

Die physikalische Kieme der Wasserinsekten

Von H. P. WOLVEKAMP¹, Leiden

I. Einführung

Es gibt eine beträchtliche Anzahl von Wasserinsekten, die beim Untertauchen einen Luftvorrat mit sich führen. Diese Luft wird in einigen Fällen beinahe vollkommen in dem Hohlraum zwischen Rückenseite und Elythren aufbewahrt (Imago von *Dytiscus*); in anderen Fällen aber zum grössten Teil an der Aussenseite eines Teiles des Tierkörpers mitgeführt, einem Teil, der hydrophobe Eigenschaften hat, wobei die Luft also direktem Kontakt mit dem Wasser ausgesetzt ist.

Dass diesen Luftvorräten eine Bedeutung als Sauerstoffreservoir zukommt, hat man schon lange vermutet. Jedoch wurde diese Auffassung von einigen Zoologen, die behaupteten, dass dem Luftvorrat nur eine hydrostatische Funktion beigelegt werden dürfe, bestritten (BROCHER, 1912).

Es ist unbedingt richtig, dass die Luftvorräte eine hydrostatische Funktion haben. Ein eindrucksvolles Beispiel hierfür findet sich bei THORPE², der ausführlich beschrieben hat, wie der Käfer *Elmis* mit Hilfe seines Luftvorrates, der im Subelythralraum zusammengepresst werden kann, imstande ist, sein spezifisches Gewicht abzuändern, und so aktiv zur Wasseroberfläche aufsteigen oder zum Boden zurückkehren kann.

Von EGE³ wurde zuerst nachgewiesen, dass dem Luftvorrat aber auch eine respiratorische Bedeutung zukommt, indem er mit Hilfe des Mikro-Luftanalysenapparates von KROGH⁴ die quantitative Zusammensetzung der Gasblase einiger Wasserinsekten (*Dytiscidae*, *Notonecta* und *Corixa*) nach verschiedenen Tauchzeiten bestimmte. Er wies nach, dass der prozentuale Sauerstoffgehalt sich innerhalb sehr kurzer Zeit verringert, was, da das Wasser mit atmosphärischer Luft gesättigt war, nur durch Sauerstoffverbrauch durch das Tier erklärt werden kann.

STRAUSS-DURCKHEIM hat aber schon 1828 darauf hingewiesen, dass in Fällen, in denen der Luftvorrat dem Wasser exponiert ist, diese Verringerung des Sauerstoffgehalts von einer Aufnahme von Sauerstoff aus dem Wasser in die Gasblase gefolgt werden müsse. Dieser Auffassung haben sich u.a. DUTROCHET (1833) und später COMSTOCK (1887) angeschlossen. Doch so

unabewislich diese Folgerung auch war, solange quantitative Versuchsresultate fehlten, war über die praktische Bedeutung dieses Respirationsmechanismus kaum etwas auszusagen.

Nach 1900 haben sich dann einige Untersucher näher mit diesem Atmungstypus befasst. JORDAN prägte (1927) für die als Atmungsorgan fungierende Gasblase den Namen «physikalische Kieme».

EGE¹ begründete die Theorie der Funktion der physikalischen Kieme sowohl durch theoretische Deduktionen als durch Beobachtungen und Experimente, die er im Kroghschen Institut ausführte. Die von ihm und von KROGH² entwickelte Vorstellung besagt kurzgefasst das Folgende. Die totale Gasspannung in der Gasblase beträgt infolge des Wasserdruckes etwas mehr als eine Atmosphäre. Die Sauerstoffaufnahme durch Atmung verursacht eine mehr oder weniger beträchtliche Senkung des Sauerstoffpartialdruckes. Infolgedessen diffundiert Sauerstoff aus dem Wasser in die physikalische Kieme hinein, falls das Wasser mit Luft von einer Atmosphäre Druck gesättigt ist. Die vom Tier abgegebene Kohlensäure diffundiert sehr schnell aus der Gasblase hinaus infolge der sehr grossen Löslichkeit dieses Gases. Ein Ersatz des verschwundenen Sauerstoffs durch CO₂ findet deshalb nicht statt. Bei konstantem Totaldruck des Gases wird also eine Erhöhung des Stickstoffdruckes auftreten, die ungefähr denselben Zahlenwert hat wie die Erniedrigung des Sauerstoffpartialdruckes. Der hydrostatische Druck, der Sauerstoffverbrauch und der erhöhte Stickstoffpartialdruck verursachen ein allmähliches Verschwinden der Gasblase. Für die Funktion der physikalischen Kieme ist die Grösse der mit dem Wasser in Kontakt stehenden Oberfläche des Gasvorrates von ausschlaggebender Bedeutung. (Ich möchte darauf hinweisen, dass diese Oberfläche sich in vielen Fällen während der Verkleinerung des Gasvolumens kaum ändert, da die Luftmenge bestimmte Teile des Körpers in einer relativ dünnen Schicht bedeckt, die Krümmung der freien Oberfläche also ziemlich gering ist.)

Der Stickstoff spielt eine sehr wichtige Rolle als Empfangsphase; denn in einer Sauerstoffblase findet selbstverständlich durch Sauerstoffschwund keine Verringerung des Sauerstoffdruckes statt, und es wird deshalb keine O₂-Aufnahme stattfinden, selbst nicht aus mit Sauerstoff gesättigtem Wasser. Wichtig ist

¹ R. EGE, Z. allg. Physiol. 17, 81 (1915).

² A. KROGH, *The Comparative Physiology of Respiratory Mechanisms* (Pennsylvania Press Philadelphia, 1941), 172 S.

¹ Institut für experimentelle Zoologie der Reichsuniversität, Leiden, Niederlande.

² W. H. THORPE, Biol. Rev. 25, 344 (1950).

³ R. EGE, Z. allg. Physiol. 17, 81 (1915).

