

Kerne zu den grössten Typen mit den wahrscheinlich höchsten Polyploidiegraden zählen; die grössten, meist peripher zur Einstichstelle gelegenen Zellen der Galle besitzen also nicht die grössten Kerne, sondern stets solche mittlerer Grössenklassen.

Zellteilungen wurden bisher weder in jungem noch in älterem Gewebe der Reblausblattgalle gefunden. Sie dürften also für die Gallbildung sicherlich keine oder nur eine sehr untergeordnete Bedeutung haben. Jedenfalls reicht allein die vier- bis achtfache Volumenzunahme einer entsprechend grossen Anzahl in engem Verbande stehender Zellen der Blattspreite schon vollständig aus, um rein mechanisch zu einem derartig sackförmigen Gebilde von dem Ausmass einer Reblausblattgalle zu führen.

Zweifellos erklären die diskontinuierlichen Kern- und Zellvergrösserungen nicht das ganze Phänomen der Ausbildung einer Reblausgalle. Es darf aber vermutet werden, dass dieser Vorgang eine grundlegende Voraussetzung dazu ist. Dies ist um so mehr der Fall, als eine ganze Reihe morphologischer und physiologischer Eigentümlichkeiten der Galle – zum Beispiel der zerklüftete Habitus (entstanden durch Zerreissungen der unteren Epidermis infolge Gewebespannungen), die Sukkulenz, der erhöhte pH-Wert usw. – ganz zwanglos allein als Folge der Kern- und Zellvergrösserungen verstanden werden können. Soweit sich die Sachlage im Augenblick übersehen lässt, sind wir jedenfalls nicht dazu gezwungen, bei der Entstehung der Reblausblattgalle mit formativen Reizen rechnen zu müssen.

Die Untersuchungen werden fortgesetzt.

F. ANDERS

Forschungsinstitut für Rebenzüchtung Geilweilerhof, Siebeldingen/Pfalz, den 29. April 1955.

### Summary

Up to 9 types of cell nuclei, distinguished by their size, were found in the tissue of galls, which are produced by the vine louse. The growth of the cell nuclei probably proceeds in a series of prophase-like intermediate stages from one type of nuclei size to the next largest by means of endomitotic or endomitosis-like processes.

### Die Größenabhängigkeit der Herzfrequenz von Krebsen im Vergleich zu anderen Tiergruppen<sup>1</sup>

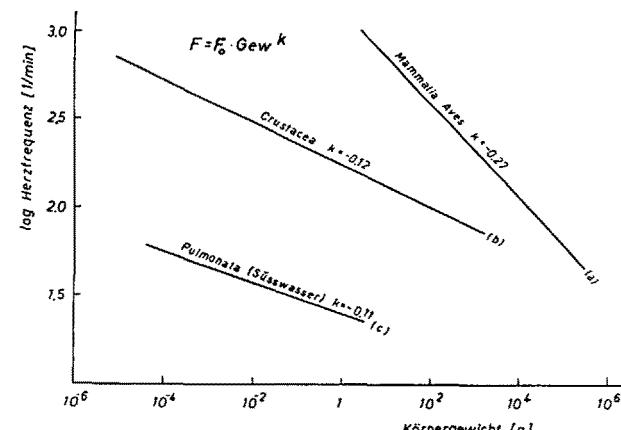
Über die Herzfrequenz der warmblütigen Wirbeltiere ist bekannt, dass sie in einer ähnlich strengen Weise vom Körpergewicht abhängt wie die Intensität des Stoffwechsels<sup>2</sup>, die, gemessen zum Beispiel als relativer O<sub>2</sub>-Verbrauch (cm<sup>3</sup>O<sub>2</sub>/g/h) mit abnehmender Körpergrösse nach dem «Oberflächengesetz» steigt. Für die poikilothermen Vertebraten wird ein entsprechendes Verhalten vermutet. Qualitativ weiss man, dass auch unter den Wirbellosen die kleineren Tiere einen schnelleren Puls aufweisen als grössere Verwandte; eine exaktere

Formulierung hat bisher nur LUDWIG<sup>1</sup> an Süßwassermollusken versucht.

