

**Comparative Physiology.** — *Der Einfluss von Kohlensäure auf die Atmungsbewegungen von Crustaceen.* I. Von J. SEGAAR. (Aus der Zoologischen Station zu Neapel und dem Institut für vergleichende Physiologie der Universität zu Utrecht.) (Communicated by Prof. H. J. JORDAN.)

(Communicated at the meeting of June 28, 1941.)

Einleitung.

*Das Verhalten einiger Crustaceen aus dem Golf von Neapel bei Durchleitung von Kohlensäure durch das Aquariumswasser.*

Die Untersuchungsaquarien bestehen aus einem tiefen Teil und einem untiefen Teil, der so zu sagen ein kleines Stück Strand darstellt. Durch das Wasser kann Kohlensäure geleitet werden. Wenn man in solch ein Aquarium verschiedene Arten von Crustaceen bringt, ergibt sich, dass Representanten verschiedener Arten sich sehr verschieden verhalten können. Wir lassen eine Uebersicht dieses Verhaltens folgen.

1. *Scyllarus arctus* bleibt während einer Stunde unbeweglich auf seinem Platz sitzen. Bringt man ihn hernach in ein Aquarium mit normalem Seewasser, so ist das Tier äusserlich vollkommen unverändert und gesund.

2. *Lambrus angulifrons* bleibt lange Zeit ruhig sitzen, um schliesslich das untiefe Wasser aufzusuchen, wobei er Kopf und Mundteile über den Wasserspiegel erhebt.

3. *Carcinus maenas* wird sehr bald unruhig. Er läuft hin und her und sucht stets aufs neue das untiefe Gebiet des Aquariums auf. Kopf und Mundteile werden über den Wasserspiegel erhoben, die Ventilationsrichtung der Kiemenkammern wird umgekehrt, sodass Luftblasen aus der eigentlichen Einatmungsöffnung aufsteigen.

4. *Dromia vulgaris* sucht zunächst den untiefen Teil auf und atmet daselbst an der Oberfläche unter dem Wasserspiegel. Später erhebt das Tier drei Viertel seiner Körperlänge über den Wasserspiegel. Es tritt Notatmung auf. In einem bestimmten Fall beobachtete ich, dass ein Tier einen Stein erstieg und den hinteren Teil des Thorax über den Wasserspiegel brachte. Hier wurde Luft eingesogen, die an der sich unter Wasser befindenden Ausströmungsöffnung in Form von Luftblasen zum Vorschein kam.

5. *Eriphia spinifrons* bleibt mit *Scyllarus* am längsten unbeweglich im tiefen Wasser sitzen. Die Bewegung der Mundteile bleibt ruhig. Es treten keine Vergiftungserscheinungen auf. Eine Stunde nach dem Augenblick, in welchem *Palinurus* aus dem Wasser genommen werden musste, da

er sonst den Vergiftungserscheinungen erlegen wäre, suchte *Eriphia* den Strand auf und sog Wasser und Luft durch die Kiemenkammern.

6. *Palinurus vulgaris* läuft hin und her, ohne eine bestimmte Richtung zu bevorzugen. Es treten Fluchtbewegungen auf (abdominalis Schwimmen). Schliesslich bleibt er an einer Stelle liegen, legt sich auf die Seite und würde so zu Grunde gehen.

7. *Callinassa laticauda* Otto schwimmt auf gleicher Weise ohne eine bestimmte Richtung zu bevorzugen hin und her. Das Tier würde auf dieser Weise bald an Vergiftung zu Grunde gehen.

#### Allgemeine Prinzipien.

Dieses sehr verschiedenartige Verhalten lässt sich natürlich nicht eindeutig beschreiben. Verschiedene Grundprinzipien lassen sich aber in diesem Betragen erkennen. Zum Teile sind diese in der Literatur schon beschrieben worden.

A. Es besteht offenbar die Möglichkeit, dass Tiere auf erhöhte Kohlensäurekonzentration innerhalb beträchtlicher Zeiträume gar nicht reagieren. Sie leiden dann offenbar auch keinen Schaden durch die Kohlensäure. Welche Anpassungserscheinungen kommen bei solchen Tieren vor? Kommt vielleicht als solche Anpassungserscheinungen Ähnliches vor wie durch BOSWORTH, O'BRIEN und AMBERSON (1936<sup>1</sup>) für *Homarus americanus* beschrieben worden ist? Hier soll nämlich der Kalk des Panzers mit der eingeleiteten Kohlensäure reagieren, wodurch die Kohlensäure teilweise unter Bildung von Bicarbonat gebunden werden soll. Nach PETERS (1938) soll auch *Astacus fluviatilis* einen solchen Abwehrmechanismus gegen Kohlensäure haben.

