tabelle V und W	15
§ 2. Einfluß der Änderung der Sauerstoffspannung auf die Atmung von <i>Helix pomatia</i>	20
Methodik	20
Versuche	20
Tabelle 1—6	25
Zusammenfassung	30
§ 3. Wie reagiert <i>Helix pomatia</i> auf ein sauerstoffarmes jedoch kohlenstoffreiches Milieu	32
Methodik	33
Versuche	34
Zusammenfassung	34
Tabelle 6—9	34

	Seite
§ 4. Über den Ort, an welchem die atmungsregelnden Faktoren an- greifen	34
Methodik	36
Versuche	36
Zusammenfassung	37
Tabelle K	38
§ 5. Über den Einfluß der allmählichen Milieuveränderung	39
Methodik	40
Versuche	40
Tabelle M	41
Zusammenfassung	42
 Kapitel III.	
Über den Sauerstoffverbrauch von <i>Helix pomatia</i>	42
Einleitung	42
Methodik	44
Versuche	44
Zusammenfassung	45
Tabelle O	45
 Kapitel IV.	
Über die Beeinflussung des Herzrhythmus bei <i>Helix pomatia</i>	46
Einleitung	46
§ 1. Einfluß der Atmungsbewegungen und Sauerstoffspannung auf den Herzrhythmus bei <i>Helix pomatia</i>	47
Versuche	47
Tabelle A—D	48
Zusammenfassung	49
§ 2. Über den Einfluß der Kohlensäure auf die Herztätigkeit bei <i>Helix pomatia</i>	49
Versuche	51
Tabelle D—L	51
Zusammenfassung	54
Schlußbetrachtung	55
Zusammenfassung	58
Literatur	59

Einleitung.

Unter Atmung verstehen wir denjenigen Teil des Stoffwechsels, welcher sich auf die Aufnahme und Abgabe von Gasen bezieht. Bei einer Analyse der Atmung müssen wir zwei Dinge auseinander halten:

1. Die Oxydation in den sauerstoffverbrauchenden Geweben (dieser Teil soll hier unbesprochen bleiben);

2. den Gasstoffwechsel zwischen dem auswendigen Milieu und dem tierischen Organismus. Wir können nun verfolgen wie 1. dieser Gaswechsel zwischen Atmungsorgan und Blut, 2. zwischen Atmungsorgan und Milieu, in welchem das betreffende Tier lebt, sich vollzieht. Der Gasstoffwechsel zwischen Atmungsorgan und Blut findet durch Diffusion statt, die Atmungsgase gelangen von Orten höheren Druckes zu solchen niederen Druckes. Der Gasstoffwechsel zwischen Atmungsorgan und

Milieu kann auf zweierlei Weise erfolgen: durch *Ventilation* oder durch *Diffusion*. Bekanntlich findet man im Tierreich Einrichtungen, welche als Atmungsbewegungen den Gaswechsel zwischen Atmungsorgan und Milieu befördern. Diese Bewegungen verursachen in der Lunge eine Volumveränderung, welche schließlich zur Erneuerung des Inhaltes führt — also die Lunge ventiliert, weshalb wir diese Bewegungen auch Ventilationsbewegungen nennen und bei allen jenen Tieren, welche auf diese Weise atmen, von einer Ventilationsatmung sprechen.

Fehlt diese Ventilationsbewegung, dann spricht man von einer Diffusionsatmung und versteht darunter eine Atmung, bei welcher kein aktives Auswechseln des Lungeninhaltes stattfindet. Allerdings kann die Größe der Diffusion geregelt werden, wie dies u. a. von HAZELHOFF für *Periplaneta orientalis* gefunden wurde, bei welcher, je nach dem Kohlensäuregehalt der Luft, die Stigmata mehr oder weniger weit geöffnet werden. Diese Regulation der Diffusion erfolgt aber ohne Volumveränderung des Atmungsorganes.

Atmungsbewegungen kommen, wie bereits lange bekannt ist, bei vielen Tierformen vor und HAZELHOFF bemerkt in seiner Dissertation (1926, S. 11), daß die Atmungsbewegung bei Tieren früher allgemein und stillschweigend angenommen wurde. Dieser Auffassung huldigten selbst Beobachter des 19. Jahrhunderts noch und dürfte auf Beobachtungen am Menschen und zum Teil auf den hergebrachten Sprachgebrauch zurückzuführen sein. KROGH konnte vor allem nachweisen, daß es Tiere gibt, welche sich mit einer Diffusion ihrer Atmungsgase begnügen, also keiner Atmungsbewegung bedürfen, um den nötigen Sauerstoff zu erhalten. KROGH zeigte dies für verschiedene Insektenlarven. Dahingegen müssen die erwachsenen Insekten Atmungsbewegungen machen. HAZELHOFF konnte zeigen, daß es auch Insekten gibt, welche nur unter ganz bestimmten Umständen Atmungsbewegungen ausführen, während unter normalen Umständen diese Bewegungen ausbleiben, die Tiere also nur eine Diffusionsatmung besitzen.

Das Ziel meiner Untersuchung war, einen besseren Einblick in den Gaswechsel zwischen Milieu und Organismus bei der Weinbergschnecke zu erlangen. Die erste Frage war, gehört *Helix pomatia* zu Tieren mit Ventilations- oder zu solchen mit Diffusionsatmung. In der Literatur sind die Meinungen, ob *Helix* eine Atmungsbewegung besitzt oder ob eine solche fehlt, sehr verteilt. Wir können aus der Literatur keine konkrete Antwort auf diese Frage erhalten und darum trachtete ich danach, erst diese offene Frage zu beantworten. Es mußte nun untersucht werden: 1. Was ist über die Atmung von *Helix pomatia* bekannt? 2. Welche Phänomene treten bei der Atmung auf, was ist bisher beobachtet und was ist noch zu beobachten?

Kapitel I.

Über das Zustandekommen des Gaswechsels zwischen Atmungsorgan und Milieu bei *Helix pomatia*.

Das Atmungsorgan von *Helix* ist die sogenannte „Lunge“, welche in Bezug auf den Bau gut untersucht ist. Die *Helix*-Lunge ist ein sack-

förmiges Organ, welches mit einer Öffnung, dem „Spiraculum“, in der Mantelhöhle ausmündet.

MEISENHEIMER (1912) beschreibt u. a. ausführlich den anatomischen Bau der Lungenwand. Er stellt fest, daß die dorsale Wand eine Lage von *Ringmuskeln* und (mit Ausnahme des Herzens und einer großen Zahl von Blutgefäßen) vor allem Respirationsgewebe enthält, während die *ventrale hauptsächlich Muskeln besitzt*. Er beschreibt auch das Zustandekommen der Expiration und der Inspiration. Folgendes ist der Beschreibung MEISENHEIMERS entnommen:

„Die obere Lungenwand liegt dicht der Schale auf und vermag wohl infolge reichlicher Schleimabsonderung längs der Fläche derselben hin und her zu gleiten, kann sich aber nicht von derselben abheben. Die untere muskulöse Lungenwand dagegen vermag sehr beträchtliche Lageverschiebungen auszuführen, indem sie bei eintretender Kontraktion ihrer Muskelfasern sich bei fixierten Randpartien aus der gekrümmten Fläche in eine plane Ebene umwandeln kann. Dabei preßt sie die unter ihr gelegenen Eingeweide nach unten und vergrößert so, indem sie sich zugleich naturgemäß von der oberen Lungenwand abhebt, die Lungenhöhle beträchtlich, wodurch die *Inspiration* zustande kommen kann.“ Die Muskelplatte wurde bereits von IMBERT (1823) entdeckt und ihre Funktion mit

der des Diaphragmas verglichen. Von dem oben skizzierten Vorgang gibt BUDDENBROCK in seinem „Grundriß der vergleichenden Physiologie“ das nebenstehende Schema. (Abb. 1.)

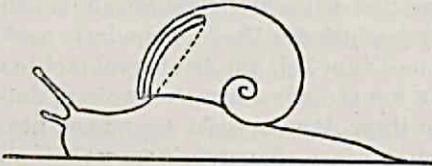


Abb. 1. Mechanismus der Atmung (nach BUDDENBROCK). Expirations- und Inspirationsstellung der Muskelplatte.

„Erschlafft nun die untere Lungenwand wieder, so preßt sie mit ihrer wiederhergestellten konvexen Oberfläche die eingeschlossene Luft unter beträchtlichem Druck gegen die respiratorische Decken-

fläche und fördert so den hier eingesetzten Gasaustausch. Wenn dann nach einiger Zeit sich das Atemloch wieder öffnet, so strömt die verbrauchte Luft mit deutlich wahrnehmbarer Gewalt aus (*Expiration*). Nach einiger Zeit wiederholt sich der ganze Vorgang von neuem unter erneuter Senkung der unteren Lungenwand.“

Wir haben also in der von IMBERT Diaphragma benannten Muskelplatte eine Einrichtung vor uns, welche ein Vergrößern oder Verkleinern des Lungenraumes ermöglicht, wodurch frische Luft angesogen, verbrauchte Luft ausgepreßt wird. IMBERT stellte also *Helix* zu Tieren mit Ventilationsatmung; der gleichen Ansicht sind MEISENHEIMER, BABÁCK und BUDDENBROCK. Der letztgenannte Autor berichtet in seinem „Grundriß der vergleichenden Physiologie“, daß STEKHOVEN bei *Limax agrestis* keinerlei Ventilation vorfand, so daß hier also der Gasaustausch durch Diffusion stattfindet. Aus SCHUURMANS-STEKHOVENS Publikation gewinnt man den Eindruck, daß er auch für *Helix* eine Diffusionsatmung annimmt, ihr zumindest eine große Rolle zuschreibt. Wir wollen später diese Arbeit näher besprechen und hier nur kurz folgende Bemerkungen wiedergeben. STEKHOVEN schreibt: „Endlich sehen wir hier in eindeutiger Weise, daß die eigentliche Reaktion auf Sauerstoffbedarf beim Öffnen

und Schließen des Atemloches keine aktive Ventilation ist, sondern lediglich in dem mehr oder weniger oft und weiten (*Helix*) Aufmachen des Atemloches besteht.“

JORDAN führt in seiner „Allgemeinen vergleichenden Physiologie der Tiere“ die Lungenschnecken als Beispiel für die „Diffusionsatmung“ an. Er schreibt: „Beim Öffnen und Schließen der Atmungsorgane können allerdings Volumveränderungen in ihnen auftreten, doch spielen diese keine Rolle, da gerade bei Atemnot (also Sauerstoffmangel) die Lungenöffnung ständig offen bleibt und dadurch Volumveränderungen ausgeschlossen sind.“ Als Beweis für die Diffusionsregelung gilt: Bei größerem Sauerstoffbedürfnis ist auch die Atmungsöffnung größer, da schließlich die Geschwindigkeit, mit der die Diffusion stattfindet, unter anderem von der Trennungsfläche der sich mischenden Gase abhängig ist. Während STEKHOVEN im Öffnen und Schließen der Atmungsorgane der Pulmonaten (*Helix* und *Limax*) eine Diffusionsregelung sieht, meint HAZELHOFF, daß diese Bewegungen *auch* zur Verhinderung des Austrocknens dienen. Die Meinungen über die Art der Atmung bei *Helix* sind also sehr verschieden. Obwohl ein Atmungsmechanismus bekannt ist, *ist seine Leistung hauptsächlich theoretisch erschlossen*, und dies dürfte auch die Ursache sein, warum die Bedeutung dieses Mechanismus nicht allgemein anerkannt ist.

Was ist nun über die Wirkung des Atmungsmechanismus experimentell festgestellt?

SPALLANZANI (1803, S. 135) stellte fest, daß während der Expiration die Luft hörbar ausgepreßt wird und eine kleine Kerzenflamme flackert. Nach ihm hat die Entfernung der ersten Schalenwindung auf die Atmungsbewegung nicht den geringsten Einfluß.

IMBERT bestätigt den Befund an der Kerzenflamme, meint jedoch, daß die erste Schalenwindung für das Zustandekommen der Atmungsbewegung notwendig ist, und bemerkt weiterhin, daß Atmungsbewegungen auch bei ruhenden Tieren auftreten. Dahingegen war, nach IMBERT, SWAMMERDAM der Ansicht, daß für die Atmung das Einziehen und Heraus kriechen des Tieres aus seiner Schale erforderlich sei. Wie wir bereits bemerkten, stellte IMBERT fest, daß nach dem Einatmen die Lungenluft zusammengedrückt wird, wodurch die Sauerstoffaufnahme erleichtert und außerdem die schleimige Lungenwand gegen die Schale gedrückt wird. Sie soll dann an dieser festkleben und zum Einatmen beitragen. Die hier angeführten Beobachtungen weisen in der Tat auf eine Ventilationsatmung. Da jedoch STEKHOVEN u. a. offensichtlich der Meinung sind, daß Diffusionsatmung bei diesen Tieren die Hauptrolle spielt, schien es mir nicht überflüssig, die Atmungserscheinungen bei *Helix* näher zu untersuchen.

Was vollzieht sich in der *Helix*-Lunge während des Geöffnet- oder Geschlossenseins?

Wenn in geschlossenem Zustande in der Lunge eine Volumänderung stattfindet, dann muß sich dies registrieren lassen. Zu diesem Zwecke habe ich die folgende Methode angewandt.

Von einer N-förmigen Glaskapillare, deren einer Schenkel länger ist, wird das längere Ende in die Lunge gebracht.

Dieses Einführen muß so geschehen, daß die leicht reizbaren Ränder der Atmungsöffnung nicht berührt werden, da sonst dieser Reiz das Experiment ungünstig beeinflusst. Sie streckt sich entweder zu weit heraus oder zieht sich ins Gehäuse zurück, so daß die Kapillare nicht ins Lungeninnere reicht; außerdem scheidet das Tier überflüssig viel Schleim ab. Es geschieht also das Einführen der Kapillare wie folgt: das Tier wird mittels Plastilin auf dem Brette *P* (siehe Abb. 2) des Drehtisches *D* befestigt und die Kapillare *C* in die mit Kugelgelenken versehenen Klemme *K* geklemmt. Sowohl das Brett als auch die Kapillare können nach allen Richtungen bewegt werden. Nun kann man durch Höher- oder Niedrigerdrehen des Brettes *P* und durch richten der Kapillare auf die Atmungsöffnung ohne viele Mühe und ohne die Ränder der Öffnung zu berühren die Kapillare in das Lungeninnere einführen. Die Atmungsöffnung bleibt dann offen, bis sie durch die eine oder andere Ursache geschlossen wird.

Bringt man nun in die Kapillare eine Flüssigkeitssäule, dann ist nach der Schließung der Lunge das Folgende zu beobachten.

1. Die Öffnung schließt sich und einige Sekunden später wird die Flüssigkeitssäule *hinaufgepreßt* und verbleibt in diesem Stande einige Zeit (manchmal einige Sekunden, doch kann es auch einige Minuten dauern; ein fester Wert ist dafür nicht anzugeben).

2. Die Öffnung ist wieder sichtbar; die Flüssigkeitssäule sinkt zurück. Untersuchen wir nun genau, was während des Lungenverschlusses mit der Registriersäule geschieht, dann bemerken wir, daß diese fortwährend auf- und niedersteigt, einige bis viele Male hintereinander (bisweilen 20mal). Bei dieser Versuchsaufstellung folgt auf das Öffnen meist rasch ein neuerliches Schließen. Der Abstand, den die Flüssigkeitssäule zurücklegt, ist von dem Diameter der Kapillare abhängig, er beträgt bei einer Röhre von 3 mm Diameter ungefähr 1—6 cm. Daß das Auspressen der Luft mit ziemlicher Kraft geschieht, erhellt aus der Tatsache, daß manchmal die Säule bereits hinaufgepreßt wird, während die Lunge noch gar nicht geschlossen war. Die Kraft des Auspressens kann so groß sein, daß die Flüssigkeit aus der Kapillare gepreßt wird; darauf folgt dann oft ein langandauerndes Offenhalten der Lunge. Es ist wahrscheinlich, daß wir es hier mit einer Reaktion auf Sauerstoffmangel zu tun haben, denn wäre das Auspressen der Luft Folge des eingeführten Fremdkörpers (Kapillare), dann würde das *Entfernen* der Flüssigkeitssäule *keinen Einfluß* ausüben und das Öffnen und Schließen der Lunge müßte sich kurz nacheinander vollziehen. Bemerkenswert ist, daß der Abstand, um welchen die Flüssigkeitssäule verschoben wird, mit zunehmender Dauer des Experimentes größer wird, bis schließlich die Flüssigkeit aus der Kapillare gepreßt wird oder — und damit kommen wir zu einer neuen Erscheinung — in das

Lungeninnere gesogen wird. Nur einige Male konnte ich auch beobachten, daß dieses *Einsaugen* der Flüssigkeitssäule gleich nach dem Schließen des Atemloches stattfand.

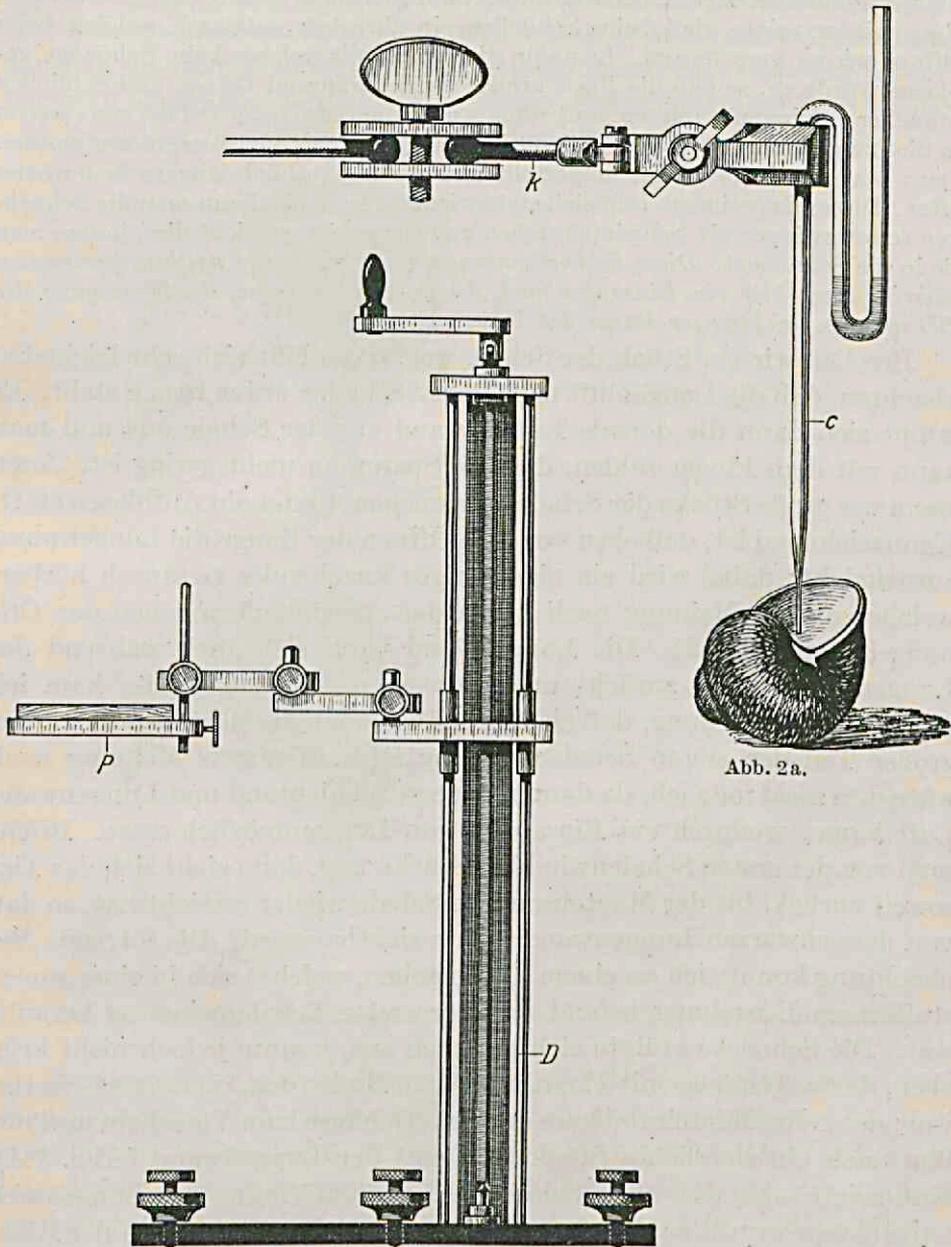


Abb. 2a.

Abb. 2b.

Abb. 2a u. b. Apparat für das Einbringen der Kapillare in der Lunge von *Helix pomatia*.