⁴ A. KROGH, *The Comparative Physiology of Respiratory Mechanisms* (Pennsylvania Press Philadelphia, 1941), 172 S.

noch, dass die Diffusion des Sauerstoffs dreimal so schnell verläuft als diejenige des Stickstoffes. Infolgedessen wird, wie EGE¹ auch experimentell nachwies, eine vom Wasserinsekt mitgenommene Sauerstoffblase in mit O₂ gesättigtem Wasser viel schneller verschwinden als eine Luftblase in mit Luft saturiertem Wasser. Die obenerwähnte Theorie erklärt das merkwürdige Resultat des folgenden EGESchen Versuches. Ein Rückenschwimmer (*Notonecta glauca* L.), der mit einem Sauerstoffvorrat untergetaucht war in mit O₂ gesättigtem Wasser, hatte in 14 Minuten seinen Gasvorrat verbraucht und war nach 35 min tot, während ein anderes Tier mit einer Luftblase in Wasser, das mit der Atmosphäre im Diffusionsgleichgewicht war, sechs Stunden am Leben blieb.

EGE¹ hat durch Berechnungen, basiert auf den Werten des Sauerstoffpartialdruckes in der Gasphase nach verschiedenen Tauchzeiten, nachzuweisen versucht, dass die physikalische Kieme die Beschaffung ausreichender Sauerstoffmengen besorgen kann. Er benutzte dafür die Formel

$$p_1 - p_2 = \frac{M \cdot 760}{y \cdot s},$$

wo $p_1 - p_2$ die Differenz der Sauerstofftensionen im Wasser und in der Gasblase, M das Volumen des Gases, das die Gasphase pro Minute verlässt, s die freie Oberfläche des Gasvorrats und y den sogenannten Invasionskoeffizienten darstellen. Der Gasschwund wurde mit dem Sauerstoffverbrauch des Tieres, der im Kroghschen Respirometer – also in der Luft! – bestimmt wurde, gleichgesetzt. Der Invasionskoeffizient wurde eigens für diese Berechnungen neu bestimmt.

Gegen dieses Vorgehen sind zwei Einwände zu machen. Die Atmungsgrösse in der Luft braucht nicht derjenigen beim Wasserleben gleich zu sein. Wichtiger ist die Tatsache, dass es sich bei der «Invasion» um eine Diffusion durch eine ruhende Wasserschicht handelt, die an die Gasphase grenzt. Über die Dicke dieser Schicht beim ruhenden oder beim umherschwimmenden Tier lässt sich aber kaum etwas aussagen. Das heisst also, der Invasionskoeffizient darf nicht als eine Konstante betrachtet werden, und damit werden die Resultate der Berechnungen hinfällig. Der Bedeutung eventueller Ventilationsbewegungen hat EGE¹ keine besondere Aufmerksamkeit zugewendet.

Aus weiteren Beobachtungen ging hervor, dass der Rückenschwimmer in mit atmosphärischer Luft gesättigtem Wasser erst nach 6 h starb, in mit Stickstoff saturiertem Wasser aber schon nach 5 min leblos war. Diese Wahrnehmung beweist, dass das Tier imstande ist, dem Wasser Sauerstoff zu entziehen. Dass hierbei die Kiemenfunktion des Gasvorrats von ausschlaggebender Bedeutung ist, beweist eine andere Beobachtung. *Notonecta* hat seinen Luftvorrat unter den

Elythren und an der Bauchseite, wo er von zwei Reihen von hydrophoben Haaren bedeckt wird. Daneben haftet nach dem Untertauchen eine sehr dünne Luftsicht an der Oberseite der Elythren. Diese Schicht lässt sich durch Abreiben entfernen, wobei die Oberfläche der Flügeldecken ihre hydrofuge Eigenschaft verliert. Wenn das Tier nun gezwungen wird, ohne diese Luftsicht unterzutauchen, ist es schon nach 15 min tot. Eine Schädigung des Tieres selbst findet, wie wir bei Nachprüfung dieses Versuches mehrmals feststellen konnten, nicht statt: kann das Tier regelmässig an die Oberfläche kommen, um seinen Luftvorrat zu erneuern, dann bleibt es am Leben. Für *Notonecta* steht die Kiemenfunktion dieser Luftsicht also fest.

Im übrigen aber stimmt die Behauptung von POPHAM¹, dass die Bedeutung der Kiemenfunktion weder von EGE noch von uns (DE RUITER *et al.*²) streng bewiesen wurde. Es wäre immerhin noch möglich, dass der Sauerstoff regelrecht aus dem Wasser durch die Haut aufgenommen würde. In der Tat haben WOLVEKAMP und VLASBLOM³ gefunden, dass beim Wasser- skorpion (*Nepa cinerea* L.) ein Teil des Sauerstoffes auch ohne Gaskieme und zwar durch die dorsale Seite des Abdomens aufgenommen werden kann (zitiert in DE RUITER *et al.*²).

POPHAM¹ selbst wies die Kiemenfunktion des Gasvorrates von *Corixa Geoffroyi* nach, indem er einige Tiere in einem verstöpselten Erlenmeyerkolben hielt, der mit stickstoffgesättigtem Wasser gefüllt war; andere Tiere wiederum hielt er in einer Flasche, in welcher sich mit Luft saturiertes Wasser befand. In beiden Fällen waren die Behälter nicht völlig mit Wasser gefüllt, und es wurde kontinuierlich ein Stickstoffstrom durch die Gasräume der Flaschen hindurchgeleitet. Im ersten Falle tauchten die Tiere nur einige Male unter und blieben danach hilflos an der Oberfläche des Wassers treiben, wo sie bald starben. Im zweiten Falle aber blieben die Tiere, die gelegentlich ihren Gasvorrat erneuerten, am Leben, offenbar weil sie dem Wasser genügend Sauerstoff entziehen konnten. Dass dafür die Gasblase notwendig war, zeigte sich in einem dritten Versuch, wo der Gasvorrat entfernt und die Stigmata mittels Vaselin verschlossen wurden. Die Tiere starben schnell, konnten offenbar ihren Bedarf an Sauerstoff nicht in ausreichender Weise durch Hautatmung decken.

Schliesslich hat VLASBLOM⁴ vor kurzem die Kiemenfunktion des Gasvorrats einiger Wasserinsekten nachgewiesen, indem er die Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser in verstöpselten Flaschen von Wanzen mit

¹ E. J. POPHAM, Proc. Roy. Entom. Soc. 29, 51 (1954).