In zweiter Linie könnte die Anpassung auf einer Erscheinung beruhen, die durch FOX und JOHNSON (1934), JORDAN und GUITTART (1938) und J. SEGAAR (1934) für *Astacus* und von VAN HEERDT und KRIJGSMAN (1939) für *Eriocheir* beschrieben worden ist, und die wir in der Tat bei *Palinurus*, *Homarus*, *Dromia* und *Eriphia* gefunden haben (siehe weiter unten). Bei diesen Tieren hemmt Kohlensäure bei einer bestimmten Konzentration die Atmungsbewegungen. Wenn dann die Skaphognatiten stillstehen, dringt Kohlensäure nur noch durch Diffusion in die Kiemenräume.

B. Es gibt vielerlei Crustaceen aus der Brandungszone, die das Wasser in der Richtung nach dem Strande oder nach den Felsen verlassen, wenn die ungünstigen Umstände sie als Reiz hierzu veranlassen. Von *Eriphia spinifrons* berichtet KRUMBACH (1927) das folgende: „*Eriphia*, die an den Felsen der Strandzone im Mittelmeere lebt, kann mehrere Tage in der Luft bleiben und selbst hohe Temperatursteigerungen aushalten“.

Andere Tiere und übrigens auch *Eriphia* gehen im untiefen Wasser zur Notatmung über (VERWEY 1930, OLTHOF 1936).

C. Endlich gibt es Tiere, die nicht zur Notatmung übergehen oder das

<sup>1</sup>) Zitiert nach F. PETERS, 1938.

Wasser verlassen, aber trotzdem suchend herumlaufen, um das sie umgebende Wasser zu verändern, oder sie suchen schwimmend zu flüchten. Hierfür nennen wir *Palinurus*, ein Tier, welches gewöhnlich bei einer Wassertiefe von 20 m gefangen wird <sup>1)</sup>).

Es ist recht wohl möglich und in einigen Fällen auch schon beschrieben worden, dass bei einzelnen Tierarten verschiedene der genannten Reaktionsmöglichkeiten kombiniert vorkommen.

#### Die Fragestellung.

Für die in Neapel untersuchten Tiere galt die folgende Fragestellung: Lässt sich ein bestimmtes Verhalten bei verschiedenen Crustaceen finden, dass in Beziehung zur normalen Lebensweise dieser Tiere steht, d.h. lässt sich eine Beziehung finden zwischen dem Verhalten und dem Umstände, dass manche Crustaceen in der Küstenzone leben, andere im tiefen Wasser? VAN HEERDT und KRIJGSMAN haben sich diese Frage schon früher auf theoretischer Grundlage gestellt. An der Hand von Mitteilungen in der Literatur, *die auf Wahrnehmungen der Reaktion der Skaphognatiten beruhten*, kommen beide genannten Autoren zum Schluss, dass unter den Seetieren die Crustaceen, die in der Brandungszone leben, keine oder nur geringfügige Reaktionen auf Kohlensäure zeigen. Dahingegen sollen Arten, die nicht in der Brandung leben, deutliches Reaktionsvermögen in diesem Sinne besitzen. Biologisch würde dieses bedeuten, dass die Brandungstiere keiner Regulation bedürfen, weil sie ja in gut durchlüftetem Wasser leben. Tiere in tieferen Zonen dahingegen, wo die Ventilation des Wassers unzureichend werden kann, und erhebliche Variationen der Kohlensäure- und Sauerstoffspannung auftreten können, müssen imstande sein sich anzupassen, vor allem natürlich durch Veränderung der Atmungsfrequenz, um der Zustand des Blutes einigermassen von dem der Umgebung unabhängig zu machen.

Das Problem scheint interessant zu sein, ist aber nicht so einfach als wir es dargestellt haben, denn alle Crustaceen, die nach der Häutung Schutz suchen, und zwar in kleinen Höhlen, werden hier wenigstens zeitweilig unter Umständen zu leben haben, unter denen die Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme erschwert ist, ganz unabhängig davon, in welchen Tiefen diese Tiere unter normalen Umständen leben. Dem könnte dann allerdings wieder gegenüber stehen, dass die Alkalireserve des Blutes bei der Häutung enorm steigt, wodurch die Kohlensäurewirkung kompensiert werden könnte (siehe ARISTIE DAMBOVICEANU 1932).