Um aber über diesen Vorgang die Gewißheit zu erlangen, daß es sich hier um eine normale Reaktion handelt, wurde von der folgenden Besonderheit bei einem der Tiere Gebrauch gemacht. Es handelte sich um eine Schnecke, bei welcher

etwas Schleim auf die Atemöffnung gelangte. Sobald nun die Öffnung sichtbar wurde, glitt der Schleim ins Lungeninnere, dann folgte sofort darauf eine Schließung der Öffnung, wobei der Schleim wieder aus der Lunge getrieben wurde und eine kleine Blase entstand. Später gelang es mir bei verschiedenen Tieren, ein dünnes Häutchen von Schleim auf der Atemöffnungsöffnung anzubringen, wobei sich stets wieder zeigte, daß beim Schließen ein Bläschen entstand, welches beim Öffnen wieder verschwand. Es nahm die Kraft, mit welcher beim Schließen geblasen wurde zu, so daß die Blase größer wurde, während Öffnen und Schließen schneller aufeinander folgten, außerdem wurde die Blase beim Öffnen stets weiter in die Lunge gesogen, bis sie schließlich beim Einsaugen oder Auspressen platzte. Dann war die Ruhe wieder hergestellt und die Lunge blieb längere Zeit wieder offen. Dieses Experiment läßt sich stets wiederholen, auch kann man die Schnecken selbst zwingen ein Schleimhäutchen zu formen und erreicht dies, indem man sie in die Sonne legt. *Diese Beobachtungen stimmen mit dem Kapillarexperimenten überein; auch hier ein Einsaugen und Auspressen und eine Beschleunigung der Bewegungen bei längerer Dauer der Untersuchung.*

Brechen wir ein Stück der Schale weg, dann läßt sich sehr leicht beobachten, daß die Lungenluft nach dem Schließen unter Druck steht. Es stülpt sich dann die dorsale Lungenwand aus der Schale aus und man kann mit dem Finger fühlen, daß die Spannung nicht gering ist. Auch wenn wir große Stücke der Schale wegbrechen, findet ein Aufblasen statt. Kennzeichnend ist, daß eben vor dem Öffnen der Lunge die Lungenwand zurücksinkt; dabei wird ein eigenartiges knackendes Geräusch hörbar, welches meiner Meinung nach durch das Auseinanderweichen der Öffnungslippen entsteht. Die Lungenwand kann sich auch während des Lungenverschlusses zurück- und vorwölben. Zufälligerweise kam ich später zur Entdeckung, daß sich die Lunge auch aufbläst, wenn ein sehr großer Teil der ersten Schalenwindung fehlt. IMBERTS Meinung nach wäre dies *nicht* möglich, da dann zwischen Schalenrand und Lungenwand Luft käme, wodurch ein Einsaugen von Luft unmöglich wäre. Bricht man von der ersten Schalenwindung Stücke weg, dann zieht sich das Tier soweit zurück, bis der Mantelrand die Schale wieder erreicht hat, so daß von der schwarzen Lungenwand nichts sichtbar wird. Die folgende Beobachtung konnte ich an einem Tier machen, welches sich in einer sauerstoffarmen Umgebung befand und der ersten Schalenwindung beraubt war. Die Schnecke stülpte sich plötzlich aus, konnte jedoch nicht kriechen, da das Gehäuse mit Plastilin an dem Brette des Apparates befestigt war; der gelbe Mantelrand kam aus dem Gehäuse zum Vorschein und mit ihm auch ein ziemliches Stück ($1\frac{1}{2}$ cm) der Lungenwand (Abb. 3 A). Nun zeigte sich, daß beim Schließen der Atemöffnung der Lungensack aufgeblasen wurde, so daß der gelbe Mantelrand nach vorn (in der Richtung nach dem Kopfe zu) geschoben wurde. Beim Schließen der Öffnung kollabierte die Lunge und man bekam den Eindruck, daß tatsächlich nicht viel Luft mehr in der Lunge zurückblieb. Der Mantelrand schlug nach rückwärts um (die Verschiebung des Mantelrandes betrug ungefähr 1 cm [Abb. 3 B]).

Danach versuchte ich, zur Erreichung besserer Einsichten in die Funktion der *Helix*-Lunge, die Schale durchsichtig zu machen. (Dies gelang auf einfache Weise mit einem in Salzsäure getränkten Wattebausch.)

Es zeigte sich nun deutlich, daß bei geöffneter Lunge zwischen Körper und Schalenspitze ein Raum entsteht, während der Körper diesen Raum gänzlich einnimmt, sobald die Lunge geschlossen ist. Überdies sei noch bemerkt, daß beim Schließen der Lunge Flüssigkeit oder Luft, welche sich zwischen Lungenwand und Schale befindet, weggepreßt wird.

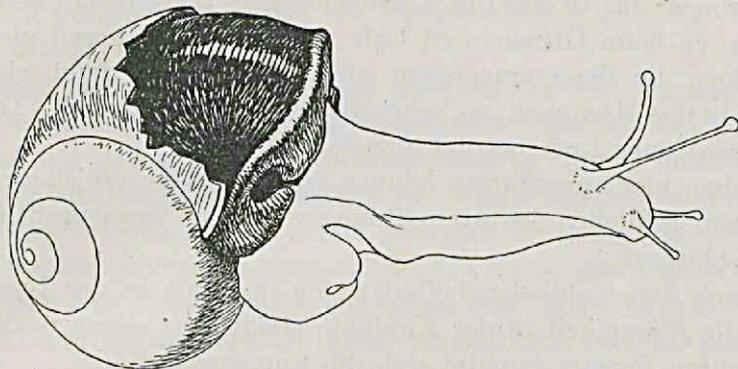


Abb. 3 a.

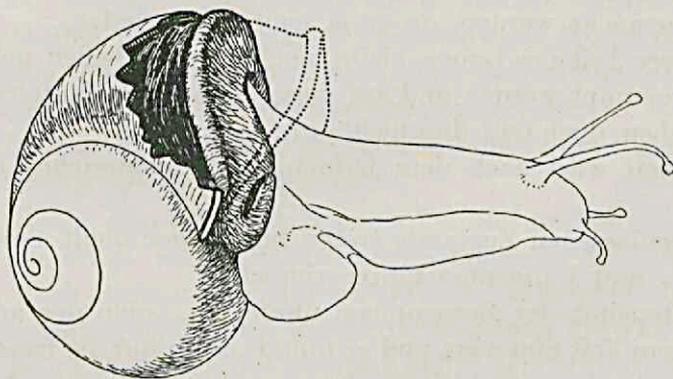


Abb. 3 b.

Abb. 3 a. Zustand der Lunge nach der Inspiration. b. Zustand nach der Expiration.

Nicht unwichtig ist die Beobachtung, daß der Schneckenkörper, wenn er sich aus dem Gehäuse ausstülpt und die Lunge geschlossen ist, nach vorn (das ist in der Richtung von der Schale ab) gleitet, beim Öffnen der Lunge sich aber wieder zurückzieht. Wahrscheinlich hat eine ähnliche Beobachtung SWAMMERDAM zu der Meinung veranlaßt, daß die Körperbewegung für die Atmung erforderlich sei. Während des Lungenverschlusses findet noch eine Luftmengung statt, doch zeigte sich auch öfters, daß auch während des Öffnens der Lunge eine Bewegung der Luft bemerkbar ist. Gut sichtbar wird dieser Vorgang, wenn man über die Atemöffnung eine sehr dünne Schleimmembrane bringt. Dieses Häut-

chen bewegt sich dann stets auf und nieder, ja selbst der Herzschlag führt zu kleinen Luftbewegungen, welche sich an dieser Membrane bemerkbar machen. Sobald man in der Schleimschicht eine Öffnung anbringt, verhält sich das Tier wieder völlig normal und die Atmungsöffnung bleibt einige Zeit offen. Bedeckt man aber wieder diese künstliche Öffnung, indem man Schleim auf sie bringt, dann reagiert das Tier in der bekannten Weise darauf; die Membrane wird ruckweise aufgeblasen, um danach wieder eingesogen zu werden, kurz darauf schließt sich die Lunge, bis endlich wieder das Öffnen des Atemloches einsetzt. Sowohl beim Schließen als auch beim Öffnen wird Luft weggepreßt, während gleich nach dem Öffnen die Blase eingesogen wird. Sticht man dann wieder eine Öffnung in das Häutchen, so kehrt die Ruhe wieder zurück. Die Menge an ausgestoßener Luft beträgt ungefähr $\frac{1}{4}$ ccm.

Aus dem hier angeführten können wir folgendes schließen:

1. Beim Schließen der Atemöffnung wird Luft weggepreßt (Schleimblasen geblasen).

2. Nach dem Schließen befindet sich die Luft in der Lunge unter Druck (die Flüssigkeit in der Kapillare steigt; aus einem in der Schale angebrachten Fenster buchtet sich die Lungenwand aus).

3. Der Mantelrand kann für das Entstehen des Druckes nicht verantwortlich gemacht werden, da er ja nach vorn gleitet.

4. Der obere Teil der Lunge bleibt nach dem Schließen gefüllt; (er könnte leer gepumpt werden und auf diese Weise den Mantelrand nach vorn verschieben, doch tritt dies nicht ein).

5. Manchmal wird nach dem Öffnen des Lungensackes Luft eingesogen.

6. Im geschlossenen Zustande treten im Lungeninhalt Bewegungen auf (Kapillar- und Lungenfensterexperiment).

7. Die Intensität der Bewegungen nimmt zu, wenn der ungünstige Zustand längere Zeit andauert und er nimmt ab, wenn die freie Atmung wieder stattfinden kann (Schleimhäutchen und Kapillarversuch).

Alle hier beschriebenen Erscheinungen können durch den von IMBERT beschriebenen Atmungsmechanismus erklärt werden. Die Atmung würde also auf die folgende Weise zustande kommen:

1. Die Muskelplatte (siehe Abb. 1) befindet sich im Ruhezustande, die Atmungsöffnung ist geöffnet.

2. Die Muskelplatte (welche in der Ruhe gebogen ist) streckt sich (vielleicht durch Kontraktion der Längsmuskeln?). Dadurch vergrößert sich der Lungeninhalt und Luft strömt ein (Inspiration). Durch das Sinken der Muskelplatte werden die Eingeweide beiseite geschoben.

3. Die Muskelplatte nimmt den Ruhezustand wieder ein (durch Erschlaffen der Längsmuskeln); die Atmungsöffnung wird geschlossen, während ein Teil der komprimierten Luft entweicht. Eingeweide und

wahrscheinlich auch die Ringmuskeln der Lungenwand bewirken das Zusammenpressen der Luft, der Mantelrand verschiebt sich nach vorn.

4. Die Atmungsöffnung öffnet sich wieder und die komprimierte Luft entweicht (Expiration); hierauf folgt die Inspiration neuerdings.

Anmerkung: Eine Luftverschiebung kann auch während des Offenstehens der Lunge stattfinden.

Wir müssen also feststellen, daß *Helix pomatia* zu den Tieren mit einer *Ventilationsatmung* gehört. Der Gaswechsel zwischen Atmungsorgan und Milieu wird durch Veränderung des Lungeninhaltes gefördert, es finden Atmungsbewegungen statt.

Es lassen sich alle Erscheinungen während der Atmung mit dem von IMBERT beschriebenen Atmungsmechanismus erklären, nur glaube ich nicht, daß die Bewegungen der Muskelplatte so einfach zustande kommen. Diese Muskelplatte ist nicht an der Schale befestigt und darum ist mir unerklärlich, wie eine in Ruhe gebogene Muskelplatte durch Kontraktion der Längsmuskeln gestreckt werden kann. *Das Zustandekommen der Inspiration ist also noch nicht ganz aufgeklärt.* Nach IMBERTS Meinung soll das Komprimieren der Luft durch das Zurückkehren des Eingeweidesackes und der Muskelplatte in den ursprünglichen Stand erfolgen, doch sollen auch meiner Meinung nach die Kontraktionen der Ringmuskeln dabei mithelfen müssen. IMBERT vergleicht die Muskelplatte mit dem Diaphragma, doch kann ein solches ohne Befestigung an dem Skelett wenig Bedeutung für eine In- und Expiration haben. Meiner Meinung nach ist für das Größerwerden des Lungeninhaltes bei *Helix pomatia* noch keine befriedigende Erklärung gegeben.

Es bestehen also bei *Helix pomatia* Ventilationsbewegungen und nun entsteht die Frage, *welche Rolle die Diffusion neben der Ventilation spielt*, ob auch noch diffusionsregelnde Faktoren vorhanden sind, da ja die Diffusionsatmung schließlich durch die Regelung der Diffusion gekennzeichnet ist. Es soll nun das zweite Kapitel den Einfluß des Milieus auf die Größe der Atmungsöffnung besprechen, also die Frage beantworten, ob Beweise für eine Diffusionsatmung bei *Helix pomatia* vorhanden sind.

Kapitel II.

Über den Einfluß des Milieus auf die Größe der Atmungsöffnung und der Atmungsbewegungen.

Einleitung.

Da die Lunge bei *Helix* manchmal Stunden hindurch offen steht, muß neben der Ventilation, welche aktiv den Gaswechsel zwischen Milieu und Lunge regelt, die Diffusion eine Rolle spielen. Es erhebt sich die Frage: Besteht vielleicht auch bei *Helix pomatia* eine Diffusionsregelung dadurch, daß die Atmungsöffnung größer oder kleiner wird, je nachdem

sich der Sauerstoff- oder Kohlensäureprozentsatz der Umwelt verändert? Wir müssen erst untersuchen, ob nicht vielleicht *andere Faktoren* einen Einfluß auf die Größe der Atmungsöffnung ausüben. Hierfür kommt in erster Linie der Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung in Frage. Bevor wir also die eventuelle Diffusionsregelung suchen, wollen wir der Frage nachgehen, ob eine Veränderung des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft die Größe der Atmungsöffnung beeinflusst; dadurch schalten wir die Gefahr aus, daß wir eine Diffusionsregelung beschreiben, welche in Wirklichkeit nur eine Regelung ist, welche das Austrocknen der Lunge zu verhindern hat. Wir haben bereits bemerkt, daß STEKHOVEN für *Helix pomatia* und *Limax agrestis* eine Diffusionsatmung annahm, wobei er jedoch den Feuchtigkeitsgehalt der Untersuchungsumgebung *nicht* berücksichtigte. HAZELHOFF hingegen schreibt (S. 124): „Daß die Lungenöffnung einer in der Schale zurückgezogenen *Helix* bei einem relativen Feuchtigkeitsgehalt von 100% fortwährend weit geöffnet ist. Wir müssen in diesem Falle also annehmen, daß das fortwährende Wiederschließen in gewöhnlicher *nicht* mit Wasserdampf gesättigter Luft wirklich durch die Trockenheit der Luft verursacht wird. Den Reiz, der das Wiederöffnen verursacht, habe ich (HAZELHOFF) nicht näher untersucht.“

Auch HAZELHOFF hält das Schließen der Atmungsöffnung und die Atmungsbewegungen für nicht miteinander verbunden. Während also STEKHOVEN in dem verschiedenen weiten Offenstehen der Atmungsöffnung eine Diffusionsregelung sieht, meint HAZELHOFF darin eine Reaktion auf das Eintrocknen der Lunge zu erblicken. Bei den Insekten konnte HAZELHOFF keine Reaktion auf Feuchtigkeitsunterschiede der Umgebung feststellen und schreibt dies dem Umstande zu, daß diese Tiere (Periplaneta) stets in trockener Umwelt leben. In der letzten Zeit wurde mehrere Male auf die Bedeutung des Feuchtigkeitsgrades der Umgebung für das Leben der Tiere gewiesen, siehe u. a. VICTOR SHELFORD (1929). Mit Ausnahme der HAZELHOFFSchen Feststellungen über den Einfluß des Feuchtigkeitsgrades auf die Lungenöffnung fehlen hierüber weitere Angaben. STEKHOVEN stellte bei *Arion empiricorum* eine Reaktion auf die Trockenheit fest: die Zahl der Atmungsbewegungen nimmt zu, sobald die Tiere in trockene Luft gebracht wurden. Er hatte die Resultate nicht veröffentlicht, doch mir diese bekannt gegeben und mir erlaubt sie zu publizieren.

Im großen und ganzen ist über das Verhalten der Atmungsorgane bei *Helix* in Bezug auf den Feuchtigkeitsgehalt der Luft nur wenig bekannt. Bevor ich also über das Vorkommen einer Diffusionsregelung Untersuchungen anstellte, untersuchte ich die Reaktion auf den Feuchtigkeitsgrad.

§ 1. Über den Einfluß der Veränderungen des Feuchtigkeitsgrades auf die Größe der Atmungsöffnung.

Um diesen Einfluß zu untersuchen, wurden die Tiere aus ihrem Milieu (dessen Feuchtigkeitsgrad bekannt war) in ein anderes gebracht von bekanntem Feuchtigkeitsgehalte, wobei natürlich ein bestimmter Unter-

schied zwischen beiden Medien gewählt wurde. Der Feuchtigkeitsgrad wurde mit einem Haarhygrometer (Abb. 4H) bestimmt und dieser stets mit Hilfe eines Psychrometers geeicht (das Vorhandensein einer Stellschraube auf dem Haarhygrometer machte das Eichen sehr leicht). Das Eichen ist unbedingt erforderlich, da die Hygrometer nach einigem Gebrauch nicht mehr vollkommen zuverlässig sind.

1. *Experiment.* Es wurden von Schnecken, welche in einem Milieu mit 70% Feuchtigkeitsgehalt lebten, einige in einen Exsikkator gebracht, gleichzeitig einige andere in ein Gefäß, welches mit Wasserdampf gesättigter Luft gefüllt war. Es zeigte sich die merkwürdige Erscheinung, daß beide Gruppen in derselben Weise auf diesen Eingriff reagierten: *die Atmungsöffnung wurde sehr groß*. Nun zeigte sich aber, daß diese Öffnung bei den „Feuchtigkeitstieren“ rascher die normale Größe erreichte als bei den „Trockenheitstieren“. Es zeigte sich also anfänglich nicht viel von einem Schutz gegen Austrocknen, um so mehr nicht, als die „Exsikkator-tiere“ oft noch nach Tagen ihre erweiterte Atmungsöffnung zeigten, *wohl aber ließ sich ein Reagieren auf Unterschiede im Feuchtigkeitsgehalte nachweisen*.

2. *Experiment.* Es wurde die gleiche Versuchsanordnung beibehalten, nur wurden in die Gefäße Schälchen mit Natrolauge gebracht. Nun zeigte sich, daß in beiden Gefäßen (Exsikkator und Gefäß mit Wasserdampf gesättigter Luft) die Atmungsöffnung der Schnecken rasch die normale Größe erreichte. Diese Beobachtung erlaubt die Frage, ob das langdauernde Aufsperrn der Atmungsöffnung nicht vielleicht auf einen Reiz, z. B. Kohlensäureanhäufung, zurückzuführen ist.

Anmerkung. Sowohl im Exsikkator als auch in dem, mit von Wasserdampf gesättigter Luft gefüllten Gefäße hatte keine Luftbewegung stattgefunden (die entstandene Kohlensäure wurde also nicht entfernt). Hervorzuheben ist, „daß Luftbewegungen das Schließen der Atmungsöffnung bewirken können“.

Faßt man eine Schnecke an, dann wird die Lunge direkt geschlossen, dies unterbleibt, wenn man die Schalenöffnung mit einem Glimmerplättchen bedeckt.

3. *Experiment.* Die Versuchstiere, die aus einem Milieu kamen, welches nicht mit Wasserdampf gesättigt war, wurden in einen Raum gebracht, welcher mit Wasserdampf gesättigt war und dessen Luft in ständige Bewegung versetzt wurde, ohne aber die Luft zu erneuern oder den Feuchtigkeitsgehalt zu verändern. Es ließ sich dies einfach dadurch erreichen, daß man zwischen Ein- und Ausfuhröhre des Behälters einen Gummiball (mit Ventil versehen) einschaltete. Beim Drücken auf den Gummiball wird Luft angesogen und wieder weggepreßt. Geschieht dies ständig, dann bleibt die Luft in Zirkulation und die Atmungsöffnung der Schneckenlunge schließt sich alsbald beinahe völlig. Siehe Tabelle W₄, siehe weiter die Tabellen W₁, W₂, W₃, V₁ und V₂.

Zusammenfassung zu § 1.

Ich glaube annehmen zu müssen, daß das *Schließen* der Atmungsöffnung *nicht dem Schutze vor Austrocknen* gilt, sondern daß es sich um eine Bewegung handelt, welche zur Mischung der eingeatmeten Luft mit der sich in der Lunge befindlichen dient. Wir können uns vorstellen, daß die Größenveränderung der Atmungsöffnung sowohl eine Folge der Kohlensäureanhäufung als auch der Veränderung des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft ist. Bekanntlich gibt *Helix pomatia* in einer sehr „trockenen“ Umgebung das Kriechen bald auf, während sie gerade in einer „feuchten“ Umwelt bald in Bewegung kommt. Ich glaube dann auch, daß wir in dem Nichtkriechen in trockener Umwelt einen Schutz gegen das Austrocknen des Lungengewebes erblicken müssen, da die Zahl der Ventilationsbewegungen bei einem kriechenden Tier viel größer ist als bei einem ruhenden (siehe Schlußbetrachtungen). Wir fanden also eine Reaktion auf Unterschiede des Feuchtigkeitsgrades, welche im Aufsperrern der Atmungsöffnung bestand, aber es handelt sich nicht um eine spezifische Reaktion, weil sehr trockene und sehr feuchte Umgebung dieselbe Reaktion hervorrufen. Diese Reaktion kann lange andauern, doch erreicht in den meisten Fällen die Atmungsöffnung nach einiger Zeit ihre normale Größe und vor allem in einem Raume, innerhalb welchem die Luft in ständiger Bewegung ist.