² L. DE RUITER, H. P. WOLVEKAMP, A. J. VAN TOOREN und A. G. VLASBLOM, Acta Physiol. Pharm. Neerl. 2, 180 (1952).

³ H. P. WOLVEKAMP und A. G. VLASBLOM, Acta Physiol. Pharm. Neerl. 2, 214 (1952).

⁴ A. VLASBLOM, unveröffentlichte Versuche.

Luftvorrat vergleich mit derjenigen von Tieren ohne Luftvorrat. Es zeigte sich, dass *Notonecta* nach Entfernung der Luftsicht auf den Flügeldecken praktisch keinen Sauerstoff aufnimmt. Bei *Corixa* und *Naucoris* sinkt der Sauerstoffverbrauch stark herab (Tab. I); bei der kleinen Wanze *Sigara* aber scheint die Hautatmung einen bedeutenden Wert erreichen zu können.

Tabelle I

Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser, ohne und mit physikalischer Kieme; Temperatur 20°. Gemessen in $\text{cm}^3/\text{K.Tier/Stunde}$

	Ohne Kieme	Mit Kieme
<i>Notonecta</i> . . .	0 – 25,5	217,5–326
<i>Corixa</i> . . .	42 – 51,5	258,5–323
<i>Naucoris</i> . . .	17 – 33	210,5–282,5
<i>Sigara</i> . . .	212,5–315	371,5–470

II. Die Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser als Kettenprozess

Die Teilprozesse, die die Grösse der Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser beherrschen, sind folgende:

1. *Der Sauerstoffverbrauch in den Geweben.* Dieser Verbrauch ist selbstverständlich von der Temperatur und von der Aktivität des Tieres abhängig und deshalb ausserordentlich starken Schwankungen unterworfen.

2. *Die Sauerstoffdiffusion im Tracheensystem.* In einigen Fällen lässt sich, wie KROGH¹ nachgewiesen hat, das Sauerstoffpartialdruckgefälle an Hand von Messungen der anatomischen Dimensionen und von Bestimmungen des Gasstoffwechsels berechnen. Häufig gibt es aber Komplikationen: die Stigmata sind oft periodenweise verschlossen; Teile des Tracheensystems werden bei vielen Insekten ventiliert, und die Tracheolen sind in wechselndem Ausmass mit Flüssigkeit gefüllt (WIGGLESWORTH). Jedenfalls besteht wohl immer ein beträchtlicher Unterschied zwischen den Werten des Sauerstoffpartialdruckes in den Tracheolen und denjenigen am Eingang der grossen Tracheenstämmen.

3. *Die Sauerstoffdiffusion in dem Gasvorrat.* Wenn die Stigmata o.W. in die Luftblase ausmünden, wird das Gefälle des Sauerstoffdruckes zwischen der Gasblasenoberfläche und den Stigmata sehr klein sein, da hier die Diffusion nicht in einer engen Röhre (wie im Tracheensystem) stattfindet.

Allerdings gibt es Fälle, in denen der Zustand weniger einfach ist. So sind die Diffusionsverhältnisse bei *Notonecta* bestimmt weniger günstig, da die Luftsicht auf den Elythra sehr dünn ist und der Sauerstoff durch diesen engen Luftraum seitwärts abgeführt werden muss, um die an der Bauchseite gelegenen, in den grossen Luftvorrat ausmündenden Stigmata erreichen zu können. Eine mathematische Formulierung dieser Verhältnisse ist praktisch kaum ausführbar.

4. *Die Diffusion durch die Grenzschicht Wasser-Luft.* BOHR und später KROGH haben diesem Prozess eine

sehr spezielle Bedeutung beigelegt und sich viel Mühe gegeben, den sogenannten Invasionskoeffizienten, also die Grösse der pro Zeiteinheit unter Standardbedingungen durch die Grenzfläche hindurch diffundierenden Sauerstoffmenge zu messen. Es hat sich aber gezeigt, dass die erhaltenen Werte mit abnehmender Dicke des von ihnen benutzten Wasserfilms stark zunehmen. Das heisst also, die Diffusionsgeschwindigkeit in der Wasserschicht, die an die Gasphase grenzt, spielt bei diesen Bestimmungen eine überragende Rolle. Wahrscheinlich wird die Diffusion in der äussersten (ein oder zwei Molekülabstände) Wasserschicht gar nicht besonders verzögert. Da nun die Dicke der ruhenden Wasserschicht, wie wir sogleich sehen werden, bestimmt stark wechselt, können Berechnungen, wie EGE¹ sie ausführt – wobei die von ihm bestimmten Werte des Invasionskoeffizienten benutzt wurden –, nicht zu brauchbaren Ergebnissen führen.

5. *Die Diffusion in obengenannter Wasserschicht.* Hierbei ist anzunehmen, dass es einen allmählichen Übergang zwischen der vom Tiere mitgezogenen, also in bezug auf das Tier ruhenden Wasserschicht und dem am Tier vorüberströmenden Wasser gibt. In dieser Schicht muss die Herbeischaffung des Sauerstoffs wieder durch Diffusion stattfinden. Wenn die Wasserinsekten sich ruhig verhalten, werden die Diffusionsverhältnisse, besonders in stehendem Wasser, sehr ungünstig sein, wenn keine Ventilationsbewegungen ausgeführt werden.

Aus dem Vorhergehenden dürfen wir folgern, dass für ein richtiges Verständnis der Atmungsfunktion des Gasvorrats nicht nur die Oberfläche der physikalischen Kieme, sondern auch die Bedeutung der Ventilationsbewegungen untersucht werden muss. Auch ist es wohl unumgänglich notwendig, die Aufnahme von Sauerstoff aus dem Wasser direkt zu bestimmen; Berechnungen, wie EGE¹ sie ausführte, sind mit grossen Unsicherheiten behaftet.

III. Die Bedeutung der Ventilationsbewegungen

(DE RUITER et al.²)

Von den Wasserkäfern *Dytiscus marginalis* L. (Gelbrand), *Hydrous piceus* L. (Kolbenwasserkäfer) und den Wanzen *Naucoris cimicoides* L. (gemeine Schwimmwanze) und *Notonecta glauca* L. (Rückenschwimmer) wurden bestimmt:

die Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser,
das Volumen des Luftvorrates pro g/Tier,
die freie Oberfläche der Gasblase pro g/Tier
und im Falle von *Hydrous* auch der Gasstoffwechsel, wenn das Tier den Sauerstoff nicht nur dem Wasser, sondern auch der Luft entnehmen kann. Eine Zusammenfassung der Ergebnisse findet sich in Tabelle II.