Die Krustazeen stellen einen Bautyp dar, der kreislaufmässig durch die festen äusseren Körperwände und die mehr oder weniger «offenen» Bahnen der Hämolymphe charakterisiert ist. Das Herz liegt oberflächlich dorsal, so dass sich an zahlreichen Arten, die einen Gewichtsbereich von 10<sup>-5</sup> bis über 10<sup>3</sup> g umspannen, mit verhältnismässig geringem methodischen Aufwand Pulsfrequenzen (l/min) ermitteln lassen. Bei kleinsten Tieren ist die Schlagfolge so schnell, dass die einfache Beobachtung mit der Stoppuhr durch eine stroboskopische Methode kontrolliert werden muss. Bei grossen, nicht durchsichtigen Arten wird, ohne Eröffnung des Kreislaufsystems, über dem Herzen ein kleines Stück Schale entfernt, so dass die Pulsationen des unterliegenden Epithels sichtbar werden. Die ungefesselten, ruhenden Tiere werden im O<sub>2</sub>-gesättigten Wasserbad nach mehrwöchiger Adaptation an 20–23°C bei verschiedenen Temperaturen untersucht und aus den Frequenz-Temperaturkurven die Pulszahl der Vergleichstemperatur (20°C) ermittelt (Tab.).

Bei graphischer Darstellung liegen die Pulszahlen ( $F$ ) befriedigend geschlossen um die in der Abbildung angegebene Gerade ( $b$ ), die der Gleichung  $F = F_0 \cdot \text{Gew}^{-0,12}$  folgt;  $F = 160/\text{min}$ . Betrachtet man die in der Tabelle enthaltenen Grössenklassen innerhalb der einzelnen Arten für sich, so deckt sich die intraspezifische (Alters-)Abhängigkeit des Herzschlags vom Gewicht nicht mit der extraspezifischen (reinen Grössen-) Abhängigkeit; eine Erscheinung, die auch von Warmblütern bekannt ist und an anderer Stelle ausführlicher diskutiert wird<sup>2</sup>.

Im übrigen bleibt, auch bei Berücksichtigung einer möglichen Streuung der Exponentenkonstanten zwischen –0,1 und –0,13 die Gerade ( $b$ ) der für Vögel und Säuger ( $a$ ) durchaus unähnlich.



Abhängigkeit der Herzfrequenz vom Körpergewicht bei a Warmblütern (nach CLARK<sup>3</sup>), b Krebsen, c Schnecken (nach LUDWIG<sup>1</sup> und Messungen des Verfassers).

Zwischen der Veränderung der Herzfrequenz und dem relativen O<sub>2</sub>-Verbrauch der Krebse<sup>4</sup> besteht ein ähnliches Verhältnis wie bei den Warmblütern; bei gra-

<sup>1</sup> Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und unter Benutzung des Arbeitsplatzes «Niedersachsen» an der Zoologischen Station Neapel.

<sup>2</sup> A. J. CLARK, *Comparative Physiology of the heart* (Cambridge 1927).

<sup>3</sup> W. LUDWIG, Z. vgl. Physiol. 24, 319 (1937).

<sup>4</sup> J. SCHWARTZKOPFF, Biol. Zbl. 74, (1955) im Druck.

<sup>5</sup> A. J. CLARK, *Comparative Physiology of the heart* (Cambridge 1927).

<sup>6</sup> F. W. WEYMOUTH, V. E. CRISMON, H. HALL, S. BELDING und J. FIELD, Physiol. Zool. 17, 50 (1944).

Herzfrequenzen verschieden schwerer Krebse bei 20°C  
(Adaptationstemperatur 20–23°C)