Unsere Untersuchungen zwangen uns zu dem folgenden Schluss: *Palinurus*, *Eriphia* und *Dromia* werden im Sommer bei Neapel in den folgenden Tiefen gefangen: 20, 10 und 1 Meter. Alle drei Tiere zeigen

<sup>1)</sup> Für eine weiter fortgesetzte feinere Analyse des Verhaltens dieser Tiere bei Kohlensäureeinleitung wird es nötig sein an Stelle von reiner Kohlensäure kohlensäurehaltige Gasgemische zu benutzen. Bei Verwendung von reiner Kohlensäure steigt der Kohlensäuredruck im Wasser zu schnell an.

bei Kohlendäuredurchleitung typische Regulation der Atmungsbewegungen. Dies gilt auch für *Homarus*. Die Form dieser Regulation wird weiter unten beschrieben werden.

### Methodik.

Nach GUITTART (1938), PETERS (1938), VAN HEERDT (1939) darf unter keinen Umständen das Versuchsobjekt gefesselt werden um die Bewegungen der Skaphognatiten auf einem Kymographion zu registrieren. Die Fesselung reizt das Tier zu übernormaler Atmungsfrequenz (Siehe SEGAAR 1934). Dadurch wird es unmöglich, regulatief auftretende Frequenzerhöhung von einer Ruhfrequenz zu unterscheiden. Die jetzt gebrauchte Methode ist dieselbe als die von VAN HEERDT (1939). Wichtig ist natürlich, vor allen Dingen wenn man, wie der Autor, in Neapel im Sommer arbeitet, die Temperatur niedrig und konstant ( $16^{\circ}$ ) zu erhalten.

### PALINURUS VULGARIS.

Abb. 1. Geringe Kohlendäurekonzentration<sup>1)</sup> von 13.4 ccm pro Liter, verursacht im Moment, in welchem der Strom von kohlendäurehaltigem

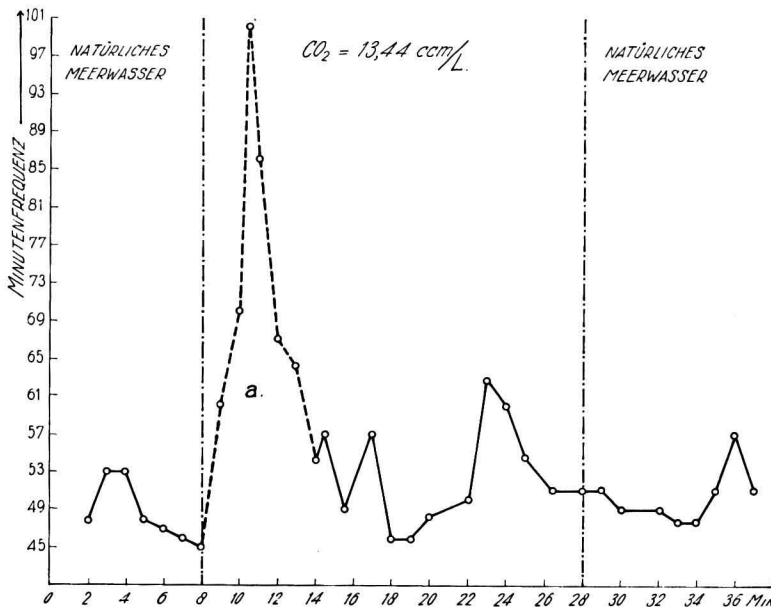


Abb. 1. *Palinurus*.

Änderung der Atemfrequenz nach Zufuhr von Wasser verschiedenen  $\text{CO}_2$ -Gehaltes.

Abszisse: Versuchszeit in Min., Ordinate: Minutenfrequenz der Skaphognatiten.

a = Frequenzzunahme.

<sup>1)</sup> Was die Methode der Kohlendäurebestimmung betrifft, sei auf die Publikation von VAN HEERDT (1939) verwiesen. Wir geben den Kohlendäuregehalt stets in ccm/l an und nicht als Partialdruck, da diese Form in den Publikationen gleichen Gebietes gebräuchlich ist.