Erläuterung einiger Tabellen, welche sich auf die Reaktion und Veränderung des Feuchtigkeitsgehaltes beziehen.

Tabelle W₁. Temperatur = 14° C. Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung in Prozenten ausgedrückt = ± 90%. (Es regnet und die Tür des Raumes steht offen.) Versuchstier Nr. 4 wurde in einen Behälter gebracht, auf dessen Boden sich NaOH befand, das Tier reagierte ganz normal, Atmungsöffnung *nicht* weit offen.

Tabelle W₂. Temperatur = 9° C; Feuchtigkeit der Umgebung beträgt 90%. Versuchstier G wurde in einen Raum gebracht, welcher mit mit Wasserdampf gesättigter Luft gefüllt war; das Tier reagierte mit *Weitaufsperrern der Atmungsöffnung*; diese kehrt jedoch *nach ± 30 Minuten* wieder in den *normalen* Stand zurück. Dahingegen *verbleibt* die Atmungsöffnung des Versuchstieres H im Exsikkator *ständig offen* (beinahe 2 Stunden).

Tabelle W₃. Temperatur = 18°; Feuchtigkeit = 100%. Nr. 8 wurde in einen mit mit Wasserdampf gesättigter Luft gefüllten Raum gebracht. Nr. 3 wurde in einen Exsikkator gebracht, in welchem sich eine Schale mit 50%iger KOH-Lösung befand. Diese Lösung wurde so konzentriert gemacht, um das Trocknen des Milieus bis auf einen bestimmten Grad zu erreichen; auch dieses Tier benahm sich ziemlich normal.

Nr. 1 wurde in einen Raum gebracht, worin sich eine Schale mit 10% KOH und nasse Watte befand. Diese Schnecke verhielt sich wie die normalen Kontrolltiere, die Atmungsöffnung blieb spaltförmig geöffnet und verblieb in diesem Zustande.

Tabelle V₁. Temperatur = 19,5°; Feuchtigkeit = 55%. Versuchstier B befand sich erst in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume (die Atmungsöffnung steht dann nur wenig offen), kam dann in einen Exsikkator, dessen Luft 50% Wasserdampf enthielt, es zeigte sich, daß auch hier die Atmungsöffnung *nur*

wenig geöffnet ist. Versuchstier A reagierte, nachdem es erst im Exsikkator war und hierauf in einen mit Wasserdampf gesättigten Raum gebracht wurde, *ebenso wenig* auf diese Veränderung; die Lunge wurde geraume Zeit offen gehalten.

Tabelle V₂. Temperatur = 19° C; Feuchtigkeit = 75%. Schnecken A und B im Exsikkator, Feuchtigkeit = 40%; A reagiert nach 22 Minuten, Atmungsöffnung *weit offen*; B reagiert beinahe nicht. Schnecke C wurde in den Luftzug gesetzt, die Atmungsöffnung stand oft offen, jedoch nicht weit. Schnecke D wurde in einen Raum gesetzt, dessen Luft mit Wasserdampf gesättigt war; das Tier reagierte *nach einiger Zeit*, doch wurde hernach die Atmungsöffnung beinahe ganz geschlossen.

Anmerkung: Nicht alle Tiere reagierten also auf Feuchtigkeitsunterschiede (Tabelle V). Die Veränderung von Feucht in Trocken hat dasselbe Resultat zur Folge, wie der umgekehrte Vorgang (W₂); das Vorhandensein von NaOH wirkt der Reaktion entgegen; diese ist dann von kurzer Dauer; Luftzirkulation verursacht ein teilweises Schließen der Atmungsöffnung.

Tabelle V₁.

Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung		
T = 19° V = 55%	Anfang	Tier A	T = 19° V = 100%		Exsikkator B		
	9 ^h 50'	z		9 ^h 50'	z		
	10 ^h 15'	o		10 ^h 15'	o		
	35'	o		35'	o		
	55'	o		55'	o		
	11 ^h 27'	o		11 ^h 27'	o		
	12 ^h 40'	o		12 ^h 40'	o		
	V = 100%	43'		z	V = 50%	4 ^h 43'	z
		48'		z		48'	z
		2 ^h		z		2 ^h 5'	o
		5'		o		20'	o
		20'		o		26'	o
		26'		z			nicht weit

Tabelle V₂.

Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung		Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	
T = 17° V = 40%	12 ^h	Tier A	Tier B	T = 17° V = 75%	12 ^h	Tier C	T = 17° V = 100%	12 ^h	Tier D	
		z	z			z			z	
		17'	z			o			17'	o
		22'	o			z			22'	o
		27'	o			o			27'	o
		29'	o			z			29'	o
		33'							33'	z
38'	o	z	38'	z	38'	o				

Tabelle V₂ (Fortsetzung).

Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung		Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung
T = 17° V = 40%		Tier A	Tier B	V = 75%		Tier C	V = 100%		Tier D
	12h 56'	o	o		12h 56'	o		12h 56'	z
	1h	o	o		1h	o		1h 5'	o
	5'	o	o		5'	o		27'	o
	27'	o	o		27'	o		2h	z
	2h	z	z		2h	z		5'	o
	5'	o	o		5'	o		25'	o
	25'	o	o		25'	o		53'	o
	53'	o	z		53'	o		3h	z
	3h				3h 48'			48'	z
	48'	o	o			o			

Tabelle W₁.

Feuchtigkeitsgrad u. Temperatur	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung
T = 14° V ± 90%	11h	Tier Nr. 4 in Behälter mit NaOH	V ± 90%	10h	Tier A in Kammer mit KOH
	11h 5'	z		10'	
	12'	o		20'	o
	12'30''	z		50'	o
	17'	o			
		z		1h	W
	11h48'	o		1h45'	o
	3h	W			nicht weit
	15'	o			
		nicht weit			

Tabelle W₂.

Feuchtigkeitsgrad und Temperatur	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	Feuchtigkeitsgrad und Temperatur	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung
T = 9° V = 90%	12h	Tier G	T = 9°		Tier H im Exsikkator
		z			
		A	V = 90%		
V = 100%	13'	o	V = 25%	12h	A
	40'	o		13'	o
		weit		40'	o
	1h17'	z		17'	o
	45'	o			weit
	50'	z		55'	o
	53'	o			
	55'	z			
V = 90%	2h2'	o			
	30'	z			

Tabelle W₃, T = ± 18, V = ± 100.

Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung
± 100%	9 ^h 33'	o	± 100%	11 ^h 6'	o	50%	9 ^h 41'	z	9 ^h 41'	Kontrolle
	41'	w		11 ^h 6'	w		9 ^h 41'	o		
	10 ^h	o					10 ^h	o	10 ^h	z
		o		12 ^h 38'	z		15'	z	3'	o
	20'	w			o		16'	o		w
		o					20'	z		o
	11 ^h 42'	z		1 ^h 45'	o		11 ^h 42'	o	11 ^h 42'	w

Tabelle W₄.

Feuchtigkeitsgrad	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	
		Tier X	Tier Y
T = 17%			
V = 92%	1 ^h 23'		
	26'	o	o
V ± 100%	30'	o	o
	35'	z	z
	37'	o	o
		w	w
	2 ^h 2'	o	o
	20'	o	o
	30'	o	o
		wenig weit	

Über die Diffusionsregelung.

Einleitung. HAZELHOFF (1926) beschrieb das Vorkommen einer Diffusionsregelung bei Tracheaten. Bei diesen Tieren werden die Stigmata, welche in der Regel geschlossen sind, bei erhöhtem CO₂-Druck geöffnet, wodurch die Diffusion beschleunigt wird. Der Sauerstoff hat wenig Einfluß auf diese Bewegung. Bei einer CO₂-Spannung von 5—10% treten bei *Periplaneta* Pumpbewegungen auf und damit wird also neben der Diffusionsatmung auch eine Ventilationsatmung eingeschaltet. Die Regelung der Diffusion vollzieht sich peripher, die der Ventilation zentral. Bei den Schnecken *Limax agrestis* und *Helix pomatia* soll nach STEKHOVEN eine Diffusionsregelung stattfinden; es ist nun angebracht, hier eingehender auf die Publikation STEKHOVENS einzugehen.

SPALLANZANI war einer der ersten, welche das Verhalten der Schnecken in verändertem Milieu untersuchten. Er brachte die Tiere in O₂-freie Umwelt, z. B. H₂ oder in Kohlensäure und bestimmte die Zeit, welche bis zum Tode der Tiere verstrich. Außerdem bestimmte er den Sauerstoffverbrauch in sauerstoffreicher Umwelt und untersuchte diesen Verbrauch bei verschiedenen Temperaturen.

STEKHOVEN experimentierte mit *Limax agrestis* und brachte die Tiere unter mehr in ein Wasserstoffmilieu.

Es zeigte sich, daß die Frequenz der Atmungsbewegungen enorm anstieg, daß mit der längeren Dauer der Untersuchung die Atmungsöffnung länger geschlossen blieb und die Dauer des Geschlosseneins größer als in normaler Umwelt war. Dauert das Experiment noch länger, dann nimmt die Zahl der Bewegungen ständig ab, sie wird kleiner als die normale Zahl und schließlich bleibt die Öffnung ständig offen.

STEKHOVEN meint, daß das Öffnen eine Reaktion auf Atemnot (Dispnoe) ist, während das Schließen der Atmungsöffnung auf einer Reaktion der Rezeptoren auf das abnormale Milieu beruht. Brachte er die Schnecken in Stickstoff, dann erreichte er das gleiche Resultat. In einem Stickstoff-Luftgemenge (10%iges

O₂?, STEKHOVEN gab keine O₂-Prozente an) beobachtete er ebenfalls eine Veränderung der Atmungsbewegungen, und zwar wurde die Atmungsöffnung erst größer, dann folgt aber Schließen der Lunge, um die vorhandene Luft zu schonen. Die Lunge bleibt in diesem Falle kürzere Zeit geschlossen als in den vorhergehenden Experimenten. Wir können sagen, daß Sauerstoffmangel als Reiz wirkt. Hierauf wurden die Schnecken in sauerstoffreiches Milieu gebracht und es zeigte sich, daß diese Tiere keinen Unterschied verglichen mit in normaler Umwelt lebenden Schnecken zeigten, d. h. die Zahl der Atmungsbewegungen bleibt die gleiche. Nach einer Dauer von 1¹/₂ Stunden nimmt die Zahl der Bewegungen ab und schließlich bleibt die Öffnung ständig aufgesperrt.

Eine ähnliche Reaktion können wir bei Tieren wahrnehmen, welche in normalem Milieu aber bei einer Temperatur von 31° C leben. Auch in diesem Falle sehen wir in der ersten halben Stunde keinen Unterschied mit normalen Tieren (also bei Zimmertemperatur), dann bleibt jedoch die Atmungsöffnung dauernd aufgesperrt. STEKHOVEN untersuchte ferner das Verhältnis zwischen Haut- und Lungenatmung und den Sauerstoffverbrauch von Tieren, welche sich im Winterschlaf befinden; wie können diese Resultate vorläufig hier unbesprochen lassen.

Den Untersuchungen STEKHOVENS können wir also das Folgende entnehmen:

1. Daß die Schnecken in einer N₂-Umgebung nach einiger Zeit die Atmungsöffnung aufsperrten;
2. daß sie in sauerstoffarmer ($\pm 10\%$ O₂) Umwelt die Atmungsöffnung vergrößern;
3. daß sie in sauerstoffreicher Umwelt nach 1¹/₂ Stunden die Atmungsöffnung dauernd offenhalten;
4. daß die Schnecken in normaler Luft aber bei einer Temperatur von 31° C nach einer halben Stunde die Atmungsöffnung dauernd offenhalten.

Aus diesen Resultaten meint STEKHOVEN den Schluß ziehen zu können, daß wir bei *Limax* eine Diffusionsregelung annehmen müssen. Leider untersuchte STEKHOVEN nicht die Auswirkung von Kohlensäure, und gerade die Resultate der in Sauerstoffmilieu gehaltenen Schnecken sprechen sicherlich nicht für eine Diffusionsregelung (der regelnde Faktor ist Sauerstoffmangel).

Das Verhalten von *Limax agrestis* gegenüber Veränderungen im Sauerstoffgehalt der Umwelt ist hiermit untersucht, jedoch fehlen genaue Angaben über das Verhalten der Atmungsöffnung bei *Helix pomatia* bei gleichen Milieuveränderungen, darum versuchte ich die folgenden Fragen zu beantworten:

1. Wie verhält sich *Helix* gegenüber einem N₂-Milieu?
2. Wie verhält sich *Helix* gegenüber einem O₂-Milieu?
3. Wie verhält sich *Helix* gegenüber einer relativ sauerstoffarmen Umwelt?
4. Wie verhält sich *Helix* gegenüber einer CO₂-reichen, aber sauerstoffarmen Umwelt?
5. Wie verhält sich *Helix* gegenüber einem sowohl kohlenensäure- als auch sauerstoffreichem Milieu?

Versuchsordnung: Die Versuchstiere wurden in den Behälter *I* (siehe Abb. 4A) gebracht (Inhalt 270 cm), durch welchen die Gase geleitet wurden, welche das Milieu der Versuchstiere bildeten. Die für die Untersuchung nötigen Gase befanden sich in den Flaschen F_1 (O_2) und F_2 (N_2) und wurden aus den im Handel befindlichen Gasbehältern bezogen, während CO_2 aus Marmor und Salzsäure entwickelt wurde. Die Flasche F_3 war mit Wasser gefüllt und war derart aufgestellt, daß das ausströmende Wasser, sobald die Hähne geöffnet waren, die Gase aus den Flaschen trieb. Die N_2 enthaltende Flasche war mit einer Inhaltseinteilung versehen, so daß die N_2O_2 - und N_2 -Luftmischungen in ihr bereitet werden konnten; zur Bereitung von N_2 (CO_2 , Luft) CO_2 und Sauerstoff/Kohlensäuregemischen diente die Mensur *M*, welche mit den N_2 - und O_2 -Flaschen einerseits und mit der Außenluft andererseits in Verbindung gebracht werden konnte. Die gewünschten Gemische wurden durch das Gefäß, in welchem sich die Versuchstiere befanden, geleitet und hernach in eine Kammer (*H*) abgeleitet, welche den Hygrometer aufnahm. Es wurden von Zeit zu Zeit Gasproben entnommen und analysiert, mit dem KROGH'Schen Mikroanalysator *Ma* (Behandlung dieses Analysators siehe in ABDERHALDENS Handbuch IV b, Teil 10, H. I). (Abb. 4A). Mit Hilfe der Schraube 3 wurde die, in der Erweiterung befindliche Gasblase in die kalibrierte Kapillare *k* gezogen; mittels eines im Wassermantel angebrachten Spiegels kann man die Länge der Blase genau ablesen; dann wird die Flüssigkeit, über welcher man das betreffende Gas auffing, entweder durch Kalilauge (für CO_2) oder Pyrogallol (für O_2) ersetzt und die Blase schließlich wieder in die betreffende Absorptionsflüssigkeit zurückgepreßt. Nach einiger Zeit saugt man die Gasblase wieder zurück, mißt neuerdings ihre Länge und bestimmt aus dem Unterschied den O_2 - oder CO_2 -Gehalt. Für die Bestimmung des Sauerstoffgehaltes ist es ratsam, angesäuertes Wasser sowohl im Apparat als auch in den Auffanggefäßen zu gebrauchen. Die Behälter, in welchen sich die Schnecken befanden, waren aus Messing verfertigt und konnten von oben mit einer Glasplatte hermetisch abgeschlossen werden. In ihnen befand sich ein Thermometer. Wollte ich den Lungeninhalt verändern, dann wurden durchbohrte Glasplatten benutzt, auf deren Öffnungen Gummiblöcke gelegt und durch diese die Glasröhren geschoben, welche das Gas zuleiten. Auf diese Weise konnte, ohne den Verschluß des Behälters undicht zu machen, der Lungeninhalt gewechselt werden, unabhängig vom Milieu.

§ 2. Einfluß der Änderung der Sauerstoffspannung auf die Atmung von *Helix pomatia*.

a) *Über den Einfluß des N_2 -Milieus auf die Atmung.* Die Versuchstiere wurden in den Behälter gebracht und Stickstoff eingeführt (der Stickstoff enthielt ungefähr 2% O_2). Die Schnecken reagierten auf dieses Milieu mit einer Erhöhung der Schließfrequenz der Atmungsöffnung. Öffnen und Schließen vollzog sich rasch hintereinander. Wir wollen für ein Schließen unmittelbar innerhalb einer Sekunde nach dem Öffnen den Ausdruck „*keuchen*“ gebrauchen und darunter also ein rasch hintereinander erfolgendes Schließen und Öffnen der Atmungsöffnung verstehen, welche Reaktionen wir in unseren Tabellen mit dem Zeichen \times angeben. Wir sehen also, daß die Tiere auf das Stickstoffmilieu mit Keuchen reagieren (siehe Tabelle S), und zwar kann dieser Zustand Stunden hindurch andauern und hin und wieder unterbrochen werden durch minutenlanges Offenhalten der Atmungsöffnung, worauf wieder das Keuchen von

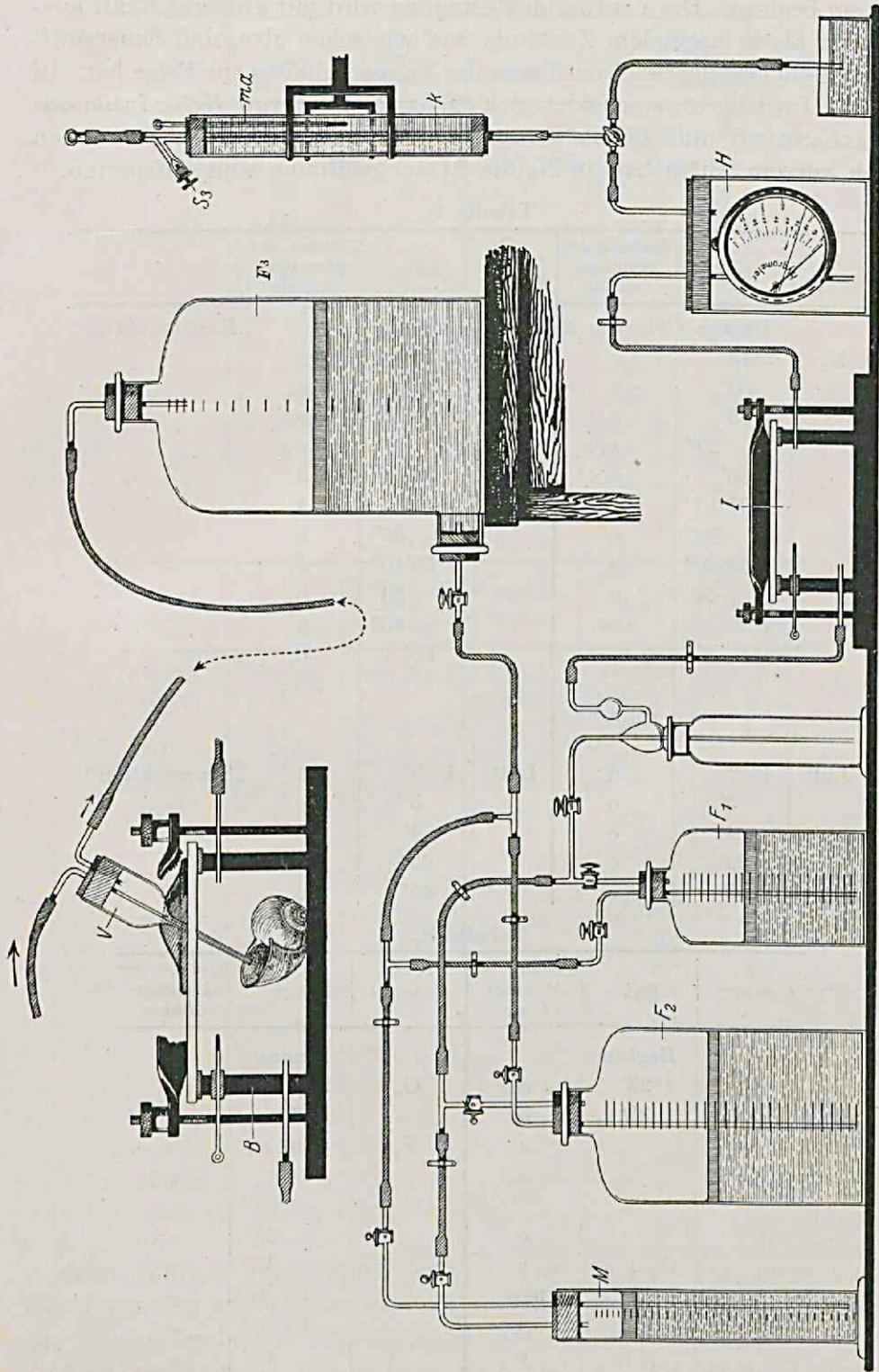


Abb 4 A. Versuchsaufstellung für das Durchleiten von Gasgemengen durch den Behälter G; siehe für Erklärung S. 20.

neuem beginnt. Die Ventilationsbewegung wird mit größerer Kraft ausgeführt als in normalem Zustande und wir sehen also, daß Sauerstoffmangel ein gesteigertes Ventilieren des Lungeninhaltes zur Folge hat. In dieser Hinsicht unterscheidet sich *Helix pomatia* von *Helix lusitanica* (SPALLANZANI) und *Limax agrestis* (STEKHOVEN), da diese Schnecken nach kurzem Aufenthalt in N_2 die Atmungsöffnung weit aufsperrn.