| Anzahl | Art                           | Gewicht<br>g        | Herzfrequenz<br>1/min |
|--------|-------------------------------|---------------------|-----------------------|
| 20     | <i>Daphnia pulex</i>          | $2,5 \cdot 10^{-5}$ | 486                   |
| 16     | <i>Daphnia pulex</i>          | $2,4 \cdot 10^{-4}$ | 470                   |
| 20     | <i>Daphnia pulex</i>          | $1,2 \cdot 10^{-3}$ | 444                   |
| 10     | <i>Daphnia pulex</i>          | $8,0 \cdot 10^{-4}$ | 381                   |
| 10     | <i>Daphnia pulex</i>          | $8,0 \cdot 10^{-4}$ | 418                   |
| 7      | <i>Daphnia pulex</i>          | $8,0 \cdot 10^{-4}$ | 394                   |
| 3      | <i>Gammarus pulex</i>         | $1,1 \cdot 10^{-3}$ | 339                   |
| 12     | <i>Gammarus pulex</i>         | $3,5 \cdot 10^{-2}$ | 258                   |
| 3      | <i>Hyale camptonyx</i>        | $2,0 \cdot 10^{-2}$ | 285                   |
| 3      | <i>Apherusa bispinosa</i>     | $2,0 \cdot 10^{-2}$ | 335                   |
| 3      | <i>Caprella spec.</i>         | $4,0 \cdot 10^{-2}$ | 140                   |
| 3      | <i>Mysis Lamorn</i>           | $2,0 \cdot 10^{-2}$ | 285                   |
| 3      | Krebslarven                   | $2,0 \cdot 10^{-2}$ | 250                   |
| 4      | Krebslarven                   | $1,3 \cdot 10^{-2}$ | 276                   |
| 10     | <i>Asellus aquaticus</i>      | $8,0 \cdot 10^{-4}$ | 310                   |
| 14     | <i>Asellus aquaticus</i>      | $6,1 \cdot 10^{-3}$ | 242                   |
| 17     | <i>Asellus aquaticus</i>      | $3,5 \cdot 10^{-2}$ | 177                   |
| 5      | <i>Hippolyte spec.</i>        | $2,8 \cdot 10^{-2}$ | 216                   |
| 15     | <i>Alpheus dentipes</i>       | $1,6 \cdot 10^{-1}$ | 181                   |
| 4      | <i>Lysmata seticaudata</i>    | $5,6 \cdot 10^{-1}$ | 156                   |
| 4      | <i>Leander serratus</i>       | $7,7 \cdot 10^{-1}$ | 146                   |
| 7      | <i>Pontonia custos</i>        | $8,1 \cdot 10^{-1}$ | 167                   |
| 8      | <i>Calianassa subterranea</i> | 1,8                 | 136                   |
| 12     | <i>Potamobius astacus</i>     | $3,0 \cdot 10$      | 100                   |
| 1      | <i>Eriphia spinifrons</i>     | $7,5 \cdot 10$      | 90                    |
| 8      | <i>Maja verrucosa</i>         | $7,9 \cdot 10$      | 100                   |
| 6      | <i>Dromia vulgaris</i>        | $1,5 \cdot 10^2$    | 87                    |
| 6      | <i>Dromia vulgaris</i>        | $2,5 \cdot 10^2$    | 64                    |
| 7      | <i>Cancer pagurus</i>         | $2,0 \cdot 10^2$    | 105                   |
| 1      | <i>Palinurus vulgaris</i>     | $2,2 \cdot 10^2$    | 107                   |
| 1      | <i>Palinurus vulgaris</i>     | $1,3 \cdot 10^3$    | 65                    |
| 4      | <i>Homarus vulgaris</i>       | $4,5 \cdot 10^2$    | 50                    |
| 4      | <i>Squilla mantis</i>         | $2,7 \cdot 10$      | 90                    |

phischer Darstellung (doppelt logarithmische Koordinaten) verläuft in beiden Fällen die Stoffwechsel-Grade etwas steiler als die der Herzfrequenz. Hierin drückt sich aus, dass der Kreislaufmehrbedarf von kleiner werden den Organismen nicht allein durch die steigende Herzfrequenz, sondern auch (Warmblüter<sup>1</sup>) durch die Zunahme des relativen Herzgewichtes oder andere die Versorgung der Gewebe verbessende Mittel gedeckt werden kann.

Unter den Wirbellosen liegt vergleichbares Material nur von Süßwasserschnecken vor (2 Arten<sup>2</sup>), aus dem sich nach entsprechender Umformung und Erweiterung durch eigene Messungen (4 weitere Arten) die Gerade (c) für Süßwasser-Pulmonaten ergibt. Zum Unterschied von den Krebsen fallen hier Alters- und Größenabhängigkeit des Herzschlages über einen Bereich von 5 Größenordnungen zusammen. An zwei Arten von Süßwassermuscheln<sup>3</sup> sowie zahlenmäßig ungenügenden eigenen Daten von Land- und Meeresschnecken wird praktisch der gleiche Anstiegswinkel (Exponentialkonstante –0,10 bis –0,12) gefunden.