¹ R. EGE, Z. allg. Physiol. 17, 81 (1915).

² L. DE RUITER, H. P. WOLVEKAMP, A. J. VAN TOOREN und A. G. VLASBLOM, Acta Physiol. Pharm. Neerl. 2, 180 (1952).

1 A. KROGH, *The Comparative Physiology of Respiratory Mechanisms* (Pennsylvania Press, Philadelphia 1941), 172 S.

Tabelle II

	Temperatur	O ₂ -Verbrauch bei Luft-Wasser-Atmung in cm ³ /K.Tier/Stunde	O ₂ -Verbrauch bei Wasseratmung in cm ³ /K.Tier/Stunde	Volumen der Gasblase in mm ³ pro Gramm Körpergewicht (mittlere Zahl mehrerer Bestimmungen)	Freie Oberfläche der Gasblase in cm ² pro Gramm Körpergewicht (mittlere Zahl mehrerer Bestimmungen)
<i>Dytiscus marginalis</i> . . .	20°		17– 17,5		0,1
<i>Hydrous piceus</i> . . .	20°		18– 27	45,9	1,42
	15°	42–102			
<i>Naucoris cimicoides</i> . . .	20°		127–164	143,6	2,05
<i>Notonecta glauca</i> . . .	20°		145–263	172,5	4,65

Die Versuchsergebnisse führen zu dem Schluss, dass offenbar eine relativ grosse, dem Wasser exponierte Oberfläche der Luftblase nicht genügt, um eine beträchtliche Aufnahme von Sauerstoff zu gewährleisten, denn wiewohl bei *Hydrous* diese Oberfläche viel grösser ist als bei *Dytiscus* – der Kolbenwasserkäfer steht in dieser Hinsicht der gemeinen Schwimmwanze wenig nach –, ist seine Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser kaum grösser als diejenige vom Gelbrand. Dass dies nicht herröhrt von einem geringen Sauerstoffbedarf bei diesem sehr tragen Pflanzenfresser, geht aus der Bestimmung der Gesamtatmung (Spalte 1) genügend hervor.

Ebensowenig darf behauptet werden, dass *Hydrous* einen besonders grossen Luftvorrat beim Untertauchen mitnimmt, der erneuert werden würde, lange bevor der Sauerstoffpartialdruck in ihm so niedrig würde, dass die Invasion von Sauerstoff einen beträchtlichen Wert bekäme; denn das Volumen des Gasvorrats pro g/Tier ist bedeutend kleiner als bei den Wanzen. Offenbar ist, wenigstens bei höheren Temperaturen, für das Funktionieren der physikalischen Kieme das Auftreten eines Wasserstromes notwendig.

In erster Linie ist hervorzuheben, dass ein solcher Strom bei den lebhaften Wasserwanzen automatisch auftritt, wenn sie umherschwimmen, während dies bei dem langsam paddelnden *Hydrous* kaum der Fall sein wird.

In Ruhe klammern sich die Wanzen, in untergetauchtem Zustande, mit dem mittleren Beinpaar fest. Wenn die Ruhepause lange dauert, fängt das hintere Beinpaar an, in einem nicht ganz regelmässigen Rhythmus «Schwimmbewegungen» auszuführen. Diese Beinrhythmis tritt bei *Notonecta*, der im allgemeinen nur sehr kurze Ruhepausen hält, ausserdem oft an der Oberfläche verbleibt, im Freileben nur selten auf. Bei *Naucoris* kann man sie im Aquarium öfters wahrnehmen, während sie bei dem ruhigeren pflanzen- und detritusfressenden *Corixa* eine regelmässig auftretende Erscheinung ist.

Diese Beinbewegungen werden von HAGEMANN, KROGH, Fr. OORTWIJN-BOTJES u.a. als Ventilationsbewegungen im Dienste der Atmung gewertet. Diese

Behauptung haben wir beweisen können, indem wir die Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser bestimmten,

a) bei einem Tier, das an einer Unterlage angeheftet war, ohne die Bewegungsfreiheit der Schwimmbeine zu behindern,

b) bei demselben Tier, wenn es frei umherschwimmt.

Es zeigte sich nun, dass die Sauerstoffaufnahme durch Immobilisieren des Tieres nicht oder kaum behindert wurde, solange die Beine sich frei bewegen können. Bei Fesselung der Beine sinkt der Sauerstoffverbrauch stark herab. Um die allerdings nicht sehr wahrscheinliche Möglichkeit auszuschliessen, dass es sich im letzteren Fall um eine Herabsetzung des Stoffwechsels durch ruhiges Verhalten handelt, wurde in anderen Versuchen die Sauerstoffaufnahme von vollständig immobilisierten Tieren gemessen, erstens wenn die Unterlage, worauf sie gefesselt waren, in Ruhe verharrte, zweitens während diese Unterlage rhythmisch auf und nieder bewegt wurde, wodurch eine künstliche Ventilation stattfand. Im letzteren Fall steigt der Sauerstoffverbrauch bedeutend an (Tab. III).

Tabelle III. Sauerstoffaufnahme mit und ohne Ventilation in cm³/K.Tier/Stunde (Tabelle aus Einzelversuchen kompiliert)

Tierart	Temperatur	Immobilisiert	Immobilisiert Beine gefesselt		Freischwimmend
			Ruhe	Tier wird passiv rhythmisch bewegt	
<i>Naucoris</i>	± 20°	100–111	13–45		68–170
	± 5°	120–273	34–105		141–305
<i>Notonecta</i>	– 20°		47–63	147–190	
	± 21°	169–307	32–94	168–205	126–331
<i>Hydrous</i>	± 21°		27–77	59,5–68,5	16– 33
	18,5°		9–21,5		

Es ist zu bemerken, dass man durch diese künstliche Ventilation erreichen kann, dass *Hydrous*, der nie Ventilationsbewegungen ausführt und der sehr langsam schwimmt, dem Wasser bedeutend mehr Sauerstoff entnimmt als in freilebendem Zustand. Es muss noch nachdrücklich hervorgehoben werden, dass bei sehr niedrigen Temperaturen (± 5°), wie sie im Winter

vorherrschen, das stark herabgesunkene Sauerstoffbedürfnis mit Hilfe der physikalischen Kieme auch ohne Ventilationsbewegungen gedeckt werden kann.