Tabelle S₂.

Ge- menge	Zeit	Zustand der Atmungs- öffnung	Ge- menge	Zeit	Zustand der Atmungs- öffnung
N_2	Beginn	Tier Nr. 2	N_2	Anfang	„Keuchreaktion“
	2h45'	z		2h45'	z
	50'	z		50'	z
	55'	o		55'	o ×
	20''	z ×			z ×
	56'	o ×		56'30''	o
	57'10''	z		57'	z
	30''	o		50''	o
	58'30''	z		58'10''	z
	55''	o		20''	o
	usw.			50''	z
				59'	o
		×		usw.	
Luft	4h 2'	A	Luft	4h 2'	A „Sperreaktion“
	3'	o		3'	o
	4'	o		4'	o
	25'	o		25'	o
	45'	o		45'	o

Tabelle S₃.

Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungs- öffnung	Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungs- öffnung
N_2	Beginn		O_2	Beginn	
	1h23'	o		2h	o
	33'	o		30'	o
		z		N_2 36'	z
		o ×		50'	z
		z ×		15''	o
		o		25''	z ×
		z		35''	o ×
		usw.		53'20''	z
				54'30''	o
65% O_2	44'	×	40''	z	
	45'	o	50''	o	
	49'	A			

Tabelle S₄.

Ge- menge	Zeit	Zustand der Atem- öffnung	Ge- menge	Zeit	Zustand der Atem- öffnung
	Beginn	Tier Nr. 4		Beginn	Tier Nr. 5
O ₂	10 ^h	o	O ₂	10 ^h	o
	45'	o		45'	o
N ₂	48'	o	N ₂	48'	o
	11 ^h 4'	z			
	10''	o			
	20''	z×		11 ^h 7'15''	z
	45''	o×		30''	o×
	55''	z		45''	z×
	5' 5''	o		8'	o
		usw.		15''	z
				35''	o

Tabelle S₅.

Ge- menge	Zeit	Zustand der Atem- öffnung	Ge- menge	Zeit	Zustand der Atem- öffnung
8% CO ₂	Beginn	Tier Nr. 6	8% CO ₂	Beginn	Tier Nr. 7
68% O ₂	11 ^h 45'		68% O ₂	11 ^h 45'	o
	51'	o		51'	o
	57'	o		57'	o
	12 ^h 7'	o		12 ^h 7'	o
N ₂	23'		N ₂	23'	
	27'	z		41'	
	40'30''	z			
	41'	o		42'25''	z
	10''	z×		35''	o
	30''	o×		40''	z×
	50''	z		4'35''	o
	42'	o		10''	z
	10''	z			
		A	8% CO ₂	12 ^h	A
	48'	o	O ₂	48'	o
8% CO ₂	1 ^h 5'	o		1 ^h 5'	o
65% O ₂	20'	o	Luft	20'	o
Luft	25'	o		25'	o

Nun ist diese vorerwähnte Veränderung der Luftzusammensetzung allerdings eine sehr starke; deshalb versuchte ich den Sauerstoffmangel (in verschieden hohem Prozentgehalt) und den davon ausgehenden Einfluß auf die Atmung von *Helix* vergleichend zu untersuchen. Folgende

Prozente wurden angewandt: 18% O₂, 17%, 13,8%, 14%, 12,5%, 10%, 9%, 8%, 6% und 2% O₂. Die sich darauf beziehenden Tabellen wollen wir kurz hier besprechen. Die Gasmischung wurde mit dem Mikroanalyator kontrolliert.

1. *Versuch Nr. 1.* Tabelle I. Milieuzusammensetzung: 18% O₂ und 82% N₂, kein CO₂. Das Gemenge wurde ständig durch den Behälter geleitet, so daß CO₂-Anhäufung unmöglich wurde. T = 19° C. Nr. 4, 5 und III sind die Versuchstiere, die Kontrolltiere befanden sich in normalem Milieu. z, und o geben den Zustand der Atmungsöffnung, z ist geschlossen, o ist geöffnet, wieder; W bedeutet, daß die inneren „Lippen“ der Atmungsöffnung eine Spalte bildeten, während der Ausdruck „aufsperrn“ (A) ein außergewöhnlich weites Offenhalten der Atmungsöffnung bedeutet.

Betrachten wir die Tabelle, so sehen wir, daß Tier Nr. 4 von 10^h34' bis 11^h36' sechsmal geschlossen und 35' geschlossen und 25' geöffnet war. Nr. 5 hielt die Atmungsöffnung beinahe stets offen, desgleichen Nr. III, doch war deren Öffnung ziemlich klein. Die Kontrolltiere wichen nicht merklich davon ab (doch betrug der Feuchtigkeitsgehalt der Kontrolltiere 50%, der der Versuchstiere 90%). Wir sehen also, daß von einer Erhöhung der Diffusion infolge *Vergrößerung* der Atmungsöffnung *keine Rede ist*, die Zahl des Schließens der Lunge weicht bei den verschiedenen Versuchstieren untereinander stark ab (vergleiche damit STEKHOVENS Befunde an *Limax*). Es sei hervorgehoben, daß zur Zusammenstellung der Tabellen nur Tiere benutzt wurden, welche sich während des Experimentes ruhig verhielten; kriechende und sich ausstülpende Schnecken wurden wegen ihres höheren Sauerstoffverbrauches und regeren Ventilierens nicht mit aufgenommen. Um 12^h29' wurde an Stelle des alten Gemenges, welches bereits um 11^h25' (erfolglos) durch ein 17%iges O₂-Gemenge ersetzt war, folgende Milieuzusammensetzung in den Behälter eingeführt: 12,5% Sauerstoff und 87,5% Stickstoff. Tier Nr. III veränderte anfangs sein Verhalten nicht. Um 1^h wurden Nr. 4 und 5 durch 6 und 7 ersetzt; um 1^h22' war noch kein Schließen der Lunge bemerkt. Hierauf wurde dieses Gemenge durch das folgende ersetzt: 9% Sauerstoff und 91% Stickstoff. Sehr schnell steigt nun die Zahl der Bewegungen und während Nr. 7 bereits nach 20' keucht, ist dies bei Nr. 6 und III noch nicht der Fall. Mit der zunehmenden Dauer des Aufenthaltes in dieser Umwelt nimmt die Frequenz des Schließens zu. Nach 60' keucht Nr. 6 III noch nicht; um 2^h42' wurden die Tiere in ein Gemenge von 6% O₂ und 94% N₂ gebracht und nun beginnt nach ungefähr 45' auch Nr. III zu keuchen, während auch Nr. 6 und 7 noch stets keuchen. Es ergibt sich nun aus dieser Tabelle das Folgende: *Der Sauerstoffmangel macht sich erst bemerkbar, wenn das Milieu weniger als 9% O₂ enthält*, außerdem nimmt die Frequenz der Ventilationsbewegung zu, wenn die Sauerstoffspannung abnimmt.

Tabelle 1. T = 17°
V = 50%.

Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung			Kontrolle	Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung			Kontrolle
	Beginn	Versuchstiere					Beginn	Versuchstiere			
		Nr. 4	Nr. 5	III			Nr. 6	Nr. 7	III		
18 % O ₂ 8 ₂ % N ₂	10 ^h 34'	z	z	o	z		51'30''	w	z	w	
	36'	o	o	z			52'50''		o	z	
	37'	z					55'		z		
	50'	o					57'		o	w	
	55'	z				2 ^h	5'	z	z	o	
		o		o	o		6'		o ×	z	
	11 ^h 5'				w		40''	o	o		
	8'	z					8'	w	z	o	
	20'	o			z		9'	z	o	w	
	25'	z					30''		z		
17% O ₂	28'	o				9% O ₂	28'	o	o	z	
	29'				o	91% N ₂	29'	z			
	36'	z	z	z			31'50''		z		
	50''		o				32'	o	o		
	37'20''		z	o			50''			z	
	38' 5''		o				33'30''	z	z		
	43'				z		50''	o	o		
	55'		o	z	o			w			
	12 ^h 8'			o	z		35'	z ×			
	10'			z	o		38'	o	z		
				w		40'	z		o		
		Nr. 4 und 5 werden 1 ^h durch 6 und 7 verfangen				10''	o				
		6	7	III		50''	z				
13,8% O ₂	1 ^h	o	o	z	z	6% O ₂	nicht aufgenommen				
	10'	o	o			2 ^h 42'	z	z	o		
9% O ₂	22'	o	o	z			43'20''	o		w	
	23'	z	o	z	o		40''	z		z	
91% N ₂	24'	o		o			44'	o			
	29'	z		w			45''	z ×			
	32'			z			50''	o			
	43'		z				46'30''	z			
			o				55''	o	o		
	45'	o	z		z		47'15''	z	z		
	47'		o		o		40''	o			
	48'		z	o			48'10''	z ×	o		
	50''		o				30''	o	z		
	49'15''		z				50''	z			
40''		o				49'15''	o	o			
						55''	z	w			

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung			Kontrolle	Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung			Kontrolle	
	Beginn	Versuchstiere Nr. 6 Nr. 7 III					Beginn	Versuchstiere Nr. 6 Nr. 7 III				
6% O ₂	2h50'10"	o	z			6% O ₂	57'	z	z			
	30"						58'20"		o			
	35"		o	o					z			
	45"		z				3h28'20"	z			o	
	52'50"	z					31'10"	×	×		z	
	53'15"	o					45"	usw.	usw.		o	×
	45"	z					32'10"				z	
	54'	o	×	o			20"				o	
	25"	z					50"		usw.		z	
	55"	o		z			33'30"				o	
	56'	z					34'				z	
	50"	o		o	×							

Versuch Nr. 2, Tabelle 2. Gemenge in dem sich die Versuchstiere befinden: 9% Sauerstoff und 91% Stickstoff, keine Kohlensäure, Temperatur = 15° C. Versuchstiere Nr. 3, 4 und 5; Beginn der Untersuchung: 12h4'.

Tabelle 2. T = 15°
V = 70%.

Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung			Kontrolle	Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsorgane			Kontrolle	
	Beginn	Versuchstiere Nr. 3 Nr. 4 Nr. 5					Beginn	Versuchstiere Nr. 3 Nr. 4 Nr. 5				
9% O ₂ 91% N ₂	12h 4'	z	o	o		91% N ₂	12h16'25"		o			
	7'	o					35"		z			
	8'	z		z			40"		o			
	7"	o		o			48"		z			
	18"	z		z					usw.			
	25"			o			14% O ₂	1h37'	o	o	o	
	45"			z	×		40'	o	z	z		
	9'15"			o			86% N ₂	41'	o	o	o	
	35"			z			47'	o	o	z		
	45"			o			2h 2'	o	o	o		
		o					8'	o	o	o		
		z		usw.			65% O ₂	10'				
		o					11'	o	z	z		
		z					30"	o	o	o		
		o					14% O ₂	35'	o	o	o	
	13'	z	z				55'	o	o	o		
50"		o			3h33'	z	o	z				
14'45"		z			65% O ₂	35'	o	o	o			
55"	×	o	×		4h 5'	o	o	o				
15'		z			14% O ₂	12'	o	z	o			
32"		o			13'30"	o	o	o				
16'15"		z	×									

schließt die Atmungsöffnung anfangs einige Male, läßt sie jedoch dann offen stehen.

Nr. 2 keucht, läßt aber zeitweise einige Minuten die Lunge offen stehen.

Nr. 3 keucht nicht, schließt jedoch einige Male öfter die Atmungsöffnung als die Kontrolltiere. Auch bei diesen schließt sich bei einem Tier die Öffnung schnell hintereinander (zweimal). Anmerkung: Sobald die Luft 10,8% Sauerstoff enthält, ist scheinbar Nr. 2 nicht mehr imstande, genug Sauerstoff aufzunehmen, wohl aber Nr. 1 und 3. Es erweckt den Eindruck, daß die „Keuchreaktion“ die Folge des Unvermögens ist, genug Sauerstoff aufzunehmen; und zwar wird dies unterhalb des Gehaltes von 10% Sauerstoff bereits schwer sein. Erhöht man den Sauerstoffgehalt auf 12,5%, dann verschwindet die Keuchreaktion, wie uns die Tabelle 4 des vierten Experimentes zeigt.

Tabelle 4. Die Versuchstiere Nr. 1, 2, 3 und 4 befinden sich in einem Gasmengenge von 10% O₂ und 90% N₂. A und B sind Kontrolltiere und befinden sich in normalem Milieu. T = 15° C.

Nr. 1 keucht nach 15', Nr. 2 nach 9', Nr. 3 keucht nach 24', und zwar 12' nach dem Öffnen der Lunge des ersten Versuchstieres, Nr. 4 keucht nach 22'. Das Verhalten der Kontrolltiere braucht nicht besprochen zu werden. Um 4^h10' wird das 10%ige Sauerstoffmilieu gegen ein 12,5%iges vertauscht und das *Keuchen hört auf*, die Frequenz des Schließens nimmt ab. Nr. 1, 3 und 4 schließen ihre Öffnung beinahe nicht mehr, nur Nr. 2 noch zeitweise. Ein Milieu mit 12,5% Sauerstoff enthält also genug Sauerstoff, so daß das Tier nicht mehr seine Lunge ventilieren muß.

Experiment Nr. 5, Tabelle 5. Versuchstiere C, D, E. T = 17° C. Milieugemenge 8% O₂, 92% N₂, kein CO₂.

C keucht, nachdem 11' nach Beginn die erste Reaktion auftrat, 22' hindurch ohne Unterbrechung. D keucht nach 33', E nach 13'. Um 4^h43' wird das 8%ige Sauerstoffgemenge gegen ein 65%iges vertauscht, die nun eintretende Reaktion ist eine „typische“ und das Keuchen ist nach einer Minute erloschen, *die Atmungsöffnung enorm weit geöffnet. Diese Reaktion tritt immer dann ein, wenn man das Medium, welches zum Keuchen anregt, gegen ein sauerstoffreiches, also Luft (oder ein anderes sauerstoffreiches Gemenge), vertauscht, aber nicht wenn man ein sauerstoffarmes Milieu, welches das Keuchen nicht anregt, gegen ein sauerstoffreiches vertauscht (siehe Tabelle 2).*

Experiment 6. Im folgenden wird sowohl die Zeit des Geschlossen-seins sowie die Zeit des Geöffnetseins berechnet und zwar von einem Versuchstier, welches sich erst in einem 5% Sauerstoff enthaltenden Milieu, hernach in einem von 8% O₂ befand. In dem 8%igen Sauerstoffmilieu blieb die Atmungsöffnung zweimal so lange geschlossen als in dem 5%igen

Tabelle 4.

Gemenge	Zeit	Tier 1		Tier 2		Tier 3		Tier 4		Kontrolltiere			
		Zustand der Atemöffnung	Zeit	A	B								
										Zustand der Atemöffnung			
10% O ₂ 90% N ₂	Beginn												
	2 ^h	z	2 ^h	z	2 ^h	z	2 ^h	o	2 ^h	z	z		
			5'	o									
	7'30"	o	7'30"	z					0'20"	o			
	40"	z	9'10"	o									
			15"	z ×									
			35"	o									
			50"	z									
	10'25"	o	10'25"	o						10'25"	z	o	
			11'	z									
			50"	o									
	12'30"	o				30"	o			12'	o		
	13'	o											
	50"	z	15'	z	13'	z	15'	z	15'	z			
			16'	o			16'50"	o					
	17'30"	o											
	18'	z								18'	o	z	
	30"	o											
	20'10"	z	20'20"	z						20'		o	
	23'	o	30"	o						22'	o		
	24'	z	40"	z						22"	z		
	20"	o	21'	o ×						30"	o ×		
	40"	z ×	30"	o						40"	z		
	25'	o	22'	z						50"	o		
			15"	o						23'	z		
	28'	z	23'	z	24'	o	25"	o					
	10"	o	25"	o			30"	z		40"	z		
	31'20"	z					25'	o		55"	o	25'	z
	32'10"	o					30"	z ×					
	28'40"	z					50"	o ×				27'	o
	33'10"	o			usw.	26'	z						
	30"	z		×		45"	o						
	34'	o				55"	z						
	50"	z				27'	o		×				
	35'	o				28'	z		usw.				
	usw.					usw.					z		
	×					×			45'	z			
									47'	o	o		

Tabelle 4 (Fortsetzung).

Gemege	Zeit	Tier 1		Tier 2		Tier 3		Tier 4		Kontrolltiere	
		Zustand der Atemöffnung	Zeit	Zustand der Atemöffnung	Zeit	Zustand der Atemöffnung	Zeit	Zustand der Atemöffnung	Zeit	A	B
										Zustand der Atemöffnung	
12 $\frac{1}{2}$ % O ₂	Beginn										
	3 ^h 44'20''	z			3 ^h 42'30''	o	3 ^h 42'50''	o	3 ^h 10'	z	z
	55''	o		×	43'	z	43'	z			
					15''	o ×		×	14'	o	o
	47'30''	z			44'	z	44'30''	o			
	48' 5''	o			30''	o	45'	z			
	58'20''	z					46'	o			
		usw.		usw.		usw.		usw.			
									50'	z	
	4 ^h 10'	o	4 ^h 10'	o	4 ^h 10'	o	4 ^h 10'	o			
	34'	o	34'	o	34'	o	34'	o			
	35'	o	35'	z	35'	z			4 ^h 38'		o
			37'	o	37'	o			38'50''	o	
			39'10''	z							
			30''	o							
		40'	z			41'	z				
		45'	o			42'	o				
35'	o	50'	o	50'	o				o	o	

und nur etwas länger offen. In 5%igem Sauerstoffmilieu ungefähr 60'' offen, 25'' geschlossen; in 8%igem Sauerstoffmilieu ungefähr 70'' offen, 50'' geschlossen. In beiden Fällen keucht das Versuchstier, und zwar im 5%igen etwas schneller.

Zusammenfassung. Bei *Helix pomatia* wurde eine „Keuchreaktion“ gefunden, welche eintritt, sobald der Sauerstoffgehalt kleiner als 9% ist, für manche Versuchstiere kleiner als 11%. Es zeigt sich deutlich, daß die Lungenluft nach dem Schließen unter Druck steht, da der Lungensack, wenn man ein Stück der Schale wegbricht, aus dem so entstandenen Fenster sich vorwölbt. Wir können also konstatieren, daß die Ventilationsbewegungen schneller aufeinander folgen, wenn die Sauerstoffspannung der Umwelt *unter einen bestimmten Grad sinkt*; die Bewegungen folgen sich dann so schnell, daß man den Eindruck bekommt, hier wird *nicht viel Sauerstoff mehr aufgenommen*. Ersetzt man das 9–10% Sauerstoff enthaltende Milieu durch ein 12%iges, dann verschwindet die „Keuchreaktion“, sie scheint daher die Folge von Sauerstoffmangel zu sein. In einem normalen Milieu kommt die Atmungsbewegung zur Gel-

Tabelle 5. T = 17°, V = 60%.

Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung Versuchstiere		
		C	D	E
	Beginn			
8% O ₂ 92% N ₂	4 ^h 7'	o	o	o
	8'	z	z	z
	11'	o	o	o
	17'			z
	18'			o
	10''			z
	30''	z		
	19'15''	o		o
	20''	z		
	30''	o		
	20'30''			z
	50''			o
	21'	usw.		z ×
	20''			o
	40''		z	z
	29'	z	o	usw.
	30''	o		
	30'	z	z	
	10''	o		
	40''	z ×		
50''	o		×	
31'30''	z	o		
40''	o	z		
33'	z	o		
20''	o			
			×	
	40'	×		
	20''		z ×	
	40''		o	
	50''		z	
65% O ₂	43'	o	z	z
	44'	o	o	o
		A	A	A
	48'	o	o	o

tung, da die eingeatmete Luft reich an Sauerstoff ist und sich mit der sauerstoffarmen Lungenluft mengt. Ersetzt man das sauerstoffarme Milieu (weniger als 9% O₂) durch Luft oder Sauerstoffmilieu, dann verschwindet nicht allein die „Keuchreaktion“, sondern die Atmungsöffnung wird dauernd weit aufgesperrt, „Sperreaktion“. Diese Sperreaktion tritt

nicht auf, wenn man ein sauerstoffarmes Milieu (mehr als 10% O₂, aber weniger als 20,8%) durch Luft oder Sauerstoff ersetzt. Dieser *Sperrzustand bleibt Stunden hindurch unverändert aufrecht*.

Bei den vorhergehenden Versuchen war die Kohlensäure als regelnder Faktor ausgeschaltet und daher drängt sich nun die Frage auf, was die Kohlensäure an diesen Reaktionen verändert.

§ 3. *Wie reagiert Helix pomatia auf ein sauerstoffarmes, jedoch kohlensäurereiches Milieu.*

Die Versuchsanordnung ist die gleiche, nur wird das Gasgemenge in einem Meßgefäß bereitet. Die Tabellen 6—9 beziehen sich hierauf.