Seewasser das Tier erreicht haben kann, eine akute, sehr starke Frequenzzunahme. Diese ist offenbar eine Reaktion auf exterozeptive Reizung durch die Kohlensäure. Die normale Frequenz stellt sich schnell wieder her. Es folgt eine normale Frequenzkurve. Bedingung zur Feststellung dieser Steigerung ist, dass das Tier im untersuchten Gefäß sich ruhig verhält. Oftmals jedoch verursacht die Kohlensäure Unruhe. Auf alle Fälle muss man scharf unterscheiden zwischen Frequenzerhöhung die selbständig auf den Kohlensäurereiz folgt (hierbei bleibt das Tier also ruhig) und der Unruhe des ganzen Tieres, die ihrerseits Frequenzerhöhung verursachen kann.

In der Abbildung ist die eigentliche Frequenzerhöhung mit *a* angegeben.

Abb. 2. Eine Kohlensäurekonzentration von 17.72 ccm/l. Es tritt eine zweifältige Reaktion auf.

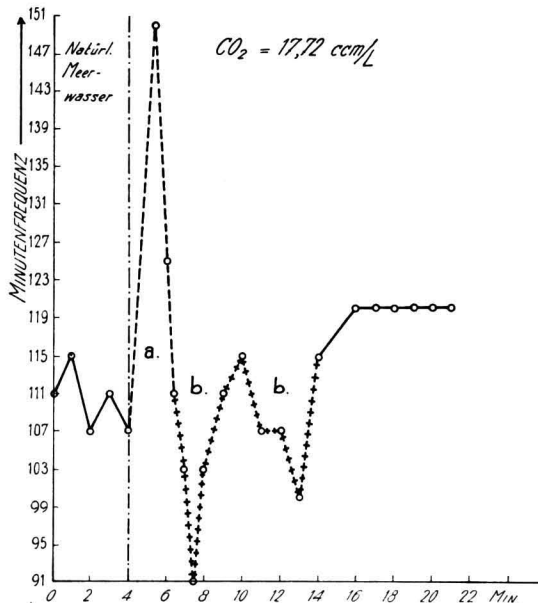


Abb. 2. Palinurus.

Zweiphasige Atmungsreaktion nach Zufuhr von Wasser mit einer  $\text{CO}_2$ -Konzentration, die ein wenig mehr ist als die von Abb. 1. *a* = Frequenzzunahme; *b* = Frequenzabnahme.

a) Die erste Reaktion kommt hier nach  $1\frac{1}{2}$  Minuten und stimmt mit der Frequenzerhöhung von Abb. 1 überein. Nach  $2\frac{1}{2}$  Minuten ist sie beendet. Hierauf folgt

b) eine zweite Reaktion, die eigentlich das Gegenteil der erste ist. Die Frequenz wird abnormal niedrig. Auf der Abbildung erscheint diese Hemmung als 2 nach unten gerichtete Zacken. Auch diese Reaktion ist meiner Meinung nach von exteroceptivem Ursprung. Sie ist in der Abbildung mit *b* angegeben. Im ersten Augenblick drängt sich uns der

Gedanke auf, es könnte sich bei dieser Hemmung um endoceptive<sup>1)</sup> Apnoë nach der starken Ventilation von Phase a handeln. Hierfür ist aber wohl Phase a zu kurz.

Endlich folgt eine sehr regelmässige Atmungskurve auf ungefähr normalem Niveau.

Abb. 3. Kohlensäurekonzentration von 58.24 ccm/l. Hier können wir drei Reaktionsformen unterscheiden.