Damit stimmen die Krustazeen und die untersuchten Mollusken im Grade der Größenabhängigkeit des Herzschlags nahezu überein; überraschenderweise, da die Herzaktivität beider Gruppen sonst in wesentlichen physiologischen Erscheinungen differiert. Die Rhythmusentstehung ist bei den Krebsen neurogen, bei den Mol-

lusken myogen; entsprechend unterscheiden sich die Temperaturkoeffizienten (1,9 bzw. 2,5). Die starre Schale der Krebse verhindert den direkten Einfluss der Körperbewegungen auf die Blutzufuhr zum Herzen; diese modifizieren den Herzrhythmus nur indirekt über das Nervensystem<sup>1</sup>. Bei den Mollusken hingegen wirken die Körperbewegungen unmittelbar hydromechanisch auf die Herzaktivität zurück (und umgekehrt<sup>2</sup>), so dass zum Beispiel bei *Aplysia limacina* der Rhythmus der Schwimmbewegung und der des Herzens synchron verlaufen.

Ein anderer wesentlicher Unterschied liegt in der absoluten Höhe der Herzfrequenz, die durch die Pulszahl eines idealen Tieres von 1 g Gewicht bei 20°C gekennzeichnet wird ( $F_0$  = «typische Frequenz»). Während die «typische Frequenz» bei Süß- und Salzwasserkrebsen gleicherweise rund 160/min beträgt, allenfalls für Arten mit langgestreckten Herzen (Stomatopoden, Isopoden, Amphipoden) ein wenig tiefer liegt, gewinnt bei den osmotisch ungeschützten Mollusken der Salzgehalt des Mediums einen entscheidenden Einfluss (aber anscheinend nicht auf die Größenabhängigkeit). Ionenmangel setzt im Süßwasser die Geschwindigkeit der Rhythmusbildung herab<sup>3</sup>. Land- und Meeresschnecken zeigen nach noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen «typische Frequenzen» von 60 bis 75/min gegenüber 30/min der Süßwasserpulmonaten. Die Muscheln er-

<sup>1</sup> A. J. CLARK, *Comparative Physiology of the heart* (Cambridge 1927).

<sup>2</sup> W. LUDWIG, Z. vgl. Physiol. 24, 319 (1937).

<sup>3</sup> J. SCHWARTZKOPFF, Biol. Zbl. 74 (1955), im Druck.

<sup>2</sup> J. SCHWARTZKOPFF, Z. vgl. Physiol. 36, 543 (1954).

<sup>3</sup> R. L. C. PILGRIM, J. exp. Biol. 30, 297 (1953).

reichen jeweils etwas geringere Werte als die Schnecken des entsprechenden Biotops.

Gemeinsam scheint den beiden hier untersuchten Baustypen (Krustazeen – Mollusken ohne Cephalopoden) nur das offene Kreislaufsystem zu sein. Es wird daher als Arbeitshypothese angenommen, dass der gegenüber den Wirbeltieren geringere Grad der Abhängigkeit der Herzfrequenz von dem Körpergewicht eine fundamentale Eigenschaft der «offenen» Systeme sei. Der Unterschied zu den «geschlossenen» Systemen findet seinen quantitativen Ausdruck in den Exponentialkonstanten ( $-0,12$  gegenüber  $-0,27$  bei Warmblütern). Während der letzte Wert bei den Wirbeltieren im Zusammenhang mit dem «Oberflächengesetz» des Stoffwechsels physiologisch gedeutet werden kann, ist eine Ausdehnung dieses Gesetzes auf die Wirbellosen ohne Zwang nicht möglich. Welcher allgemein-physiologische Ablauf sich unter der Konstanten  $-0,12$  verbirgt, kann bei dem derzeitigen lückenhaften Stand der Kenntnisse von der vegetativen Physiologie der Wirbellosen noch nicht präzisiert werden.

J. SCHWARTZKOPFF

Zoologisches Institut der Universität Göttingen, den 25. April 1955.

#### Summary

Pulse frequencies for several species of crayfish were collected over a range of body weight from  $10^{-5}$ – $10^3$  g. Pulse rate varies in crayfish as  $(\text{body weight})^{-0,12}$ ; the size of the animal therefore influences the pulse rate much less than in warm blooded vertebrates, but in the same degree as in some mollusca. It is supposed that the similarity between crayfish, snails and mussels is related to their open circulatory system.