IV. Die Atmungsregulation

Wir wollen hier nur zwei Regulierungsmechanismen, die im Dienste der Atmung stehen, erwähnen: erstens die Ventilation mit Hilfe der Schwimmbeine, zweitens die Erneuerung des Luftvorrats. Dass das Luftschnöpfen auch auftritt in Beziehung zur zweiten, hydrostatischen Funktion der Luftblase, wenn nämlich das spezifische Gewicht des Tieres samt Luftvorrat zu niedrig geworden ist, soll hier nur beiläufig erwähnt werden (BROCHER, FR. OORTWIJN-BOTJES).

Bei *Corixa Geoffroyi* LEACH wurde von Fr. OORTWIJN-BOTJES nachgewiesen, dass die Ventilationsbewegungen durch Kohlensäure angeregt werden, während Sauerstoffmangel das Tier zur Oberfläche treibt. In sauerstofffreiem Wasser treibt *Corixa* an der Oberfläche. Wir haben bei *Naucoris* und *Notonecta* ähnliche Ergebnisse erhalten, wobei noch hervorzuheben ist, dass der Rückenschwimmer gegen Sauerstoffmangel besonders empfindlich ist.

Die Versuche mit Kohlensäure wurden derart ausgeführt, dass die auf einer Unterlage fixierten Tiere in einem kleinen gläsernen Behälter beobachtet wurden. Das Gefäß wurde mit Wasser von bekanntem und wechselndem CO_2 -Gehalt gefüllt.

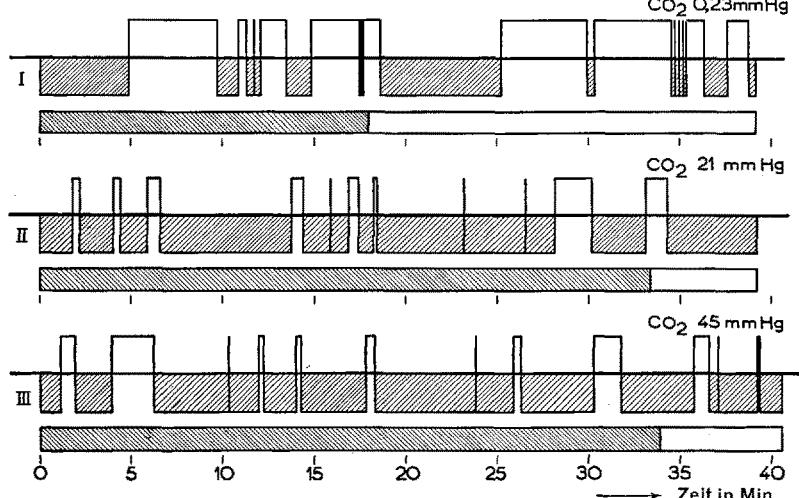


Abb. 1. Zeiten, die von *Notonecta* an der Oberfläche (weiße Areale über Bezugslinie) und in der Tiefe (schräffierte Areale) verbracht wurden. Unter jedem Diagramm ist obendrein die Totalsumme dieser Zeiten angegeben.

Die Absicht war, ähnlich wie in den klassischen Versuchen von HALDANE und PRIESTLEY, durch Anreicherung des Milieus mit Kohlensäure eine schnellere Erhöhung des Kohlensäuregehalts der Atmungsorgane zu erreichen, als es der Fall sein würde, wenn CO_2 nur von den Geweben geliefert wird. Keineswegs war es uns darum zu tun, Reaktionen auf den Kohlensäuregehalt des Milieus zu untersuchen, da in den natürlichen

Gewässern, in denen die Wasserwanzen leben, höhere CO_2 -Tensionen, wie KROGH¹ hervorgehoben hat, niemals vorkommen. In den Abbildungen 1 und 2 sind einige Versuche mit *Notonecta* graphisch wiedergegeben.

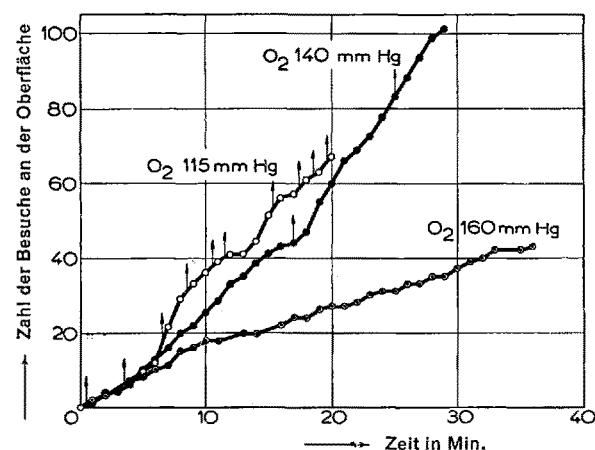


Abb. 2. *Notonecta*. Zahl der Besuche an die Oberfläche bei verschiedenen Sauerstofftensionen. Die Pfeile geben an, dass das Tier versucht, das Wasser zu verlassen.

V. Die Effizienz der physikalischen Kieme in Relation zur freien Oberfläche und zur Ventilation

Es ist deutlich, dass in vielen Fällen Ventilationsbewegungen für die Funktion einer physikalischen Kieme unumgänglich notwendig sind. Es wäre aber unrichtig, hieraus zu folgern, dass bei höheren Temperaturen, also bei intensivem Stoffwechsel, die Kiemenfunktion des Luftvorrates immer nur dann eine bedeutende Rolle spielt, wenn von der betreffenden Tierart ein Wasserstrom erzeugt wird. Die Wasserspinne (*Argyroneta aquatica* CLERCK) bewegt sich träge im Wasser umher. In bisher unveröffentlichten Versuchen von Frau E. JAEGER-DRAAFSEL² hat sich aber gezeigt, dass diese Spinne eine bedeutende «Wasseratmung» hat. Beiläufig sei noch bemerkt, dass dieses Tier auch ohne Luftkieme noch so viel Sauerstoff dem Wasser entziehen kann, dass es bei niedrigen Temperaturen im Winter nicht an der Oberfläche aufzutauchen braucht, um

Luft zu schöpfen, wie aus Beobachtungen von WESENBERG-LUND³ und Versuchen in unserem Institut hervorgeht.