Versuch 7, Tabelle 6. Versuchstiere A und C befanden sich in folgendem Gemenge: 17% O₂, 10% CO₂ 73% N₂, T = 19° C. C₁ und C₂ waren Kontrolltiere.

Tabelle 6. T = 17°, V = 70%.

Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung		Zustand der Atmungsöffnung		
		Versuchstiere		Kontrolle		
	Beginn	A	C	C ₁	C ₂	
10% CO ₂ 17% O ₂	10 ^h	z	o	o	o	
	18'	o			z	
	27'	o	o	o	o	
	41'			z		
	11 ^h				z	
	15'	z				
	30'	o				
			w	w		
	50'				o	o
	12 ^h		o	o		z

Zwischen den Versuchs- und Kontrolltieren ist wenig Unterschied wahrzunehmen; es tritt kein Keuchen auf. Auch ein Ersetzen des Milieus durch das folgende (6% CO₂ und 9% O₂), hatte keinen Erfolg: es trat kein Keuchen auf.

Versuch 8, Tabelle 7. Versuchstiere A, C und D, Kontrolltiere C₁ und C₂. Milieuzusammensetzung: 7% CO₂ und 10% O₂, T = 19° C. D keucht nach ungefähr 20', die Atmungsöffnung von C ist oft offen und zu; das Tier keucht aber erst nach 30', während A überhaupt *nicht reagiert*, sondern die Lunge lange offen hält.

Versuch 9, Tabelle 8. Versuchstiere A, C und X, Kontrolltiere C₁. Das Gemenge enthält 4% O₂ und 8% CO₂. Nun keucht A bereits nach 1', C nach 8' und X nach 30' (da die Atmungsöffnung erst 14' nach Versuchsbeginn geöffnet wurde, trat die Reaktion eigentlich erst 16' nach dem Kontakt mit dem Milieu ein.

Tabelle 7. $T = 19^{\circ}$, $V = 60\%$.

Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung			Kontrolle	
	Beginn	Versuchstiere			C_1	C_2
		A	C	D		
7% CO ₂ 10% O ₂	1h10'	o	z	z	o	z
	20'	z	o			
	22'		z			
	30''		o	o		
	23'	o				
	25'					z
	28'			z		
	29'30''			o		
	40''	w		z		
	45''	o		o ×		z
	31'			z		
	30''			o		
	50''			z		
	32'15''			o		
	33'55''			z		
	34'			o		
	35'			z		z
	36'			o	o	
	37'			z	z	
	30''			o ×	o ×	
38'10''			z	z		
25''			o	o		
39'			z	z		

Tabelle 8. $T = 19^{\circ}$.

Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung			Kontrolle	Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung			Kontrolle
	Beginn	Versuchstiere			C_1		Beginn	Versuchstiere			C_1
		A	C	X			A	C	X		
8% CO ₀ 4% O ₂	2h57'	z	z	z	o	4% O ₂ 8% CO ₂	3h12'50''			z	
	58'50''	o					15'			o	
	59'10''	z					19'			z	
	20''	o					22'			o	
	3h 1'	z ×		z	z		27'			z	
	10''	o					20''			o	
	2'	z			o		30''			z	z
	usw.						28'40''			o ×	
	5'30''	o					29'			z	
	45''	z					30''			o	
	6'	o					31'			z	o
	10''	z					65% O ₂ 34'	z	z	o	
	20''	o ×					35'10''	o	o	z	
	25''	z					A	A	A		
	35''	o					39'	o	o	o	
	45''	z					50'	o	o	o	
	usw.				z		55'	o	o	o	
	10'	×					4h	o	o	o	
11'30''	×	o		o	5'	o	o	o			

Um 3^h34'40'' wurde das Gemisch, welches Sauerstoff und Kohlensäure enthält, durch ein Sauerstoffmilieu ersetzt und die Sperreaktion tritt auch nun auf; nach 30' haben die Versuchstiere noch aufgesperrte Atmungsöffnungen.

Versuch 10, Tabelle 9 a. Zusammensetzung des Milieus: 65% Sauerstoff, 8% Kohlensäure, 27% Stickstoff. Versuchstiere Nr. 6 und 7. In diesem Milieu blieb die Lunge lange Zeit geöffnet (von 11^h59' bis 12^h23'). Dieses Milieu wurde durch ein Stickstoffmilieu ersetzt, nach ungefähr 20' keuchten die beiden Versuchstiere. Um 1^h wurde diese Umwelt durch ein Kohlensäure-Sauerstoffgemenge ersetzt und die Schnecken sperrten ihre Atmungsöffnungen wieder weit auf. Als um 1^h20' dieses Gemenge gegen Luft vertauscht wurde, zeigte sich kein Unterschied.

Tabelle 9 b. Versuchstiere Nr. 4 und 5, Milieu: 10% Kohlensäure, 2% Sauerstoff, 88% Stickstoff. Beide Tiere keuchten nach 18' respektive 26'. Als hierauf ein Kohlensäure-Sauerstoffgemenge (65% O₂) durch den Behälter geleitet wurde, trat wieder die bekannte Sperreaktion auf.

Tabelle 9 c. Versuchstier A befand sich in einem Stickstoff-Kohlensäuregemenge. Resultat: A keuchte nach 20'. Wurde dieses Gemenge durch ein Sauerstoffmilieu ersetzt, dann trat wieder die Sperreaktion ein.

Vergleichen wir nun diese Resultate mit jenen in Tabelle 1—6 niedergelegten, dann sehen wir, daß die *Kohlensäure auf die bereits beschriebenen Reaktionen wenig Einfluß ausübt.*

Die Keuchreaktion in sauerstoffarmem Milieu (weniger als 10%) tritt auch hier wieder auf, ebenso finden wir nach dem Wechseln des sauerstoffarmen aber kohlensäurereichen Milieus gegen ein Sauerstoff-Kohlensäuregemenge oder reinen Sauerstoff, die bekannte Sperreaktion wieder zurück. Obwohl aus diesen Versuchen offenbar gar kein Einfluß der Kohlensäure zu ersehen ist, müssen wir der Kohlensäure doch insofern eine Rolle zuerkennen, als sie auf die *Größe* der Atmungsöffnung einen Einfluß ausüben kann (siehe später).

Anmerkungen: Der Feuchtigkeitsgrad *aller* Gemenge betrug 90%, so daß die Sperreaktion nicht als eine Folge des Feuchtigkeitsunterschiedes anzusehen ist.

Zusammenfassung. Wir können hier auf die zusammenfassenden Besprechungen nach Versuch 6 (S. 30) verweisen und hier nur hinzufügen, daß von einem Kohlensäureeinfluß nicht viel zu bemerken war.

§ 4. Über den Ort, an welchem die atmungsregelnden Faktoren angreifen.

Im folgenden wurde getrachtet, noch mehrere Ergebnisse über den Einfluß des Sauerstoffes respektive der Kohlensäure auf die Ventilationsbewegungen und Größe der Atmungsöffnung zu erhalten. In den nun zu besprechenden Versuchen war es nötig, ohne Milieuveränderung in die

Tabelle 9a.

Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung		Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	
	Beginn	Versuchstiere Nr. 6 Nr. 7			Beginn	Versuchstiere Nr. 6 Nr. 7	
8% CO ₂	11 ^h			2% O ₂	12 ^h 42'	o	
65% O ₂	51'	o	o		10''	z×	
	57'				25''	o	z
	12 ^h				35''	z	o
98% N ₂	7'				40''	o	z×
	23'	o	o		43'	z	o
2% O ₂	27'	z	z	68% O ₂	10''	o	o
	40'	o		8% CO ₂	1 ^h	o	o
	30''	z				Δ	Δ
	41'	o×			5'	o	o
	10''	z		Luft	20'	o	o
	30''	o			27'	o	o
	50''	z					

Tabelle 9b.

Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung		Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	
	Beginn	Versuchstiere Nr. 4 Nr. 5			Beginn	Versuchstiere Nr. 4 Nr. 5	
10% CO ₂	10 ^h 20'			90% N ₂		usw.	
90% N ₂	24'						usw.
	40'	o	o	65% O ₂		×	×
		z	z	10% CO ₂	11 ^h		
		o×	o×		20'		
		z	z		22'30''	o	o
		o	o		35'	o	o
		z	z		52'	o	o

Tabelle 9c.

Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung		Gemenge	Zeit	Zustand der Atmungsöffnung	
	Beginn	Versuchstiere A			Beginn	Versuchstiere A	
10% CO ₂	3 ^h 15'			65% O ₂	3 ^h 40'		z
90% N ₂	34'20''				30''		o
	30''						Δ
	50''				45'		o
	35'						usw.
	37'20''				4 ^h 11'		o
	38'				17'		o
	39'						

Lunge oder Atmungsöffnung zu gelangen, und darum mußte die bisherige Versuchsanordnung etwas abgeändert werden.

Die Behälter *B*, welche die Schnecken aufnahmen, wurden nun mit einer Glasplatte abgeschlossen, welche an zwei Stellen durchbohrt war (Abb. 4b). Auf diese Löcher waren Gummiblöcke aufgeklebt und durch diese waren wieder die Ventilierapparate *V* geleitet. Die Versuchstiere waren so befestigt, daß der Apparat, welcher in einer mit Kugelgelenken versehenen Klemme war, leicht in die Lungenöffnung gebracht werden konnte. Die Ventilierapparate waren so konstruiert, daß das ausströmende Gas wieder aufgesogen werden konnte¹.

Die Schnecken konnten nun in ein bestimmtes Milieu gebracht werden, während man ihnen mittels des Ventilierapparates jeden beliebigen Lungeninhalt geben konnte (Abb. 4b). Natürlich waren diese Ventilierapparate nur sehr klein und besaßen nur einige Millimeter dicke Kapillaren, da sie in die Atmungsöffnung eingeführt und ein Berühren der Ränder vermieden werden mußte.

Versuch 1. Versuchstiere in Stickstoffmilieu; die Lunge war geschlossen und blieb dies bis die Sauerstoffzufuhr (durch die Kapillare) einsetzte. (Zufuhr von Kohlensäure ergab kein Resultat.) Gleich nach der Sauerstoffzufuhr öffnete sich die Lunge, und zwar bei Tier Nr. 3 sogleich, bei Nr. 2 erst als noch 10'' länger Sauerstoff zugeführt wurde. Um 11^h45' wurde das Stickstoffgemenge durch ein Luft-Kohlensäuregemenge ersetzt (20% Sauerstoff, 4% Kohlensäure) und die Atmungsöffnungen bleiben nun lange geöffnet. Um 1^h40' wurde wieder Stickstoff eingeleitet und Nr. 3 begann nach 16' zu keuchen; hierauf wurde durch die Kapillare etwas Sauerstoff zugeführt und die Lunge blieb nach 10'' offen. Wird nun die Zuleitung von Sauerstoff unterbrochen, dann dauert die Nachwirkung 1¹/₂ Minuten lang, erst dann beginnt wieder das Keuchen.

Während des ganzen Versuches wird das milieubildende Gasgemisch durchgeleitet, um den aus dem Ventilierapparat entweichenden Sauerstoff, Kohlensäure oder Stickstoff wegzuspülen.

Man gewinnt den Eindruck, daß die Veränderung des Sauerstoffgehaltes der Atmosphäre *peripher perzipiert wird* und daß der Kohlen säuregehalt keinen Einfluß ausübt. Sobald nämlich die Lunge geschlossen ist und Sauerstoff in die Umgebung gebracht wird, setzt sogleich ein Öffnen der Lunge ein.

Versuch 2. Versuchstier in Stickstoffumwelt, während Kohlensäure durch die Ventilationskapillare strömt. Das Keuchen wird für 2 Minuten unterbrochen, um darauf wieder fortgesetzt zu werden. Um 2^h20' wird das Stickstoffmilieu durch Sauerstoffmilieu ersetzt und es folgt die Sperrreaktion. Zufuhr von Stickstoff (durch die Kapillare) löst nach 1 Minute

¹ Der Behälter *B* wird z. B. mit der Flasche *F*₂ verbunden, und der Ventilierapparat mittels eines Beines mit der Flasche *M* und (mittels des anderen Beines) mit der Flasche *F*₃ (siehe Abb. 4b). Öffnet man dann die Hähne von *F*₃ so strömt *N*₂ durch den Behälter (*B*) und der Inhalt von *M* durch den Apparat.

Schließung der Lunge aus, sie dauert ungefähr $\frac{1}{2}$ Minute. Im Sauerstoffmilieu ist eine längere N_2 -Zufuhr nötig, um eine derartige Reaktion zu erreichen (1'), während 10'' langes Zuführen von Sauerstoff bereits eine Reaktion im Stickstoffmilieu auftreten läßt.

Versuch 3. Versuchstier in einem Luft-Kohlensäuregemenge (15% CO_2). In diesem Milieu bleibt die Atmungsöffnung offen, während Zufuhr von N_2 (durch die Kapillare) nach 4 Sekunden bereits zum Schließen der Lunge führt.

Versuch 4. Zufuhr von einem Luft-Kohlensäuregemenge (15% CO_2) durch die Kapillare ruft in einem Sauerstoffmilieu keine Reaktion hervor.

Versuch 5. Die Versuchstiere keuchen in einem Medium von 6% O_2 , 1% CO_2 und 95% N_2 ; läßt man dann durch die Kapillare auf Versuchstier Nr. 1 Sauerstoff strömen (einige Sekunden lang), dann öffnet sich die Lunge und bleibt ungefähr 2 Minuten lang offen stehen. Die Versuchstiere 2 und 3 keuchen noch weiter. Um 12^h30' wird 20'' lang Sauerstoff zugeführt und nun reagieren auch die beiden anderen. Ersetzt man nun die N_2 -Umwelt durch Sauerstoff, dann tritt die Sperreaktion wieder ein. Hierauf wird in die Lunge von Nr. 1 N_2 eingeleitet und die Atmungsöffnung schließt sich für 1 Minute; wiederholt man hierauf die N_2 -Zufuhr, dann sind nur mehr 4'' nötig, um die Lunge zum Schließen zu veranlassen. Dieser Zustand dauert 20'', dann folgt noch einmal ein Schließen und erst dann bleibt die Lunge geöffnet.

Versuch 6. Das Versuchstier in Stickstoff keucht, fügt man nun durch die Kapillare Sauerstoff zu, dann tritt nach 10'' eine $1\frac{1}{2}'$ dauernde Reaktion ein, worauf das Tier wieder zu keuchen beginnt. *Kohlensäurezufuhr verursacht ein Öffnen der Lunge*, und zwar $1\frac{1}{2}'$ lang, worauf abermals Keuchen eintritt. *Nun wurde Sauerstoff durch die Kapillare eingeführt und die Lunge bleibt so lange die Zufuhr dauert geöffnet.* Wird hernach Stickstoff in die Lunge eingeblasen, dann schließt sie sich nach 1'. Schließlich wurde das Milieu gegen ein Kohlensäure-Luftgemenge vertauscht und wir sehen *keinerlei Reaktion* auftreten.

Versuch 7, Tabelle K. Diese Tabelle enthält eine Reihe von Resultaten, welche für eine Kohlensäurewirkung sprechen; es gaben hier *Kohlensäure und Sauerstoff die gleiche Reaktion* in Bezug auf Öffnen und Offenbleiben der Atmungsöffnung.

Wir stellen also fest, daß die Kapillarversuche die bereits erhaltenen Resultate bestätigen. Leider sind wir außerstande, die Lunge bleibend geschlossen zu halten, weshalb wir also nicht wissen, ob das Öffnen der Lunge eine Reaktion auf einen äußeren Reiz oder die Folge eines inwendigen ist. Sicher ist, daß Sauerstoffmangel nicht peripher wahrgenommen wird, während es wahrscheinlich ist, daß eine größere Sauerstoffdosis peripher wahrgenommen werden kann. Kohlensäure hingegen wirkt nicht immer als Reiz, da manches Mal die Lunge geschlossen bleibt, auch wenn

Tabelle K.

Ge- menge im Behälter	Durch Kapillare zu- geführt	Zeit	Zustand der Atem- öffnung	Ge- menge im Behälter	Durch Kapillare zu- geführt	Zeit	Zustand der Atem- öffnung
Tier B				Tier 1			
O ₂	Kapillare in der	3 ^h 50'	o	O ₂	Kapillare	12 ^h 48'	o
	Lunge	4 ^h 38'	A		in der	55'	o
O ₂	15% CO ₂	38'	o		Lunge	55'	z
	17% O ₂	40'	o		N ₂	56'	o ×
		41'	o		N ₂	56' 4''	z ×
			A			56'24''	o
O ₂	15% CO ₂	44'	o			58'	z
			A	O ₂			o
		50'	o				o
							o
							o
Tier 3							
N ₂	Kapillare	1 ^h 57'	z				
	bei der	15'	o				
	Lungen-	15'30''	z ×	N ₂	Kapillare	2 ^h 4'	o
	öffnung	58'20''	o		bei der		z
			usw.		Lungen-		o ×
					öffnung		z
N ₂	O ₂	2 ^h 3'	z				o
		3'10''	o				o
		4'30''	o				z
N ₂		4'31''	z		CO ₂ /N ₂	8'30''	o
			o ×			10'	o
			z ×			10'15''	o
			o			10'25''	z ×
						10'45''	o
						10'55''	z

sie von Kohlensäure gespült wird. Die Keuchreaktion wird hin und wieder durch Kohlensäure unterbrochen. Sie scheint also inwendig einen Reiz auszuüben, der den Stand der die Atmungsöffnung bildenden Lippen beeinflusst. Diese lassen dann eine Spalte offen; es sei jedoch erwähnt, daß diese Reaktion nicht immer eintritt. Sicher ist jedenfalls, daß eine offenstehende Lunge durch Kohlensäure *nicht zum Schließen* gebracht werden kann. Erwähnenswert ist nur noch das Folgende: Versuchstiere, welche sich in *Luft* befinden, *schließen* oft ihre Lunge, sobald ein *Sauerstoffstrom* auf sie gerichtet wird, während *Kohlensäure* dies *nie* verursacht. Die Reaktion auf Luftströmungen wird hier scheinbar unterdrückt. Beim Einbringen von Luft oder Sauerstoff in die Lunge zeigte sich oft, daß die Ränder der Öffnung Bewegungen ausführten, welche auf ein Schließen hinielten, aber irgendwie daran gehemmt wurden. (Diese Beobachtungen wurden in den Monaten Januar und Februar 1930 gemacht, doch hatten bereits im August 1929 die gleichen Versuche dieselben Resultate geliefert.)

Bei Versuchstieren, welche sich in Luft befanden, wurden die Lungen mit N_2 ventiliert, worauf bald die Keuchreaktion eintrat. Ließ man dann Sauerstoff einströmen, so blieb die Lunge lange Zeit offen.

Erläuterung zu § 4. Die Entscheidung, ob die Atmungsregelung peripher oder zentral stattfindet, wird bei *Helix pomatia* dadurch erschwert, daß eine Narkotisierung undurchführbar ist und die Lunge bisher durch kein bekanntes Mittel ständig geschlossen gehalten werden kann.

Daß die Atmungsregelungen zentral erfolgen, ergibt sich aus folgendem: 1. Ein Ventilieren der Lunge mit Stickstoff (während das Milieu sauerstoffreich ist) bewirkt bald eine Keuchreaktion; 2. es dauert lange, bis ein aus einem normalen Milieu stammendes Tier auf ein sauerstoffarmes reagiert, d. h. solange der Lungeninhalt noch Sauerstoff enthält, findet keine Reaktion statt.

Während das plötzliche *Vermindern* der Sauerstoffspannung *keine sofortige Reaktion* verursacht, trifft dies für die plötzliche *Erhöhung wohl zu*; die Atmungsöffnung wird aufgesperrt (Sperreaktion).

Da sich dieser Vorgang sehr rasch abspielt (und zwar auch wenn die Lunge geschlossen ist), ist an eine periphere Regelung der Größe der Atmungsöffnung zu denken. Bringt man Sauerstoff in die Lunge, dann erfolgt das gleiche. Auch die Wirkung von Kohlensäure in diesem Sinne läßt auf eine periphere Regelung schließen. Sie wirkt nur auf die Größe der Öffnung, nicht aber auf die Atmungsbewegung. Wir können uns weiterhin vorstellen, daß die zentrale Atmungsregelung vom Nervensystem ausgeht, da CONTE JEAN und VULPIAN berichteten, daß die Atmung gestört wird, wenn man Teile des Nervensystems entfernt. Vielleicht würde eine Untersuchung der Beziehung zwischen Blutreaktion und Atmungsbewegungen mehr Einsicht in die Bewegungsregelung der *Helix*-Atmung geben.

Bei den Cephalopoden wird in der Tat die Atmung durch das Blut geregelt (WINTERSTEIN). Während bei diesen Tieren eine kleine Dosis Kohlensäure einen Einfluß auf das Minutenvolumen ausübt, wirkt eine größere Dosis lähmend.

§ 5. Über den Einfluß der allmählichen Milieuveränderung.