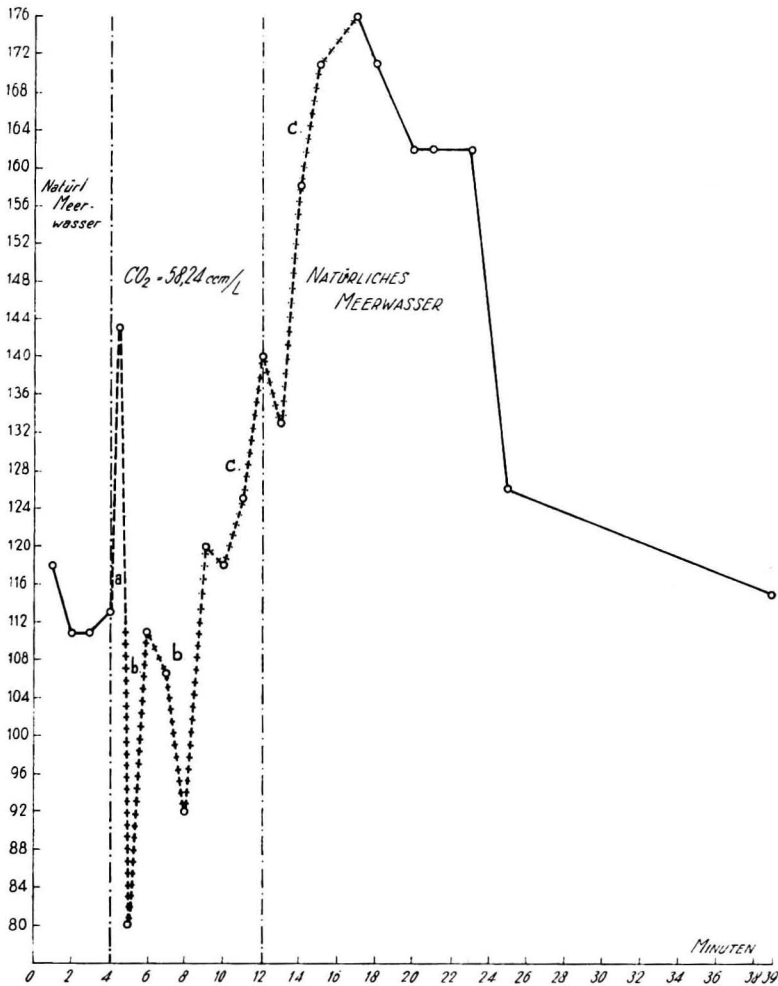


Abb. 3. Palinurus.

Dreiphasige Atmungsreaktion nach Zufuhr von Wasser mit einer  $\text{CO}_2$ -Konzentration von mehr als 5% (58,24 ccm/l. a = Frequenzzunahme; b = Frequenzabnahme; c = Frequenzzunahme.

Abszisse: Versuchszeit in Minuten. Ordinate: Minutenfrequenz der Skaphognatiten.

<sup>1)</sup> Ich habe in einer früheren Publikation in analogen Fällen von proprioceptiven Reflexen gesprochen. Dieser Ausdruck kann irreführend sein, da man, SHERRINGTON folgend, daran denken könnte, dass die Receptoren für diese Reflexe in den Skaphognatiten selbst lokal-

a) Die erste Reaktion ist die vorübergehende Frequenzsteigerung, wie sie sich auch aus den Abb. 1 und 2 ergibt. Sie schlägt um in

b) die zweite Reaktion von Abb. 2. Auch jetzt sehen wir zwei nach unten gerichtete Zacken als Ausdruck dieser Hemmungsphase. Nach Massgabe zunehmender Konzentration der Kohlensäure im Seewasser bei konstanter Durchströmungsgeschwindigkeit des Seewassers durch den Glaszylinder worin sich das Tier befindet, werden die einzelnen Reaktionen kürzere Zeit dauern, daher sind die Kurven auf Abb. 3 schmäller als auf Abb. 1 und 2.

c) Es tritt neuerliche Frequenzsteigerung auf.

Wenn wir jetzt normales Seewasser geben, dann behauptet sich die Frequenzerhöhung noch ungefähr 10 Minuten lang. Hieraus und aus einer Vergleichung zwischen dieser Phase c mit der entsprechenden Phase von Abb. 4 kann man schliessen, dass Phase c verursacht wird durch Kohlen-säureanreicherung im Blut (endoceptive Wirkung der Kohlensäure).

Abb. 4. 106 ccm/l. Bei dieser Konzentration haben die Reaktionen a und b keine Gelegenheit aufzutreten. Unmittelbar erscheint Reaktion c, die sich 9 Minuten lang behauptet, und auf der Kurve als regelmässig fortschreitende Frequenzerhöhung erscheint. Weiterhin nimmt die Frequenz dann aber nicht mehr zu. Die Narkotisierende Wirkung der Kohlensäure macht sich geltend, das kann man auch ohne Hilfsmittel am ganzen Tiere beobachten: der Strecktonus der Extremitäten verschwindet, die Extremitäten tragen das Tier nicht mehr, dieses muss aus dem Beobachtungszylinder entfernt werden.

Zusammenfassend können wir also für *Palinurus* bei steigender Konzentration der Kohlensäure im Atemwasser das folgende feststellen. Es treten nacheinander vier Reaktionen auf, die nach Massgabe der Konzentration der Kohlensäure aufeinander folgen.

- a) exteroceptiv verursachte Beschleunigung,
- b) exteroceptiv verursachte Hemmung (Verzögerung),
- c) endoceptiv verursachte Beschleunigung,
- d) Narkose.