¹ A. KROGH, *The Comparative Physiology of Respiratory Mechanisms* (Pennsylvania Press, Philadelphia 1941), 172 S.

² E. JAEGER-DRAAFSEL, unveröffentlichte Versuche.

³ C. WESENBERG-LUND, *Biologie der Süßwasserinsekten* (Nordisk Forlag, J. Springer, Copenhagen, Berlin, Wien 1943), 682 S.

VI. Die Bedeutung der physikalischen Kieme im Freileben

Wenn auch aus dem Vorhergehenden zur Genüge hervorgeht, dass den Luftvorräten der genannten Wasserinsekten eine Funktion als Atmungsorgan zu kommt, so ist es doch nicht einfach, zu bestimmen, wie gross die Bedeutung dieser Kiemenfunktion im normalen Leben ist.

Im Winter kommen die Wanzen selten oder nie zur Oberfläche, und *Hydrous* schon gar nicht. Ob die Tiere zum Teil zu einem anoxybiotischen Stoffwechsel übergehen, ist nicht bekannt; jedenfalls verbrauchen sie auch bei den niederen Temperaturen im Winter Sauerstoff: *Hydrous* und *Notonecta* sterben in sauerstofffreiem Wasser sehr bald. *Naucoris* kann wenigstens einige Tage lang ohne Sauerstoff sein, wobei sie in einem komaähnlichen Zustand verharrt. Nach Verlust des Luftvorrates sterben die drei genannten Insekten nach kurzer oder langer Zeit. Es dauert übrigens sehr lange, bevor die Luftschicht verschwunden ist. Im Frühwinter sollen die Tiere ihren Luftvorrat aus den auch dann noch von den Wasserpflanzen gebildeten Sauerstoffblasen erneuern. Dies alles geht aus Beobachtungen von WESENBERG-LUND¹ hervor. In den soeben erwähnten Fällen steht die Lebenswichtigkeit der physikalischen Kieme wohl fest.

Um die Bedeutung der Wasseratmung im Sommer kennenzulernen, sollte man die Sauerstoffaufnahme aus dem Wasser mit der aus der Luft, unter Umständen, die denjenigen des Freilebens nahekommen, bestimmen können. Die methodischen und technischen Schwierigkeiten sind aber nicht unbedeutend. EGE² hat den Gesamtstoffwechsel einiger Wasserinsekten im Kroghschen Respirometer bestimmt. Es fragt sich aber, ob die so erhaltenen Zahlen übereinstimmen mit dem Sauerstoffverbrauch unter für diese Tiere normalen Umständen, das heisst beim Wasserleben.

Im Prinzip ist es natürlich möglich, in einem teils mit Wasser, teils mit Luft gefüllten Raum den Sauerstoffschwund bei Anwesenheit von Wasserinsekten in beiden Phasen zu bestimmen. Hierbei gibt es aber zwei Fehlerquellen, die zu berücksichtigen sind.

Erstens wird zwischen Wasser und Luft ein Gasaustausch stattfinden, sobald das Diffusionsgleichgewicht des Sauerstoffs zwischen den beiden Phasen durch die Atmung der Versuchstiere gestört ist. Indem man dem Respirationsgefäß die Gestalt eines Erlenmeyer-Kolbens gibt, wobei das Wasser bis in den engen Hals stehen soll, kann man diesen Fehler verringern, leider aber nicht aufheben. Abschliessung der Wasseroberfläche mit Paraffinöl ist bei der Untersuchung der Atmung der Wasserinsekten nicht möglich, da das Paraffinöl die hydrophoben Körperteile benetzt und in die Tracheen hineindringt.

Man kann aber jedenfalls in dieser Weise durch Addieren des in beiden Phasen verschwundenen Sauerstoffs den gesamten Sauerstoffverbrauch ermitteln. Indem dieser Wert verglichen wird mit demjenigen der Sauerstoffaufnahme in einer völlig mit Wasser gefüllten verstöpselten Flasche, bekommt man einen Eindruck von dem, was die physikalische Kieme eventuell leisten kann. Im normalen Leben wird es übrigens die Luftkieme wohl kaum zu diesen Maximalleistungen bringen.

Bei der technischen Ausführung derartiger Versuche liegt der Gedanke nahe, den Luftraum des Atmungsgefäßes an ein Kroghsches Manometersystem anzuschliessen. Dabei würde man aber zu fehlerhaften Resultaten gelangen. Es wird von dem Luftvorrat nicht nur Sauerstoff an das Tier, sondern, nach erfolgter Senkung des Sauerstoffpartialdruckes, auch Stickstoff an das Wasser abgegeben. Es findet also ein Transport von Stickstoff von der Gasphase in das Wasser statt. Da aber der Sauerstoffschwund im Respirometer durch Messung der Verringerung des Totaldruckes oder des Volumens (bei konstantem Druck) der Gasphase nach erfolgter Absorption der vom Tiere abgegebenen Kohlensäure stattfindet, ist es ohne weiteres deutlich, dass der Stickstofftransport eine derartige Messung wertlos macht.

Wir haben deshalb einen Apparat konstruiert, der eine Kombination eines Respirometers mit einem Gasanalysenapparat nach HALDANE darstellt, während der Sauerstoffschwund im Wasser mit Hilfe der von VAN DAM ausgearbeiteten Mikromethode, die es erlaubt, den O_2 -Gehalt in 1 cm³ Wasser zu bestimmen, ermittelt wird (WOLVEKAMP und VLASBLOM¹).

Aus Abbildung 3 ist ersichtlich, dass der Apparat aus drei Teilen besteht: 1. dem Respirationsgefäß, das mit zwei Differentialmanometern verbunden ist, 2. einer mit Stickstoff gefüllten Haldaneschen Messbürette, 3. einer mit alkalischer Pyrogallollösung beschickten Sauerstoffabsorptionspipette.