Die bisherige Milieuveränderung hatte den Nachteil, daß sie abnormal verlief, denn plötzliche Veränderungen des Kohlensäure- oder Sauerstoffprozentgehalts kommen „in der Natur“ nicht vor. Nur allmählicher Verbrauch des vorhandenen Sauerstoffes oder langsame Anhäufung von Kohlensäure können unter natürlichen Bedingungen vorkommen. Um eine langsame Milieuveränderung herbeizuführen, wurden die Schalen der Tiere mit einem Glimmerplättchen und etwas Paraffin luftdicht abgeschlossen. Nach ± 20 Minuten zeigt sich, daß die Atmungsöffnung *weit aufgesperrt ist*. Dieser Zustand behauptet sich stundenlang, es tritt

also eine zweite Art von Sperreaktion ein. Ich glaube annehmen zu können, daß die Kohlensäure diese Reaktion hervorruft, doch kommen außer ihr noch folgende Faktoren in Betracht: 1. Veränderung des Feuchtigkeitsgehaltes, 2. Steigerung der Temperatur. Sauerstoffmangel kann unmöglich diesen Einfluß ausüben, da er ganz anders wirkt. Daß die Veränderung der Feuchtigkeit hierbei eine Rolle spielt, kann auf die Erhöhung der Wasserdampfspannung unter dem Verschuß zurückzuführen sein. Dagegen spricht allerdings wieder, daß Schnecken aus einem Milieu mit gesättigtem Wasserdampf und, wie bereits bemerkt, in ein anderes ebenfalls mit H_2O gesättigtes gebracht, darauf nicht reagieren. Daß die Temperatursteigerung hier einen Einfluß ausüben sollte, ist unwahrscheinlich, da die Temperatur in dieser kurzen Zeit (20 Minuten) nicht nennenswert ansteigt. Wo bleibt dann die Keuchreaktion auf Sauerstoffmangel? Wie aus dem ersten Kapitel hervorging, bringt die Muskelplatte durch ihre Bewegungen das Einsaugen und Auspressen der Luft zuwege.

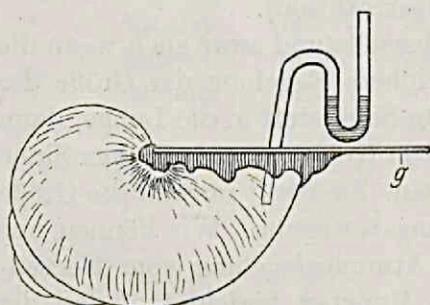


Abb. 5. Erklärung S. 40.

Bei den mit Glimmer geschlossenen Schnecken wird das Auspressen (gleich nach dem Öffnen der Lunge) zu einer Unmöglichkeit. Nun müßte die Muskelplatte einen Gleichgewichtszustand einnehmen, da ein Kontrahieren der Längsmuskeln, also ein Senken des Diaphragmas, eine Luftverdünnung erzeugen würde, und um diese zu überwinden, wäre viel Arbeit nötig. Bohrt man in das Glimmerfenster (*G*) eine Öffnung, in welche man ein kleines offenes Manometer einkittet (Abb. 5), dann sieht man an der Wassersäule (das Manometer ist mit Wasser gefüllt), daß *Atmungsbebewegungen ausgeführt werden*. Nicht der Feuchtigkeitsgrad spielt eine Rolle, sondern wahrscheinlich die Kohlensäure, denn auch die Reaktion auf Sauerstoffmangel bleibt aus. Die Atmungsöffnung ist beim Öffnen der Lunge ziemlich groß.

Alle Versuche gaben also dieselben Resultate: Bei Verschuß des Gehäuses *ohne* Manometer: *Sperreaktion*, beim *Abschluß* mit dem Manometer tritt *Keuchen* ein.

Verlauf der Versuche. Tabelle M_1 . Versuchstier Nr. 1 unter Glimmerverschuß; Kontrolle 3 ohne Abschluß. Nach 20' sperrt Nr. 1 die Atmungsöffnung weit auf, während das Kontrolltier zeitweise die Lunge schließt. Das Milieu des Kontrolltieres ist mit Wasserdampf gesättigt, es regnete und die Tür des Raumes stand offen. Die Wiederholung des Versuches am 21. Juni lieferte das gleiche Resultat. Nr. 2 C und 3 C befanden sich unter Glimmerverschuß, Nr. 5 C und 6 C dienten als Kon-

Tabelle M₁.

Tier 1 unter mica		Tier 3 Kontrolle		Tier 3 c unter mica		Tier 2 c unter mica		Kontroll-Tiere		Tier unter mica	
Zeit	Zustand der Atemöffnung	5 c 6 c		Zeit	Zustand der Atemöffnung						
								Zeit	Zustand der Atemöffnung		
Anfang											
10 ^h 10'	o	10 ^h 22'	z	10 ^h 10'	z	2 ^h 15'	z	2 ^h 18'	z z	10 ^h 35'	z
22'	o	h 47'	o	15'	o	29'	z	24'	o o	11 ^h	o
57'	o	h 57'	z	2 ^h	o	45'	o	29'	z z	12 ^h	o
1 ^h 45'	o	11 ^h 17'	o		A		A	30'	o	2 ^h	o
		38'	z	3 ^h 8'	o	3 ^h 8'	o	45'	o	10'	o
								3 ^h 5'	z		
								8'	o z		

Tabelle M₂.

Zeit	Zustand der Atemöffnung	Zeit	Zustand der Atemöffnung
------	-------------------------	------	-------------------------

Tabelle M₃.

Zeit	Zustand der Atemöffnung	Zeit	Zustand der Atemöffnung
------	-------------------------	------	-------------------------

Tier II
unter Glimmer mit leerem Manometer

Tier 2
unter Glimmer mit Manometer

Tier 3
unter Glimmer ohne Manometer

Beginn			
9 ^h 40'	z	10 ^h 8'	o
43'	o	8' 20"	z
47'	z	8' 50"	o
48'	o		usw.
54'	z	15'	×
	Mano- meter gefüllt		o
9 ^h 58'	o		Wasser aus dem Mano- meter ge- nommen
10 ^h	z		
10"	o		
1'	z	20'	z
	o	20' 25"	o
	z ×	20' 30"	z
	o ×	22'	o
3' 30"	z ×	23'	o
3' 45"	o		Glimmer wegge- nommen
4' 10"	z		
4' 22"	o		
7' 29"	z	24'	o
			A
		25'	o
		30'	o

Beginn	
11 ^h 9'	o
15'	z
16'	o
17' 30"	z
19'	o
23'	z
24' 35"	o
	usw.

Beg.	
11 ^h 41'	z
46'	o
	A
12 ^h	o
1 ^h	
	o

trolltiere. Nach einiger Zeit sperren Nr. 2 C und 3 C die Lunge auf. Bei 2 C öffnet sich erst nach 45' die Öffnung, 5 C und 6 C schließen ab und zu ihre Lungen. Grad der Feuchtigkeit 78%, $T = 17^{\circ} \text{C}$.

Tabelle M₃. Bei diesen Versuchen war (bei Tier 2) ein Manometer in das Glimmerfenster eingeführt. Der Unterschied im Verhalten beider Untersuchungsreihen ist sehr deutlich.

Tabelle M₂. Sie zeigt das Verhalten eines Tieres mit leerem und gefülltem Manometer, da die Manometerflüssigkeit durch das Saugen der Schnecke nicht aufgesogen wurde, eignete sich dieses Tier für die Versuchsbeschreibung. Sobald der Manometer gefüllt war, trat die Keuchreaktion ein.

Zusammenfassung der Resultate von § 5.

Wenn wir die Gehäuseöffnung von zurückgezogenen Schnecken mit Glimmer luftdicht abschließen (die Ventilation ausschalten?), dann tritt nach 10—20' eine Sperreaktion ein (wahrscheinlich ist dies die Folge einer Kohlensäureanhäufung in der Lunge), sie tritt nicht auf, wenn wir in dem Glimmerfenster ein offenes Manometer befestigen.

Kapitel 3.

Über den Sauerstoffverbrauch von *Helix pomatia*.

Einleitung.

Die Pulmonaten (und zu ihnen gehört *Helix*) besitzen eine Vorratslunge, sie gehören zu den Tieren mit einer inkonstanten alveolären Gasspannung (siehe JORDAN: „Über Tiere mit inkonstanter alveolärer Gasspannung“). Bei Tieren mit konstanter alveolärer Gasspannung bleibt der Sauerstoffgehalt innerhalb bestimmter Grenzen, es findet eine geordnete Atmung statt. Bei manchen Pulmonaten ist dagegen eine Regelung des Sauerstoffverbrauches festgestellt. Und zwar bei *Planorbis* (eines der im Süßwasser lebenden Pulmonaten), dessen Blut Hämoglobin enthält. Diese Tiere haben im Hämoglobin ein Mittel, ihren Sauerstoffverbrauch bei sinkender Sauerstoffspannung konstant zu erhalten. *Limnaea* besitzt kein Hämoglobin und verbraucht ihren Sauerstoffvorrat schnell auf, und bei niederer O_2 -Spannung ist der Verbrauch dann gering.

Wir haben also, neben der *Atmungsregelung*, bei *Planorbis* eine *Regelung des Sauerstoffverbrauches* kennengelernt und werden deren Ursache wahrscheinlich in der Beschaffenheit des Blutes suchen müssen. BASTERT beschreibt (Über die Regulierung des Sauerstoffverbrauches etc.) bei Amphibien noch eine andere *Sauerstoffregelung*, und zwar wird beim Frosch die Blutzufuhr nach der Lunge von der Sauerstoffspannung der Lungenluft abhängig gemacht, sinkt dieser, dann strömt mehr Blut nach der Lunge. Beschränken wir uns auf die Pulmonaten, dann wissen wir, daß der Sauerstoffverbrauch von drei Faktoren abhängig ist: 1. von

der Temperatur, 2. von der Sauerstoffspannung, 3. von der Kohlensäurespannung des Milieus.

Der Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch wurde bereits von SPALLANZANI festgestellt, da er berichtet, daß bei *Helix nemoralis* der Sauerstoffverbrauch bei 8° C größer ist als bei 0° C. HESSE fand bei *Helix pomatia*, daß der Sauerstoffverbrauch bei 14° C größer als bei 4° C war, doch daß der respiratorische Quotient bei 4° größer ist als bei 1° und bei 14° kleiner als bei 1° C. JOEL stellte bei verschiedenen Temperaturen den Sauerstoffverbrauch von *Limnaea stagnalis* fest. Er fand, daß bis 38° C der Verbrauch stieg und hernach sank, während bei einer Temperatur von 40,4° C die Schnecken bereits leblos erscheinen. Er wies auf die Tatsache, daß das Verhalten der Tiere hauptsächlich von der Temperatur des Umweltwassers abhängig ist. Bei einer Temperatur, welche zwischen 25° C und 30° C schwankt, befanden sich die Tiere fortwährend an der Oberfläche, während sie bei mittleren Temperaturen nur ab und zu an die Oberfläche kommen. STEKHOVEN stellte fest, daß bei Temperaturerhöhung von im Winterschlaf befindlichen Schnecken der Sauerstoffverbrauch höher wird. POTONÉ gab für *Limnaea* an, daß der maximale Sauerstoffverbrauch bei einer Temperatur von 34° C liegt. Der Einfluß der Sauerstoffspannung auf den Verbrauch wurde vor allem von THUNBERG untersucht. Er fand, daß *Limnax agrestis* bei Erhöhung der Sauerstoffspannung auch mehr Sauerstoff verbraucht. Er gab an, daß in einem Sauerstoffmilieu der Verbrauch um ein Fünftel höher ist als in Luft und bemerkt, daß der Sauerstoffverbrauch bei niedriger Sauerstoffspannung nur sehr gering ist. Neuerdings hat LIEBSCH (1928) bei drei Helicidenarten den Sauerstoffverbrauch bestimmt und für diese Formen keine Bestätigung des Oberflächengesetzes gefunden. Bei Vermehrung des Sauerstoffpartiardruckes war keine Erhöhung der Atmungsgröße zu erkennen; eine *Verminderung der Sauerstoffaufnahmen* war zu konstatieren, wenn der Sauerstoffpartiardruck bis unterhalb 10% sank. Durch HESSE wurde vor allem der Einfluß der Kohlensäure auf die Atmungsintensität bei *Helix pomatia* untersucht. Er wies nach, daß CO₂ recht wohl einen Einfluß hat, auch wenn er *makroskopisch nicht sichtbar ist*, denn in der Erholungsperiode, also nach dem Aufenthalt in kohlensäurereichem Milieu steigen Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabgabe über den normalen Stand. Außerdem fand er auch bei einer sehr tiefen Sauerstoffspannung noch einen Sauerstoffverbrauch.

SPALLANZANI konstatierte, daß *Helix*-Arten imstande sind, der Umgebung allen Sauerstoff zu entnehmen, auch entging ihm nicht die Tatsache, daß die Schnecken bei einem erhöhten Sauerstoffdruck mehr Sauerstoff aufnehmen als in einem normalen Milieu. Diese Angaben beziehen sich auf den *Sauerstoffverbrauch* oder auf *regelnde Faktoren* und nicht auf die Frage *wieweit Helix seinen Lungenvorrat ausnutzt*.

Von *Limnaea* wissen wir durch HAZELHOFF, daß sie bei Zimmertemperatur ungefähr 12mal pro Stunde an die Oberfläche kommt, wenn der Lungenluftvorrat bis auf 13,9% O₂ gefallen ist, während *Planorbis* erst an die Oberfläche kommt, wenn die Lungenluft nur mehr 4% Sauerstoff enthält. FREDERICQ fand im Blute von *Octopus* 11,3—7,5% Sauerstoff, während die Umwelt noch 18bis 19% O₂ enthielt. BEGEMANN bestimmte die Sauerstoffmenge, welche in der linken Randvena von *Helix* vorhanden war und fand 10,8% Sauerstoff. Die Untersuchungen HAZELHOFFS (*Limnaea*), BEGEMANN'S (*Helix*) und FREDERICQS (*Octopus*) weisen auf die Erscheinung, daß Mollusken *ohne Hämoglobingehalt* des Blutes ihren Sauerstoffvorrat *nicht völlig verbrauchen*. Hingewiesen sei auf *Limnaea* (HAZELHOFF), welche, wenn sie verhindert wird an die Oberfläche zu kommen, ihren Sauerstoff bis auf 5% herab verbraucht, doch handelt es sich hierbei um

unnatürliche Bedingungen. Auch beim Menschen kann die Lungenluft selbst bis auf 4% ausgenutzt werden, wenn man die Bedingungen abnormal verändert.

Ich trachtete zu zeigen, wie unter normalen Bedingungen der Lungenvorrat ausgenutzt wird und bediente mich zweier Methoden. Bei der einen wurde nach dem Verschließen der Lunge ein gewisses Quantum Luft aus der Lunge analysiert, bei der anderen wurden die Gehäuse mit Glimmer abgeschlossen und von Zeit zu Zeit die darunter befindliche Luft analysiert.

Versuche. Wie bereits erwähnt, sperren die mit Glimmer bedeckten Schnecken ihre Atmungsöffnung nach 20' weit auf. Wir benützten diese Reaktion, um den Sauerstoffverbrauch zu bestimmen. Da die Lungenöffnung so groß ist, wird eigentlich der Lungenvorratsraum durch den Raum zwischen Tier und Glimmerplättchen vergrößert, und wenn wir nun von Zeit zu Zeit aus diesem Raume etwas Luft nehmen und analysieren, dann finden wir, wie weit der Sauerstoff verbraucht wird. Die Luftproben müssen so entnommen werden, daß von außen keine Luft nachströmen kann. Zu diesem Zwecke konstruierten wir den in Abb. 6 abgebildeten Apparat.

Mit der Schraube S_1 kann man in die Kapillare K eine Luftsäule aufsaugen; ferner kann man mit der Schraube S_2 eine Flüssigkeit gegen diese Luftsäule pressen, wodurch diese verteilt wird, saugt man dann mit der Schraube S_1 einen

kleinen Teil in die Kapillare, dann kann man den Rest wieder in die Lunge zurückpressen. Wiederholt man nach einiger Zeit dieses Aufsaugen mehrere Male, dann erhält man in der Kapillare eine Reihe hintereinander gelegene Luftproben. Analysiert werden diese Proben im Mikroanalysator. Als Verschlus-

flüssigkeit gebrauchte ich angesäuertes Glyzerin, welches nach KROGH für das Auffangen so kleiner Luftproben ausgezeichneten Dienst verrichtet. Zur Kontrolle wurden in der Kapillare gewöhnliche Luftproben aufgefangen und die gleiche Zeit hindurch bewahrt.

Es ergab sich nun, daß der Sauerstoffverbrauch nicht schnell verlief und nicht weit unter 11% kam (siehe *Tabelle O*), nur einmal wurde der Stand von 4% in der letzten Luftprobe erreicht. Alle Analysen wurden zweimal durchgeführt, nur von der erwähnten Probe von 4% konnte dies nicht geschehen, da eine Analyse mißlang und der Rest nicht groß genug



Abb. 6. Erklärung S. 44.

Tabelle O. Analyse.

1 ^h 56' unter Glimmer		
2 ^h 10' 1. Analyse.	15 % O ₂	
45' 2. „	11,4% O ₂	1,5% CO ₂
3 ^h 3' 3. „	11,8% O ₂	2 % CO ₂
12 ^h 1' unter Glimmer		
23' 1. Analyse.	19% O ₂	6% CO ₂
55' 2. „	12% O ₂	2% CO ₂ ?
1 ^h 20' 3. „	10% O ₂	8% CO ₂
3 ^h 25' 4. „	8% O ₂	7% CO ₂

war. Der Kohlensäuregehalt schwankte zwischen 1% und 6%. Es ist begreiflich, daß der Verschluß des Gehäuses mit Glimmer sehr genau geschehen muß, und als wir einige Male keinen Sauerstoffverbrauch konstatieren konnten, zeigte sich immer, daß der Verschluß schadhaf war. Ergänzt wurden diese Versuche durch Gasanalysen aus der Lunge. Zu diesem Zwecke wurde ein kleines Stück des Gehäuses weggebrochen und eine Mikropipette durch die Wand der geschlossenen Lunge gestochen, mittels einer Schraube wird etwas Luft aufgesogen und analysiert. Die gefundenen Werte kamen nicht unter 11% und betragen 17,8%, 17,6%, 16,9%, 16,7%, 11,2%, 11%¹. Zum Vergleich die mit der ersten Methode gefundenen Werte: 19,5%, 17%, 17%, 15%, 11,8%, 8%, 4%; *Tabelle O* zeigt den Verlauf zweier Versuche als Beispiel. Aus dem Verlauf der Versuche (siehe *Tabelle*) zeigte sich, daß unter 10% Sauerstoffgehalt nicht viel O₂ mehr aufgenommen wird, obwohl die Versuche mehr als eine Stunde dauerten. Der Sauerstoffverbrauch einer Lunge, welche nicht von der Umwelt abgeschlossen ist, verläuft viel schneller, und darum ist es unwahrscheinlich, daß die Kohlensäure hier als Ursache des langsameren Ablaufes anzusprechen ist. Bereits HESSE bewies, daß die Kohlensäure einen starken Einfluß auf den Sauerstoffverbrauch ausübt.

Diese Befunde bestätigen die Annahme, daß für *Helix pomatia* die Sauerstoffaufnahme unterhalb 10—11% sehr schwierig wird. Diese Befunde stehen im Einklang mit denjenigen von W. LIEBSCH, siehe S. 42. Die Luftproben mit 11 und 11,2% O₂ aus der Lunge wurden knapp vor dem Wiederöffnen der Lunge aus dieser gesogen. Die Sauerstoffaufnahme unterhalb dieser Werte vollzieht sich so langsam, daß von einer Sauerstoffbefriedigung keine Rede sein kann. Auch stimmen meine Resultate mit den Befunden BEGEMANN'S überein, welcher im venösen *Helix*-Blut 10,8% Sauerstoff fand.

Zusammenfassung. Im ersten Kapitel wurde gezeigt, daß die Atmungsbewegungen vor allem in sauerstoffarmem Milieu auftreten (mit

¹ Die zwei letzten Lungenluftproben werden kurz vor dem Öffnen der Lunge aufgesogen.

weniger als 9—11%), daß die Kohlensäure auf diese Reaktion keinen Einfluß ausübt und daß (wenn Atmungsbewegungen ausgeführt werden können), in einem Milieu mit mehr als 11% Sauerstoff keine Diffusionsregelung als Folge des Sauerstoffmangels oder der vorhandenen Kohlensäure vorhanden ist. Kapitel 3 brachte uns Befunde, welche damit vollkommen übereinstimmen, da sich in der Lungenluft stets mehr als 10% Sauerstoff befand. Die Ausnutzung des Sauerstoffvorrates unterhalb der erwähnten Menge vollzieht sich bei den mit Glimmer abgeschlossenen Schnecken sehr langsam. Schon die Versuche bei denen schnell aufeinanderfolgenden Ventilationsbewegungen in einem Milieu mit ungefähr 9% Sauerstoff auftreten, zeigten uns, daß *Helix* in diesem Milieu nicht viel Sauerstoff mehr aufnimmt, zumindest nicht genug, um seinen Bedarf zu decken; die Analysen haben die Vermutung nun bestätigt. Daß es ziemlich lange dauert, bis die mit Glimmer abgeschlossenen Schnecken ihren Sauerstoff aufgebraucht haben, kann sicherlich der beeinflussenden Wirkung der angehäuften Kohlensäure zuzuschreiben sein (vergleiche auch HESSE). Das Herz schlägt langsamer (siehe Kapitel 4) und schon diese Tatsache genügt, um den verminderten Verbrauch zu erklären.