Bläschen, die in traubenförmigen Bündeln unter der Haut des Kopfes liegen und durch lange gallertgefüllte Röhren mit der Hautoberfläche in Verbindung stehen. Jede Ampullengruppe ist in eine dünne, feste Bindegewebekapsel eingeschlossen. Am Grunde der Ampullen liegt ein einschichtiges Sinnesepithel, das durch dünne Äste des *N. facialis*, der auch die Seitenlinienorgane innerviert, versorgt wird. Besonders geeignet für Versuche ist die mandibulare Ampullengruppe, die in der Nähe des Mundwinkels liegt und etwa 15 Ampullen enthält (Abb. 1).

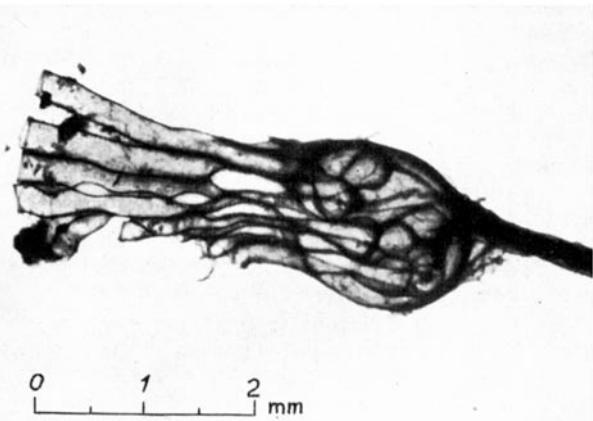


Abb. 1. Herauspräparierte mandibulare Gruppe von Lorenzinischen Ampullen (*Scyllium*). In der Bindegewebekapsel sieht man deutlich die einzelnen Ampullen. Rechts der afferente Nerv, links die abgeschnittenen Gallertröhren.

**Versuche in situ.** Nach Zerstörung des Zentralnervensystems wurde der Nerv der mandibularen Ampullengruppe freigelegt. Die Aktionspotentiale wurden vom ganzen Nerven oder einzelnen aufgesplitteten Ästen abgeleitet, mit einem Tönnieschen Differentialverstärker verstärkt und kathodenstrahlloszillographisch registriert. Die thermischen Reize wurden mittels einer wasser-durchströmten Metallthermode teils auf die unverletzte Haut, teils auf die freigelegte Ampullengruppe nach Entfernung des benachbarten Seitenkanals appliziert. In einigen Versuchen wurde mit sehr feinen Thermoelementen die tatsächliche Temperaturbewegung in der Ampullengruppe registriert.

**Versuche an isolierten Ampullen.** Die mandibulare Ampullenkapsel mit einem 2–3 cm langen Nervenstück wurde vorsichtig herauspräpariert und in eine feuchte Kammer gebracht. Eine solche Präparation ist viele Stunden funktionsfähig. Zur thermischen Reizung lag die Ampullenkapsel auf einer Metallthermode, die mit Wasser von beliebiger Temperatur durchströmt werden konnte. Die Aktionspotentiale wurden entweder vom ganzen Nerven oder von Einzelfaserpräparationen abgeleitet, die unter dem Präpariermikroskop hergestellt wurden. Die Temperaturbewegungen wurden mit feinsten Thermoclementen auf der Thermode, im Zentrum der Ampullenkapsel und auf deren Oberfläche registriert.

#### Ergebnisse

**Ampullen in situ.** Bei einer konstanten Temperatur von etwa  $20^\circ$  beobachtet man eine ständige asynchrone Entladung aus den Ampullen. Bei wärmeren und kälteren Temperaturen nimmt die Frequenz der Impulse kontinuierlich ab und erreicht schliesslich den Wert Null.

<sup>1</sup> A. SAND, Proc. Roy. Soc. Lond. [B] 125, 524 (1938).

<sup>2</sup> S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 27, 587 (1940).

<sup>3</sup> H. HENSEL, Erg. Physiol. 47, 166 (1952).

<sup>4</sup> Y. ZOTTERMAN, Ann. Rev. Physiol. 15, 357 (1953).

<sup>5</sup> H. HENSEL, Pflügers Arch. 256, 195 (1952).