In einem Blindversuch wird das Volumen des Respirationsluftraumes (zwischen den Hähnen 18 und 25) bestimmt, indem der Sauerstoff in der bei einer Gasanalyse gebräuchlichen Weise vom Pyrogallol absorbiert wird. Die Volumenverkleinerung, die auftritt, beträgt 20,95% des Totalvolumens. Nachdem der Stickstoff im Respirationsgefäß wieder durch Luft ersetzt ist, wird das Tier in das Seitenrohr 23 gebracht. Nach Verschliessen mit dem gläsernen Stöpsel 22, stellt man das Tier, in dem die Respirationskammer mit Hilfe eines Glasschliffs durch Drehung mit dem Seitenrohr in Verbindung gebracht ist, in die Gelegenheit, in den Atmungsraum überzugehen.

Am Ende des Versuches wird die Sauerstoffabnahme in der Gasphase und diejenige im Wasser bestimmt.

¹ C. WESENBERG-LUND, *Biologie der Süßwasserinsekten* (Nordisk Forlag, J. Springer, Kopenhagen, Berlin, Wien 1943), 682 S.

² R. EGE, *Z. allg. Physiol.* 17, 81 (1915).

¹ H. P. WOLVEKAMP und A. G. VLASBLOM, *Acta Physiol. Pharm. Neerl.* 2, 214 (1952).

Für technische Einzelheiten verweise ich auf die Originalarbeit.

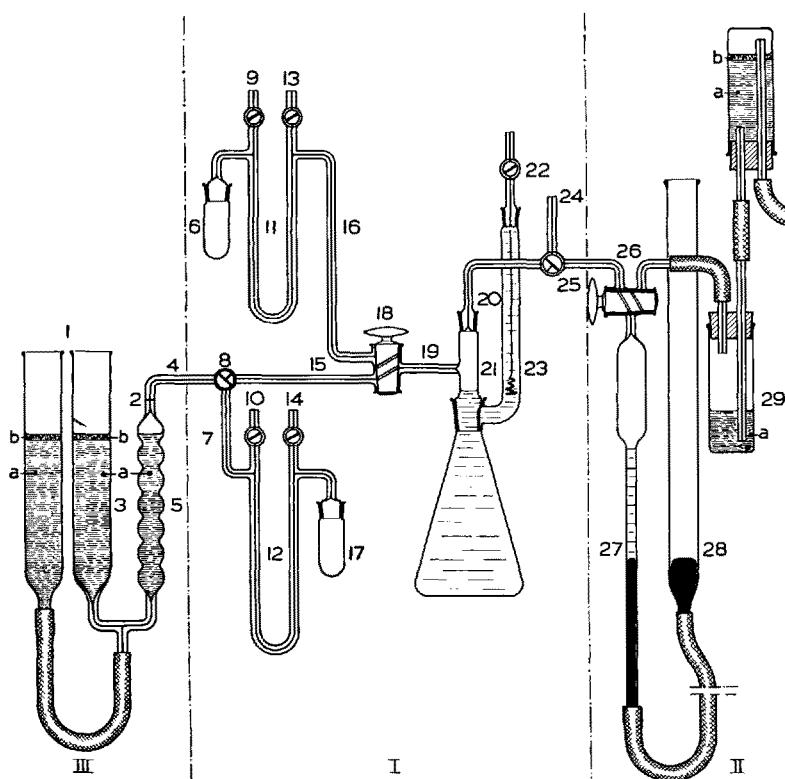


Abb. 3. Respirometer für Luft-Wasser-Atmung.

In Tabelle IV sind einige Ergebnisse von VLABLOM zusammengefasst.

Tabelle IV

Resultate von Versuchen über die Bedeutung der Wasseratmung

Tierart	Datum	Temperatur	Sauerstoffaufnahme bei Wasseratmung in Prozenten des Totalverbrauches bei Wasser/Luft-Atmung
<i>Naucoris</i>	Dezember	10°	96 (52 -142)
	April	11°	59 (37 -114)
	Mai	15°	54 (21 -136)
	Juni	20°	30,5
<i>Notonecta</i>	August	20°	28 (21 - 34,5)
	Dezember	5°	85 (85 - 85,5)
	April-Mai	10°	63 (34,8 - 91)
	August	20°	51 (35 - 70,5)
<i>Corixa</i>	November	5°	70,5 (56 - 80)
	Dezember	10°	64 (43 - 82)
	September	15°	55 (41 - 67)
	September	20°	61 (24 - 79)

VII. Einige Spezialfälle

1. *Der Wasserskorpion (Nepa cinerea L.)* entnimmt in erwachsenem Zustand der Atmosphäre Luft mit Hilfe eines Atmungsrohres. Die Luft wird unter den Flügeldecken aufbewahrt. Ventilationsbewegungen wurden u.a. von JORDAN beschrieben. Sie bestehen aus in unregelmässigem Rhythmus ausgeführten Hebun-

gen der Elythra, wobei eine «Wasserzunge» in die Luftmenge hineindringt (Abb. 4). VLABLOM hat nachweisen können, dass in dieser Weise bedeutende Sauerstoffmengen aus dem Wasser aufgenommen werden. Wenn man die Ventilationsbewegungen ausschaltet, indem eine Drahtschlinge um den ganzen Hinterkörper herumgelegt und angezogen wird, sinkt die Sauerstoffaufnahme beträchtlich herab. Mit Hilfe der physikalischen Kieme kann das Tier bei Temperaturen unterhalb 10° seinen Sauerstoffbedarf decken.

Nepa hat auch eine nicht unbedeutende direkte Hautatmung, wobei besonders die Rückenseite des Abdomens eine wichtige Rolle spielt. Im Winter genügt diese Hautatmung, um das Tier am Leben zu erhalten, wie einige Versuche im Freien bewiesen, wobei die Tiere wochenlang in Metalldrahtkäfigen unter Wasser gehalten wurden. Nach einigen Tagen ist der Luftvorrat verschwunden. Allerdings soll die Temperatur 8-10° nicht übersteigen, und obendrein dürfen auch die Ventilationsbewegungen nicht unmöglich gemacht werden. In Tabelle V finden sich einige Ergebnisse zusammengefasst.