Kapitel 4.

Über die Beeinflussung des Herzrhythmus bei *Helix pomatia*.

Einleitung.

Wie bereits WOLVEKAMP in seiner Mitteilung nach Untersuchungen von A. P. A. WILLEMS über das Herz der Weinbergschnecke anführte, hat man sich bei einer Untersuchung der Herzfunktion drei Fragen zu stellen:

1. Was ist die Ursache des Herzrhythmus?
2. In welcher Weise wird bei mehrkammerigen Herzen ein koordiniertes Zusammenarbeiten der verschiedenen Teile ermöglicht; und wie entsteht in jedem Herzteil eine sich regelmäßig vom venösen bis zum arteriellen Ende fortpflanzende Kontraktionswelle?
3. Wie werden die Bewegungen des Herzens: Die Schnelligkeit des Rhythmus, Größe des Schlagvolumens und Koordination beeinflusst von inneren und äußeren Faktoren?

Ich will im besonderen auf die Beantwortung der dritten Frage eingehen, da ich einige den Herzrhythmus betreffende Faktoren gefunden zu haben meine.

Bekanntlich ist die Funktion des *Helix*-Herzens in hohem Maße von der guten *Füllung* abhängig, ja es soll ohne gute Herzfüllung gar nicht funktionieren. BIEDERMAN fand, daß eine erhöhte Füllung, insofern sie nicht zu rasch stattfindet, eine Erhöhung der Herztätigkeit ergibt; das Herz wird dann in einen tetanischen Zustand versetzt, welcher erst verschwindet, wenn man den Ventrikel erwärmt oder örtlich reizt. v. SKRAMLIK fand bei *Haliothis tuberculata* eine besondere Abhängigkeit der Herzwirkung von dem Füllungsgrade. Beschränkung der Blut-

zufuhr verminderte die Herzfunktion. CARLSON sah eine Zunahme der Schlagfrequenz bei zunehmender Belastung des Herzens. Stärkere Füllung und *Ausdehnen* des Herzens bewirken beide eine Erhöhung der Herzfähigkeit. Die Autoren verweisen also hauptsächlich auf die Dehnung oder Füllung des Herzens. WILLEMS erklärte aus der abwechselnden Dehnung von Atrium und Ventrikel die Herzkoordination. Entfernt man das Schneckenherz aus dem Körper, dann schlagen das Atrium und der Ventrikel in einem spezifischen Rhythmus. WILLEMS gelang es nun durch Ausspannen des Herzens zwischen zwei Zirkelspitzen beide Teile wieder synchron schlagen zu lassen und erklärte diese Erscheinung durch den Umstand, daß der sich jeweils kontrahierende Herzteil den ruhenden dehnt, dadurch seine Erregbarkeit so steigert, daß seine eigene folgende Systole nunmehr einsetzt; denn jeder Herzteil hat seine eigene Automatic. Bereits SPALLANZANI war bekannt, daß die *Temperatur* auf die Herzfähigkeit einen Einfluß ausübt, denn bei sehr niederen Temperaturen steht das *Helix*-Herz beinahe still. BIEDERMAN fand bei einer Temperatur von 38—40° C eine Frequenz von 80—100 Herzschlägen. Beim Kriechen nimmt die Tätigkeit zu, da mehr Blut nach dem Herzen gepumpt wird. BIERING sah, daß Zusammenpressen der Lungenvene eine Abnahme der Frequenz zur Folge hat, und zwar sinkt die Zahl von 27, 26 auf 22, 19, 12 und 10 pro Minute. Auch nach der Aortenunterbindung tritt eine ähnliche Reaktion auf.

Wenn wir nachgehen, welche beeinflussende Faktoren auf den Herzrhythmus bekannt sind, dann kommen in Frage: 1. Temperatur, 2. Füllung, 3. Dehnung.

Eigene Untersuchung.

§ 1. Einfluß der Atmungsbewegung und Sauerstoffspannung auf den Herzrhythmus von *Helix pomatia*.

Da beim Schließen der Atmungsöffnung bei *Helix* die Lungenwand gegen die Gehäuse angedrückt wird, und die Herzfähigkeit von der Füllung abhängig ist, also von der Blutzufuhr, schien es mir ratsam, zu untersuchen, welchen Einfluß die Ventilationsbewegungen auf den Herzrhythmus haben. Es schien nicht unmöglich, daß die Blutzufuhr durch diese Bewegung beeinflusst werden könnte.

Mit Salzsäure wurde der über dem Herzen gelegene Teil der Schale durchsichtig gemacht und nun zeigte sich, daß in der Tat *beim Schließen der Atmungsöffnung der Herzschlag sichtbar verlangsamt wird*, manches Mal sogar das Herz zum Stillstand kommt, um gleich nach dem Öffnen wieder normal zu pulsieren. Diese Beeinflussung ist so typisch, daß man an der Art der Atriumkontraktion sehen kann, ob die Atmungsöffnung zu oder offen ist. Diese Hemmung der Herzbewegung findet vor allem in sauerstoffarmer Umgebung statt. Hieraus läßt sich ableiten, daß die Intensität der Ventilation vom Sauerstoffmangel abhängig ist. *In Stickstoffmilieu (2% O₂) ist die Hemmung sehr stark, das Herz steht zeitweise still* oder das Atrium bekommt den sogenannten „Vorschlag“, d. h. es preßt erst die Hälfte aus und erst danach leert es sich normal. In normaler Umgebung hat lange nicht jede Schließung eine Hemmung zur Folge, was hingegen bei sauerstoffarmem Milieu der Fall ist. Ist die

Lunge offen, dann schlägt das Herz in Stickstoffumwelt beinahe normal und darum dürfte die *Störung* der Herztätigkeit *nicht durch Sauerstoffmangel*, sondern durch die *Atmungsbewegung verursacht* werden. Ersetzt man die sauerstoffarme Umgebung durch Luft oder Sauerstoff, dann tritt die Sperreaktion ein und die Herztätigkeit ist *gleich* wieder normal.

Erläuterung der Tabellen.

Tabelle A. In normalem Milieu betrug die Zahl der Herzschläge vom Versuchstier I pro Minute ± 40 ; in Stickstoffmilieu bei geöffneter Lunge 44—34, bei geschlossener 20—16 pro Minute.

Tabelle A. Tier I.

Mischung	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung	Herzschläge in 1 Minute	
Luft	morgens	21 in 38''	o	38	
		19 „ 30''	o		
	19 „ 30''	o			
	mittags	20 „ 30''	o		40
N ₂	—	15 „ 30''	o	44	
		22 „ 30''			
		40 „ 68''	o		
		34 „ 60''			38
		17 „ 45''	o		34
		6 „ 18''	z		22
		8 „ 25''	z		20
		4 „ 10''	z		18
4 „ 15''	z	24			
			z	16	

Tabelle B. Versuchstier A und B. In Luft betrug die Frequenz pro Minute: A = 34, B = 36; in Stickstoff: A = 18, B = 18; wurde Sauerstoff hinzugefügt, dann fand sich für A = 35, B = 40; wurde hierauf der Sauerstoff wieder durch Stickstoff ersetzt, dann ging die Frequenz wieder auf A = 24 und B = 16 zurück, während die Lunge ventiliert.

Tabelle C. Versuchstiere B und C. Kontrolltier A. Anzahl Herzschläge pro Minute: A = 22, B = 28, C = 30 (in Luft bei geöffneter, 20 bei geschlossener Lunge. B und C wurden in Stickstoffmilieu gebracht und die Frequenz sinkt von C auf 12, in geschlossenem, 26 in geöffnetem Zustande, B = 18—26 bei geöffnetem, 14 bei geschlossenem Lungenstande. Nun wurde C in Sauerstoff gebracht, der Herzschlag stieg auf 42 pro Minute, nach dem Zurückbringen in Stickstoff sinkt die Frequenz wieder auf 22—24 bei geöffneter, 6—12 bei geschlossener Lunge. In Sauerstoff zurückgebracht steigt sie wieder auf 40—44. Bei diesem Tiere hat scheinbar auch Sauerstoffmangel einen Einfluß auf die Pulsation, für B war der Sauerstoffeinfluß nicht merkbar.

Tabelle B.

Mi- schung	Zeit	Tier A			Tier B			
		Anzahl der Herz- schläge	Zustand der Atem- öffnung	Herzschläge in 1 Minute	Anzahl der Herz- schläge	Zustand der Atem- öffnung	Herz- schläge in 1 Minute	
Luft	Beginn 3 ^h 23'	34 in 60''	o	34	36 in 60''	o	36	
					37 „ 60''			
N ₂	33'	31 „ 60''	o	31	31 „ 70''	z	27	
	35'				10 „ 35''		20 „ 70''	18
O ₂	50'	35 „ 60''	o	35	40 „ 60''	o	39	
	58'				34 „ 60''			38 „ 60''
N ₂	4 ^h 3'	27 „ 60''	o	26	17 „ 60''	o	16	
	7'				27 „ 60''			+
	13'				24 „ 60''			z
	18'				sehr unre- gelmäßig			

Tabelle D. Versuchstiere D und E. E befindet sich in einem Exsikkator, Feuchtigkeitsgrad 25%, Frequenz per Minute 25—29. Sowohl nach 1¹/₂ Stunden als auch noch nach 1 Tage ist die Zahl die gleiche. Die Herzfrequenz des Tieres D in Sauerstoffmilieu = 17 pro Minute, in Stickstoff 16 (wobei 8 Vorschläge mit eingerechnet sind), in Sauerstoff zurückgebracht wieder 20 Schläge pro Minute.

Zusammenfassung. Das Schließen der Lunge übt einen hemmenden Einfluß auf die Herztätigkeit aus, in *Stickstoffmilieu* kommt diese Hemmung *deutlicher* zum Ausdruck *als in normalem Milieu*. In *geöffnetem Lungenzustande* schlägt das Herz in einem *Stickstoffmilieu* beinahe *ebenso schnell* als in einer *normalen Umwelt*. Das Sinken der Sauerstoffspannung hat als solches wenig Einfluß, vielmehr ist es die hierdurch entstehende Ventilationsbewegung, welche wirksam wird.

Wie verhält es sich mit dem Einfluß der Kohlensäure auf die Herztätigkeit?

§ 2. Über den Einfluß der Kohlensäure auf die Herztätigkeit bei *Helix pomatia*.

Werden die Versuchstiere nun in kohlensäurereichem Milieu untersucht, dann ist ersichtlich, daß die Herztätigkeit enorm abnimmt, während die Lunge stets geöffnet bleibt, es findet kein Vorschlag statt und Füllung und Entleerung des Herzens findet langsam statt. Der Herzschlag kann so unbedeutend werden, daß er als solcher nicht mehr sichtbar ist. Der

Tabelle C.

Mi- schung	Zeit	Tier B			Tier C			Kontrolle A		
		Anzahl der Herz- schläge	Zustand der Atem- öffnung	Herzschläge in 1 Minute	Anzahl der Herz- schläge	Zustand der Atem- öffnung	Herzschläge in 1 Minute	Anzahl der Herz- schläge	Zustand der Atem- öffnung	Herzschläge in 1 Minute
Luft	2 ^h 10'	28 in 60''	o	28	40 in 100''	o	24	20 in 53''	o	22
		29 „ 60''	o	29	29 „ 60''	o	29			
		28 „ 60''	o	28	30 „ 60''	o		12 „ 40''	z	18
N ₂	39'	20 „ 60''	z	20	20 „ 60''	z	20			
		18 „ 60''	o	18	12 „ 60''	z	12	23 „ 60''	o	23
		3 „ 13''	z	14	3 „ 7''	o	26			
O ₂	3 ^h 16'	3 „ 7''	o	26						
		42 „ 60''	o		42 „ 60''	o				
		19 „ 60''	o	19	41 „ 60''	o	41			
N ₂	27'	43 „ 60''	o		43 „ 60''	o				
		18 „ 60''	o	18						
		15 „ 60''	z	15	40 „ 60''	o	40			
O ₂	31'	15 „ 60''	z		24 „ 60''	z	24			
		15 „ 60''	z		12 Vor- schläge					
		6 „ 60''	z	6						
O ₂	43'									
		18 in 58''			18 in 58''					
		4 „ 45''	z		4 „ 45''	z	6	19 in 57''	o	20
O ₂	52'	3 „ 8''	o		3 „ 8''	o	22			
		5 „ 15''	o		5 „ 15''	o	20			
		2 „ 12''	z		2 „ 12''	z	10			
O ₂	55'	2 „ 5''	o		2 „ 5''	o	24			
		2 „ 10''	z		2 „ 10''	z	12			
		23 in 58''	o	24	39 „ 58''	o	40			
O ₂	8'	20 „ 58''	o	21	43 „ 58''	o	44			
		12 „ 30''	o	24				18 „ 57''	o	19
		20 „ 57''	o	21						
Luft	27'	18 „ 57''	o	20	35 „ 57''	z	36			
		18 „ 57''	o	20						

Kohlensäuregehalt betrug meist 10—30% (nur einmal 3%) und 20% Sauerstoff und es zeigte sich, daß bei *niedерem* Gehalte an Kohlensäure eine Wirkung *nicht* ausbleibt (hierauf beziehen sich Tabelle E, F, G, H). Ersetzt man kohlenensäurereiches Milieu durch sauerstoffreiches und kohlenäurefreies, *dann dauert es geraume Zeit bis der normale Herzschlag wieder eintritt*. Schließen wir wieder das Gehäuse mit Glimmer ab, dann

Tabelle D.

Mi- schung	Zeit	Tier D			Tier E im Exsikkator			Kontrolle L		
		Anzahl der Herz- schläge	Zustand der Atem- öffnung	Herzschläge in 1 Minute	Anzahl der Herz- schläge	Zustand der Atem- öffnung	Herzschläge in 1 Minute	Anzahl der Herz- schläge	Zustand der Atem- öffnung	Herzschläge in 1 Minute
Luft	Beginn									
	11 ^h 10'	21 in 57''	z	22	27 in 57''		28	26 in 57''	z	27
O ₂	35'	15 „ 57''	z	16						
	47'				26 „ 57''	o	26			
N ₂	52'	15 „ 57''	o	16	26 „ 57''	o				
	12 ^h	16 „ 57''	o	17				23 „ 57''		24
O ₂	2'									
	15'	16 „ 57'' doch 8 Vorschl.	z	16	24 „ 57''	o	25	20 „ 57''		21
O ₂	48'				25 „ 57'' usw.	o	26			
	48'30''	19 in 57''	o	20						

bemerken wir, wie zusehends die Herztätigkeit träger wird; nach einer halben Stunde sinkt die Frequenz von 25 auf 8 pro Minute und nach einer Stunde von 25 auf 13 (auf diese Versuche beziehen sich Tabelle L und j). Die *Temperatur übt einen Einfluß aus*, und zwar *steigt* bei zunehmender Temperatur die Zahl der Herzschläge. *Undeutlich ist, wie die Kohlensäure diesen Einfluß ausübt.*

Erläuterung der Tabellen E bis L.

Tabelle E. Versuchstier A und A₁. A wird in kohlensäurereiches Milieu gebracht und in 27 Minuten sinkt der Herzschlag von 20 auf 5 pro Minute; hierauf Ersatz der Kohlensäure durch sauerstoffreiches aber kohlensäurefreies Milieu: Nach 5 Minuten ist die Frequenz 9, nach 9 Minuten 14, *nach 31 Minuten* 19 pro Minute. Versuchstier A₁ kommt in Stickstoffmilieu und nach einer Stunde beträgt die Herztätigkeit 9 Schläge pro Minute *während des Geschlosseneins*; wird nun Sauerstoff durchgeleitet, *dann* schlägt das Herz bald wieder normal, d. i. *nach 2 Minuten* wieder 26mal pro Minute. (Diese Zahl ist selbst größer als vor dem Versuch.)

Tabelle F. Versuchstier A₁. Frequenz vor dem Versuch 20, kommt in kohlensäurereiches Milieu und nach einiger Zeit ist der Herzschlag so gering geworden, daß er nicht mehr bemerkbar ist; hierauf wurde Sauerstoff eingeleitet und nach 10 Minuten ist der erste Herzschlag wieder zu sehen und die Frequenz beträgt nach 25 Minuten 8, nach 30 Minuten 15 und nach 1¹/₂ Stunden 17 Schläge, also weniger als bei Versuchsbeginn.

Tabelle E.

Tier A					Tier A'					
Mischung	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung	Herzschläge in 1 Minute	Mischung	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung	Herzschläge in 1 Minute	
15% CO ₂ 65% O ₂	Anfang				N ₂	1h57'	18 in 57''	o	19	
	2h 1'	20 in 58''	o	21		2h15'	16 „ 57''	z	8+8	
	15'	16 „ 58''	o	17						
	23'	12 „ 58''	o	13						
	29'	6 „ 58''	o	7						
	34'	6 „ 58''	o	7						
	45'	4 „ 58''	o	5						
	3h10'	4 „ 58''	o	5						
	11'	2 „ 58''	o	3						
	36'									
O ₂	38'30''	4 „ 58''	o	5	O ₂	30'				
	41'	8 „ 58''	o	9		32'	25 „ 58''	o	26	
		13 „ 58''		14		39'	23 „ 58''	o	24	
	4h 7'	18 „ 58''	o	19						

Tabelle F.

Tier A ₁					Tier C						
Mischung	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung	Herzschläge in 1 Minute	Mischung	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung	Herzschläge in 1 Minute		
Luft	10 ^h	20 in 58''	o	21	Anfang	2h10'	17 in 57''	o	18		
		20 „ 58''	o	21			21 1/2% CO ₂	27'	13 „ 57''	o	14
CO ₂ u. O ₂	5'	11 „ 35''	z	20	20% O ₂	35'	7 „ 57''	z	8		
		sehr		?			78,5% N ₂	37'	10 „ 57''	o	11
		schwach, nicht zu sehen						43'	8 „ 57''	o	9
O ₂	23'	Herzschl. wieder zu sehen			50'	7 „ 57''		o	8		
		35'	6 in 58''	o			7				
		48'	7 „ 58''	o			8				
		11 ^h 3'	14 „ 58''	o			15				
		14'	16 „ 58''	o			17				
		55'	16 „ 58''	o			17				

Tabelle G. Versuchstier C und C₁. Versuchstier C₁ befindet sich in einem Kohlensäure-Sauerstoffgemenge und während die Frequenz erst bei geschlossener Lunge 16 betrug, sinkt sie in diesem Gemenge nach 3'

auf 9 und nach 33' auf 5 Schläge pro Minute. Versuchstier C kommt in Stickstoff, die Zahl der Herzschläge beträgt bei geöffneter Lunge 18, bei geschlossener ± 10 pro Minute. Versuchstier C und C₁ werden dann in Sauerstoff gebracht und die Zahl der Schläge beträgt nach 5' bei C₁ 10, nach 30' 15 pro Minute; von C beträgt sie nach 2' 15, nach 13' 16 Schläge.

Tabelle G.

Versuchstier C ₁					Versuchstier C					
Mischung	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung	Herzschläge in 1 Minute	Mischung	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung	Herzschläge in 1 Minute	
Luft	9 ^h 48'	15 in 57''	z	16	N ₂	11 ^h 14'	15 in 57''	z	16	
	50'	14 „ 57''	z	15		17'	13 „ 57''			
	52'	15 „ 57''	z	16			3 „ 20''	z	9	
10% CO ₂ O ₂	10 ^h 3'				O ₂		6 „ 20''	o	18	
							25'	9 „ 50''	z	11
		6'	8 „ 57''	o		9	35'	8 „ 57''	z	9
		25'	4 „ 57''	o		5	50'	7 „ 57''	z	8
O ₂	36'	4 „ 57''	o	5	50'					
	37'				52'	14 „ 57''	o	15		
	42'	9 „ 57''	o	10	12 ^h 3'	15 „ 57''	o	16		
	11 ^h 10'	14 „ 57''	o	15						

Tabelle H. Versuchstier A₁ und A₂, Herzfrequenz von A₁ in normalem Milieu 20 pro Minute, von A₂ unter gleichen Umständen 18. A₁ kommt in

Tabelle H.

Tier A ₁					Tier A ₂				
Mischung	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung	Herzschläge in 1 Minute	Mischung	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung	Herzschläge in 1 Minute
CO ₂ u. O ₂	Beginn				Luft	10 ^h	17 in 57''		18
	10 ^h 7'	20 in 57''	o	21	N ₂	10'			
O ₂	23'	6 „ 57''	o	7	30'	13 „ 57''	z	14	
	35'					wieder			
	11 ^h 3'	14 „ 57''	o	15		vorschla-			
	14'	16 „ 57''	o	17		gen wäh-			
						rend der			
						Zeit des			
					O ₂	45'			
						47'	18 in 58''	o	19
						11 ^h 15'	17 „ 58''	o	18

kohlensäurereiches Medium, A_2 in Stickstoff. Nach 16' beträgt die Zahl der Herzschläge von $A_1 = 7$ und nach 20' von $A_2 = 14$ pro Minute; werden die Tiere hierauf in Sauerstoffmilieu gebracht, dann beträgt die Frequenz für A_1 nach 30' = 16 und von A_2 nach 2' = 18 pro Minute.