Tabelle V. Sauerstoffaufnahme aus Wasser durch *Nepa* in $\text{cm}^3 \text{O}_2/\text{K}/\text{Stunde}$. Temperatur 16°

Mit Luftvorrat und Ventilation . . .	152,5	(96,2-194,2)
Ohne Luftvorrat; Ventilation . . .	124,5	(101 -166,5)
Mit Luftvorrat; ohne Ventilation . .	82,5	(22 -142)
Ohne Luftvorrat; ohne Ventilation . .	51,5	(32 - 62)

2. *Die Plastronatmung*. Ich erwähne die schönen Untersuchungen von THORPE und CRISP über die Plastronatmung nur sehr kurz, da THORPE¹ in den «Biological Reviews» diesen Atmungstyp gründlich besprochen hat.

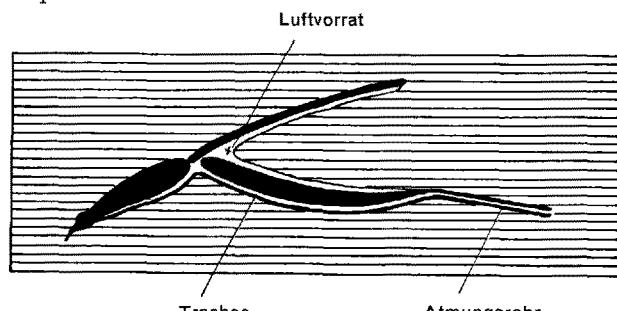


Abb. 4. Die Ventilationsbewegung von *Nepa*.

In den typischen Fällen, wie bei der Wanze *Aphelocheirus aestivalis* und den kleinen Käfern *Haemonia*

¹ W. H. THORPE, Biol. Rev. 25, 344 (1950).

und *Elmis*, handelt es sich um eine Gasschicht, die von schiefgestellten oder am Ende umgebogenen Haaren abgedeckt wird. Zwischen diesen eng nebeneinanderstehenden Haaren oder Haarenden, die hydrophob sind, befinden sich die winzigen Grenzflächen Gas-Wasser. Der Sauerstoffverbrauch und der Stickstoffverlust haben eine Druckerniedrigung in der Gasphase zur Folge. Das Wasser dringt etwas zwischen den Haaren ein, und es bildet sich eine gebogene Grenzfläche mit nach innen gerichteter Krümmung, wobei eine starke Erhöhung der Oberflächenspannung auftritt, welche einem weiteren Eindringen des Wassers vorbeugt. Der Festigkeitswiderstand der Haare und die Oberflächenspannung halten also dem von aussen kommenden Überdruck die Waage. Dies, zusammen mit dem Hineindiffundieren von Sauerstoff aus dem Wasser, ist die Ursache der Permanenz der physikalischen Kieme.

3. *Potamodytes tuberosus* HINTON, ein Wasserkäfer aus der Familie der *Elmidae*, lebt in den schnellströmenden Flüssen der Goldküste. STRIDE¹ hat beobachtet, dass in der Trockenzeit die Käfer sich in den schmalen Wasserrinnen des Flussbettes, wo die Stromstärke beträchtlich ist, ansammeln. Ihr Leib ist von einer sehr grossen Luftblase umgeben. Die Tiere brauchen nie an die Oberfläche zu kommen, um ihren Luftvorrat zu erneuern. Sie klammern sich an den Steinen fest, wobei der Kopf gegen den Strom, der an der Blase entlangstreicht, gerichtet ist. In der Luftblase herrscht ein von STRIDE¹ gemessener Unterdruck.

Die Erklärung dieser Erscheinung ist nach STRIDE¹ darin zu suchen, dass in der dem Tier entlangströmenden Grenzschicht der hydrostatische Druck sich etwas verringert (Gesetz von BERNOULLI) ebenso wie in einer Luftmasse, die an den Tragflächen eines Flugzeuges entlangstreicht. Einmal wird hierdurch das Auftreten eines Unterdrucks in der Luftblase erklärt (wobei also

¹ G. O. STRIDE, Nature 171, 885 (1953).

diese Blase sich nicht verkleinert und verschwindet), und zum anderen soll in der Grenzschicht des Wassers eine Übersättigung mit Sauerstoff auftreten, wodurch eine Invasion dieses Gases in die physikalische Kieme gefördert wird.

Summary

The air stores carried by a number of aquatic insects have: a) a hydrostatic function (BROCHER, OORTWIJN-BOTJES, THORPE, and CRISP); b) the function of an oxygen store (EGE, DE RUITER *et al.*) and c) the function of a "physical gill" (STRAUSS-DURCKHEIM, EGE, etc.). The fact that oxygen is taken up from water with the aid of an air bubble was demonstrated for *Notonecta* by comparing the life time of insects with and without physical gill (while replenishing the oxygen store from the air was prevented) by EGE, and for *Corixa* by POPHAM, while VLASBLOM determined the oxygen uptake from water with and without air bubble for *Notonecta*, *Naucoris*, *Corixa*, *Sigara* and *Nepa*. *Nepa* and *Sigara* can take up considerable quantities of oxygen by cutaneous respiration.

During the summer, the gill function of the air store of *Notonecta* and *Naucoris* is of importance only when a water current passes along the animal, caused by ventilation movements of the legs (DE RUITER *et al.*). At low temperatures, however, the metabolic rate is so low that in many instances the physical gill provides the oxygen required without ventilation movements.

An apparatus for the simultaneous determination of oxygen uptake from air and water (WOLVEKAMP and VLASBLOM) gave results that provided a means of evaluating the importance of the physical gill function.

In some cases, the air store, although in direct contact with the water, does not need to be replenished. In *Aphelocheirus* and *Elmis*, the negative pressure in the bubble, caused by oxygen consumption and the diffusing out of part of the nitrogen, is compensated for by the mechanical resistance of a feltwork of thin hairs and the surface tension of the boundary layer of the water (THORPE and CRISP). In the African beetle, *Potamodytes*, the unprotected air bubble is permanent because the strong river currents produce a lowered pressure around the animal according to BERNOULLI's principle (STRIDE).