Tabelle J. Versuchstier A und B, beide durch Glimmerplättchen abgeschlossen; C ein Kontrolltier. Sinken der Schlagzahl von A in 23' von

Tabelle J.

A unter Glimmer				B unter Glimmer				C Kontrolle in Luft						
Temperat. in °C	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung Herzschläge i. I'	Temperat. in °C	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung Herzschläge i. I'	Temperat. in °C	Zeit	Anzahl der Herzschläge	Zustand der Atemöffnung Herzschläge i. I'			
19	Beg.			19	Beg.									
	10 ^h 5'	19 in 60''	z	19	20	11 ^h 40'	25 in 60''	o	25	27	2 ^h 42'	42 in 60''	o	42
	12'	25 „ 60''	o	25		48'	26 „ 60''	o	26		3 ^h 15'	43 „ 60''	o	43
	33'	16 „ 60''	o	16	12 ^h	16 „ 60''	o	16	22	4 ^h 38'	32 „ 60''	o	32	
	35'	8 „ 30''	o	16		30'	13 „ 60''	o	13					
	52'	14 „ 60''	o	14	27	1 ^h 10'								
	11 ^h 14'	14 „ 60''	o	14		40'	20 „ 60''	o	20					
	24'	16 „ 60''	o	16		2 ^h	Glimmerweg-							
20	41'	16 „ 60''	o	16			genommen							
27	12 ^h 25'	20 „ 60''	o	20			men							
	40'	20 „ 60''	o	20										
22	4 ^h 30'	15 „ 60''	o	15	22	5'	20 in 60''	o	20					
						20'	23 „ 60''	o	23					
						23'	12 „ 31''	o	23					
						26'	23 „ 60''	o	23					
						4 ^h 34'	19 „ 60''	z	19					

25 auf 16 und von B in 42' von 26 auf 13. *Einfluß der Temperatursteigerung von 20° auf 27° C.* Nun steigt die Frequenz bei B von 13 auf 20 und bei A von 16 auf 20. (Die Atmungsöffnung des Kontrolltieres stand stundenlang weit offen, obwohl es sehr trocken war.)

Tabelle L. Versuchstier B mit Glimmerverschluß. Nach 50' beträgt die Frequenz nur mehr 8 pro Minute gegen 17 zu Beginn des Versuches; sobald das Glimmerfenster wieder entfernt war, stieg die Zahl der Herzschläge wieder auf 16, also beinahe normal. Tier C. auch unter Glimmer. 1^h 30' beträgt die Frequenz nunmehr 13 pro Minute. 1^h 30' wird die Temperatur auf 27° gebracht, nun stieg die Zahl wieder auf 20.

Zusammenfassung. Es wurden also drei Faktoren gefunden, welche auf die Herztätigkeit ihren Einfluß ausüben: 1. die Atmungsbewegungen, 2. die Kohlensäure, 3. Sauerstoffmangel. Völliger Mangel an Sauerstoff macht sich aber nicht direkt fühlbar.

Tabelle L.

Temperatur in °C	Tier B unter Glimmer				Tier C unter Glimmer			
	Zeit	Anzahl der Herz- schläge	Zustand der Atem- öffnung	Herz- schläge in 1 Minute	Zeit	Anzahl der Herz- schläge	Zustand der Atem- öffnung	Herz- schläge in 1 Minute
22	Beginn				Beginn			
	9h40'				11h40'	25 in 60''	o	25
	45'	17 in 60''	o	17	48'	26 „ 60''	o	26
		16 „ 60''	o	16	12h30'	16 „ 60''	o	16
	52'	13 „ 60''	o	13	1h30'	13 „ 60''	o	13
	10h 8'	11 „ 60''	o	11	40'	20 „ 60''	o	20
27	12'	11 „ 65''	o	11				
	35'	8 „ 60''	o	8				
	11h10'	5 „ 60''	o	5				
	13'	8 „ 60''	o	8				
	23'	7 „ 60''	o	7				
	24'	Glim- mer weg- genom- men						
	25'	12 in 60''	o	12				
	26'3''	16 „ 60''	o	16				
40'	18 „ 60''	o	18					

Für eine regelmäßige Tätigkeit des Herzens sind also nötig: daß die Herzfüllung nicht behindert wird, daß genügend Sauerstoff vorhanden ist und daß vor allem die gebildete Kohlensäure entfernt wird oder werden kann.

Schlußbetrachtung.

Es wurde in der Literatur behauptet, daß das Schließen der Lunge bei *Helix pomatia* eine Abwehr gegen Austrocknen sei, wir wissen aber nun, daß diese Reaktion dem Mengen der eingeatmeten Luft mit der Lungenluft dient. In den meisten Fällen ist also das Schließen eine Atmungsbewegung. In Übereinstimmung hiermit ist die Beobachtung, daß kein Schließen beobachtet wurde, wenn die Versuchstiere aus einem feuchten in ein trockenes Milieu gebracht wurden; falls die Tiere auf Veränderung des Feuchtigkeitsgrades reagieren (was mitunter vorkommt) so handelt es sich hierbei doch nicht um eine spezifische Reaktion; auch wird dann die Lunge nicht plötzlich geschlossen, sondern weiter geöffnet. Da nicht alle Versuchstiere auf Veränderungen des Feuchtigkeitsgehaltes gleich reagieren, ist es möglich, daß der Wassergehalt des Körpers dabei eine Rolle spielt, um so mehr als Tiere, welche aus trockenem Milieu kommen, am stärksten darauf reagieren. Wie ich bereits bemerkte, ist nicht das Schließen der Lunge, sondern das Aufgeben der Kriechbewegung ein Mittel, um die Lunge vor dem Aus-

trocknen zu beschützen. Ein kriechendes Tier verbraucht mehr Sauerstoff, erschöpft schneller seinen Vorrat, macht mehr Atmungsbewegungen (was deutlich wahrnehmbar ist) und mengt also fortwährend die Lungenluft mit trockener Luft. Ein ruhendes Tier macht nicht viel Atmungsbewegungen, außerdem kann der Sauerstoffverbrauch durch die gebildete Kohlensäure beeinflußt werden, wenn diese nicht stets entfernt wird, und demzufolge sinkt die Zahl der Atmungsbewegungen noch mehr.

Sowohl in der alten als auch in der moderneren Literatur (LIEBSCH), wird immer wieder behauptet, daß die Bewegungen der Atmungsöffnung keine Regelmäßigkeit zeigen. Aus meinen Untersuchungen ging jetzt hervor, daß wir in der Tat Faktoren kennen, welche auf die Atmungsbewegung als auch auf die Größe der Atmungsöffnung einen regelnden Einfluß ausüben. Wir wissen, daß die Atmungsbewegungen (und damit das Schließen der Lunge) vom Sauerstoffverbrauch abhängig ist, verbraucht das Tier viel Sauerstoff, dann ist der zur Verfügung stehende Sauerstoff bald bis auf 11% erschöpft und es folgt die Atmungsbewegung. Führt die Schnecke keinerlei Bewegungen aus, dann werden diese Atmungsbewegungen ziemlich regelmäßig verlaufen, aber die geringste Bewegung wird diese Regelmäßigkeit stören. Außerdem kommt hinzu, daß die Kohlensäure den Sauerstoffverbrauch hemmt, so daß auch die Kohlensäure Anlaß zu Störungen dieser Regelmäßigkeit in den Atmungsbewegungen geben kann. Beim Sauerstoffverbrauch spielt natürlich auch die Temperatur eine Rolle. Leider kennt man gegenwärtig noch keine Methoden, um *Helix* unter Standardbedingungen zu bringen, um alle regelnde Faktoren gleichzeitig in der Hand zu haben. Es braucht nun nicht zu verwundern, daß die Atmungsbewegungen unregelmäßig verlaufen (mithin also auch Öffnen und Schließen der Atmungsöffnung). Die Lungenöffnung verändert stets ihre Größe und auch hierin fehlt eine gewisse Regelmäßigkeit, doch ergab sich aus den Versuchen, daß auch in dieser Hinsicht regelnde Faktoren auftreten. Es sei hier vor allem noch darauf hingewiesen, daß das *Schließen auf die Inspiration folgt*; nur ein Stillstand der Atmungsbewegungen ermöglicht es den Faktoren, welche die Größe der Öffnung regeln, ihren Einfluß ungehindert geltend zu machen. Diese regelnden Faktoren sind nun: Kohlensäure, Sauerstoff, Wasserdampfspannung und vielleicht auch die Temperatur. (Von dieser konnte allerdings wenig bemerkt werden.) Alle diese Faktoren können eine Vergrößerung der Atmungsöffnung bewirken. Die Kohlensäure kann ein diffusionsregelnder Faktor sein, spielt aber nur dann eine Rolle, wenn die Atmungsbewegung still steht. Da die Kohlensäure auch auf die Herztätigkeit einen lähmenden Einfluß ausübt, ist es nicht unmöglich, daß das Aufsperrn auch eine Art Lähmung darstellt. Die Kohlensäure wird wahrscheinlich auch eine Rolle spielen, wenn die Schnecke ihr Epiphragma gebildet hat und einer längeren Ruheperiode entgegengeht.

Bekanntlich halten die Schnecken einen Winterschlaf und schon SPALLANZANI behauptete, daß die Schnecken dann keinen Sauerstoff verbrauchen. Infolge der niederen Temperatur steht das Herz still und der Sauerstoffverbrauch wird gehemmt. DUBOIS schrieb den Winterschlaf der Kohlensäurewirkung zu und fand, daß Winterschnecken mehr Kohlensäure enthalten als Sommerschnecken. STEKHOVEN untersuchte den Sauerstoffverbrauch von Tieren, welche sich unter dem Epiphragma befanden und verglich diesen Verbrauch mit dem normaler Tiere und solcher, deren Deckel durchbohrt war. Schnecken ohne Deckel verbrauchten ungefähr zweimal soviel Sauerstoff als solche mit durchbohrtem Epiphragma und diese wieder ungefähr zweimal soviel als Tiere, welche ganz von ihrem Deckel bedeckt waren. Außerdem hat die Temperatursteigerung schlafender Schnecken eine Vermehrung des Sauerstoffverbrauches zur Folge. STEKHOVEN glaubt, daß die erhöhte Diffusion von Kohlensäure und Sauerstoff durch das Epiphragma diese Verbrauchserhöhung erklären kann und daß bei niederer Temperatur zu wenig Sauerstoff durch das Epiphragma diffundiert; auf S. 42 schreibt er: „Hieraus läßt sich vielleicht teilweise die Tatsache erklären, daß *Helix* durch Wärme aus dem Winterschlaf (CO_2 -Narkose) erweckt werden kann. Das Epiphragma hält den Winterschlaf aufrecht und läßt weiter weniger Sauerstoff hindurchtreten als selbst das winterschlafende Tier verbrauchen würde, wenn es seiner habhaft werden könnte.“ Ich bin allerdings der Meinung, daß der Winterschlaf in der Tat durch die Kohlensäure verursacht wird, denn wenn die Schnecke infolge von Trockenheit oder niederer Temperatur einen Deckel bildet, wird die sich anhäufende Kohlensäure lähmend auf die Herztätigkeit wirken, es kann selbst zum Stillstand kommen und der Sauerstoffverbrauch wird demzufolge abnehmen. Wie gezeigt wurde, schlägt das Herz bei zunehmender Temperatur und Kohlensäureanhäufung schneller — der Verbrauch nimmt zu — und der sich geltend machende Sauerstoffmangel veranlaßt die Schnecke, sich auszustülpen und den Deckel zu öffnen (das Ausstülpen bei Sauerstoffmangel kommt oft vor, und zwar auch in kohlen-säurereichem aber sauerstoffarmem Milieu). Meiner Meinung nach ist der gesteigerte Sauerstoffverbrauch bei steigender Temperatur nicht so sehr an eine stärkere Diffusion von Sauerstoff und Kohlensäure durch das Epiphragma gebunden, sondern mehr an eine damit zusammenhängende gesteigerte Herztätigkeit. Eine konstante Temperatur und die Kohlensäureanhäufung können also einen Schlafzustand hervorrufen, welcher die Folge des Herzstillstandes und der daraus hervorgehenden langsameren Funktionen ist. Zum Zustandekommen des Winterschlafes ist nicht ein Sinken der Temperatur nötig, sondern daß diese nicht zuviel schwankt und daß die Schnecke vor allem keine Bewegung macht (Folge der Trockenheit), dadurch bekommt die Kohlensäure Gelegenheit, sich anzuhäufen.

Zusammenfassend können wir sagen:

1. Der Gasstoffwechsel zwischen Milieu und Atmungsorgan wird bei *Helix pomatia* durch Atmungsbewegungen ermöglicht, welche einsetzen, wenn der Sauerstoffgehalt des Lungenvorrates unter 9—11% O₂ sinkt; von einer Diffusionsregelung ist unter normalen Umständen nichts zu bemerken.
2. Auf Veränderungen des Feuchtigkeitsgrades des Milieus reagiert *Helix* mit dem *Offenhalten der Atmungsöffnung*. Die Reaktion findet in der Richtung trocken-feucht und feucht-trocken statt. Luftbewegung und Absorbieren der gebildeten Kohlensäure können diese Reaktion unterdrücken.
3. In Stickstoffmilieu „keucht“ *Helix* bald. (Unter „Keuchen“ verstehen wir ein schnelles Aufeinanderfolgen von öffnen und schließen der Lunge.)
4. In einem Milieu mit mehr als 11% Sauerstoff tritt diese Keuchreaktion *nicht* auf, sie setzt aber ein, wenn der Sauerstoffgehalt unter 9—11% sinkt.
5. Das Keuchen *hört* auf, wenn man die Umwelt mit 9—11% Sauerstoff gegen eine von *mehr als* 11% O₂ vertauscht (die Lunge bleibt offen). Ersetzt man das Milieu mit 9—11% Sauerstoff durch ein anderes mit 20% Sauerstoff, dann tritt eine *Sperreaktion* auf, d. h. die Lungenöffnung wird lange Zeit aufgesperrt.
6. Die Kohlensäure verändert die Reaktion auf Sauerstoffmangel oder Überfluß *nicht*, die Atmungsbewegung, ferner die Keuch- und Sperrreaktion bleiben erhalten.
7. Es wurde wahrscheinlich gemacht, daß die Kohlensäure auf die Größe der Atmungsöffnung einen Einfluß ausübt, da die Kohlensäureanhäufung in der Öffnungsnähe ein weiteres Aufsperrn bewirkt. *Eine Sperreaktion* tritt weiterhin auf, wenn wir bei in das Gehäuse zurückgezogenen Schnecken die Gehäuseöffnung mit einem Glimmerplättchen luftdicht abschließen. *Diese* Sperreaktion wird wahrscheinlich durch die *Kohlensäure verursacht*, welche durch das Fehlen einer Atmungsbewegung ihren Einfluß geltend machen kann.
8. Die Regelung der Atmungsbewegungen (regelnder Faktor O₂-Mangel) erfolgt wahrscheinlich zentral, die der Öffnungsgröße peripher.
9. Aus Analysen ging hervor, daß der Sauerstoffvorrat in der Lunge *nicht unter* 11% O₂ ausgenutzt wird, denn bei diesem Gehalte setzen wieder Atmungsbewegungen ein. Der Sauerstoffverbrauch wird stark durch das Auftreten von Kohlensäure beeinflußt.
10. Das *Schließen der Lunge* löst eine *Hemmung der Herztätigkeit* aus, und zwar erfolgt diese vor allem in sauerstoffarmer Umwelt.

11. Auf die Herztätigkeit hat Sauerstoffmangel wenig Einfluß; in Stickstoffmilieu schlägt das Herz während des Offenseins oft ebenso rasch als in Sauerstoffmilieu.

12. Die *Kohlensäure* übt eine *starke Wirkung* auf die *Herztätigkeit* aus, die Frequenz wird kleiner (auch wenn genug Sauerstoff vorhanden ist). Wenn die Schlagfrequenz unter Kohlensäureeinfluß klein ist, steigt sie nichtsdestoweniger wenn die *Temperatur erhöht* wird.

Literatur.

- Bastert, Chr.:** Über die Regulierung des Sauerstoffverbrauches aus der Lunge der Frösche. Dissertation 1929. — **Begemann, H.:** Über die Atmungsfunktion von Hämocyanin (1924). — **Biering, P.:** Untersuchung über das Kreislaufsystem usw. Z. vergl. Physiol. 1929. — **Biedermann, W.:** Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. 14. Mitt.: Über das Herz von *Helix pomatia*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. III, 89 (1884). — **v. Buddenbrock, W.:** Grundriß der vergleichenden Physiologie (1928). — **Babäck, Edm.:** Die Mechanik und Innervation der Atmung. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie 1. — **Bethe, A.:** Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. — **Carlson, A.:** Amer. J. Physiol. 16 (1906). — **Contejean, Cl.:** La respiration du limaçon. C. r. Philom. Paris, Nr 3 (Neap. Jb. 1890). — **Dubois, M. R.:** Sur le sommeil hivernal chez les Invertèbres. Ann. Univ. Lyon (1896). — **Fournier en Bunschote:** Siehe Jordan, Probleme der vergleichenden Physiologie. Die Naturwissenschaften H. 48/49 (1927). — **Gartkiewicz, St.:** Sur la respiration de l'anodonte à l'état d'activité et de repos. Arch. internat. Physiol. 20 (1922). — **Hazelhoff, E. H.:** Über die Regulation der Atmung bei Insekten und Spinnen; Diss. 1926, siehe auch Jordan. — **Hesse, O.:** Zum Hungerstoffwechsel der Weinbergschnecke. Z. Physiol. 10 (1910). — **Imbert, Fl.:** Sur le mechain. de la respiration du limaçon terrestre. J. Physiol. expér. et path. 3 (1823). — **Jordan, H. J.:** Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere (1929). — Übungen aus der vergleichenden Physiologie (1927). — Über Tiere mit inkonstanter alveolärer Gasspannung. Herausg. durch: Koninklijk zoologisch genootschap Natura Artis Magistra, Amsterdam 22 (1922). — Die Regulierung der Atmung bei Insekten und Spinnen. Z. vergl. Physiol. 5 (1927). — **Joel, A.:** Über den Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch wechselwarmer Tiere. Hoppe-Seylers Z. 107 (1919). — **Krogh, A.:** Abderhaldens Handbuch. IV., Teil 10, H. 1, Liefg. 10. — **Liebsch, W.:** Über die Atmung einiger Heliciden. Zool. Jb., Abt. Zool. u. Physiol. 46 (1928). — **Meisenheimer, J.:** Die Weinbergschnecke. Monographie einheimischer Tiere (1912). — **Potonie, H. W.:** Experimentell kritische Untersuchung über die biologische Bedeutung des Umkehrpunktes in der Atmungsintensität kaltblütiger Tiere bei steigender Temperatur. Biol. Zbl. 44 (1924). — **Reuß, H.:** Die Wirkung der Kohlensäure auf die Atmung der niederen Wirbeltiere Z. Biol. 53 (1918). — **Spallanzani, L.:** Mémoires sur la respiration. Trad. franc. etc. Genève 1803. — **Schuurmans Stekhoven, J. H.:** Über die Atmung der Schnecken *Limax agrestis* L. und *Helix pomatia*. Tijdschr. nederl. dierk. Vereen. 18 (1920). — **v. Skramlik, E.:** Untersuchung über das Kreislaufsystem bei den Weich-

tieren. Z. vergl. Physiol. 10 (1929). — **Shelford, V.:** Laboratory and Field ecology (1929). — **Thunberg:** Der Gasaustausch einiger niederer Tiere in seiner Abhängigkeit vom Sauerstoffpartialdruck. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) 19 (1905). — **Vulpian, A.:** Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveuse. Paris 1866. — **Winterstein, H.:** Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. 1. — Über die chemische Regulierung der Atmung bei den Cephalopoden. Z. vergl. Physiol. 2 (1925). — **Willems, H. P. A.:** Untersuchungen über das Herz der Weinbergschnecke, H. P. Wolvekamp: Vorläufige Mitteilung nach Untersuchungen von H. P. A. Willems (1929).

STELLINGEN.

I.

Het is nog niet verklaard, hoe de inspiratie bij *Helix Pomatia* tot stand komt.

II.

De Pulmonaten mogen niet geacht worden, te behooren bij die dieren, waarbij de gasuitwisseling tusschen milieu en ademhalingsorgaan door diffusie tot stand komt.

III.

De voordarm strekt zich uit van de mondopening tot aan de pylorus.

IV.

Uit de onderzoekingen van Loos e.a. is gebleken, dat cellen, die zich in toestand van deeling bevinden, stralen uitzenden.

V.

De argumenten voor de statolithen-theorie hebben meer bewijskracht, dan die er tegen.

VI.

Men moet, op theoretische en praktische gronden, aannemen, dat planten, bij infectie, anti-stoffen vormen.

VII.

Onderricht in de beginselen en de geschiedenis der Muziek behoort in het programma der Middelbare en Voorbereidend Hoogere scholen opgenomen te worden.

VIII.

Het is gewenscht dat a.s. leeraren zooveel mogelijk in de praktijk van het lesgeven worden bekwaamd en dat dus rectoren en directeuren b.v. in geval van ziekten van docenten, die waarschijnlijk van korteren duur zullen zijn, hun daartoe de gelegenheid schenken.