Bei *Astacus* hat der Verfasser früher (bei Registrierung auf dem Kymo-graphion) durch Kohlensäure lediglich Hemmung hervorrufen können. Auf den Kiemen müssen sich bei diesen Tieren Sinnesorgane befinden, die durch Kohlensäure gereizt werden. Der Hemmungsreflex wirkt ausschliesslich homolateral, niemals gekreuzt. Die spezifische Schwelle für diese Kohlensäurewirkung befindet sich bei pH 6.17. Bei andern Säuren, z.B. bei einem Phosphatpuffergemisch, ergeben sich andere pH Werte für den

---

siert sein müssen. Dies wollen wir aber keineswegs behaupten, daher die Ausdruck endoceptiv.

Hemmungsreflex, z.B. 3.5. Dies gilt aber lediglich für diese Versuchsanordnung mit Selbstregistrierung.

Für *Astacus* fand PETERS, wenn er die Tiere ohne sie zu fixieren untersuchte, lediglich diejenige Beschleunigung, die ich als Phase *c* angab. Wenigstens ist dieses die Meinung von PETERS selbst. Aus seinem Protokoll *b* 30.3.37, Seite 602—603 lese ich etwas anderes. Ich finde daselbst:

21.15 Uhr	erste	Registrierung, Frequenz	30/Min.
21.20	„ zweite	„ „	28/Min.
21.25	„ dritte	„ „	28/Min.
21.30	„ vierte	„ „	28/Min.
21.33	„ nach Ablauf der vierten	Registrierung wurde auf	
		Kohlensäurereiches Wasser	umgeschaltet (273.35 ccm
		pro l)	
21.35	„ starke motorische	Unruhe	
21.37	„ „	„ „	
		Nach diesen Unruhen werden die	Atembewegungen
		leiser und ihre Zahl sinkt.	
21.43	„ die Atembewegungen sind	kaum noch wahrzunehmen.	
21.45	„ eine ganz schwache motorische	Unruhe tritt auf.	
21.47	„ fünfte	Registrierung, Frequenz	7/Min.
22.08	„ sechste	„ „	3/Min.
22.10	„ siebente	„ „	149/Min.
22.15	„ achte	„ „	150/Min.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass wir diese genauen Wahrnehmungen besser lesen müssen als der Forscher dies selbst getan hat. Keineswegs handelt es sich hier ausschliesslich um eine Beschleunigungsphase (7te und 8te Registrierung). Diesen Registrierungen geht eine deutliche Hemmungsphase voran, die von 21.37 Uhr bis 22.08 Uhr dauert, also nicht weniger als eine halbe Stunde.

Für *Astacus* fanden JORDAN und GUITTART eine Hemmungs- und Beschleunigungsphase bei Anwendung von 100 ccm Kohlensäure pro l. Für *Eriocheir* fanden VAN HEERDT und KRIJGSMAN eine exteroceptiv verursachte Hemmungs- und eine endoceptiv verursachte Beschleunigungsphase. Bei diesen Tieren sind die Antennulae Träger der Sinnesorgane, deren Reizung die Hemmungsphase verursacht. Wenn man die Antennulae wegnimmt, fällt die Hemmungsphase aus. Die in Frage stehende Sinnesorgane reagieren auf gleiche Weise auf Kohlensäure und auf eine beliebige andere Säure, z.B. Salzsäure, mit gleichem Schwellenwerte, nämlich von pH 6.5.

#### SINNESORGANE FÜR KOHLENSÄURE BEI PALINURUS.

a) *Die Kiemen.* Auch bei *Palinurus* sind die Kiemen Träger von Sinnesorganen, die imstande sind auf eine bestimmte Kohlensäurekonzen-



tration im Wasser zu reagieren. Man stellt dafür eine Reihe von Gefäßen mit Seewasser bereit mit verschiedenen Kohlensäurekonzentrationen. Der Schwellenwert für die Reaktion befindet sich bei pH 6. Hierdurch werden die Atmungsbewegungen gehemmt. Hierfür ist es nötig dass nur ein sehr kleiner Teil der Kiemen mit dem betreffenden Seewasser benetzt wird. Die Hemmung ist dann akut und homolateral. Antennulae und Taster spielen bei dieser Reaktion keine Rolle. Auch wenn man den Kiemendeckel weg-schneidet, tritt die Hemmung unter den genannten Bedingungen auf. Wenn man dahingegen auf einer Seite des Tieres die Kiemen mit Paraffin bedeckt oder einseitig die Kiemen wegnimmt, dann bleibt die Hemmung an der betreffenden Seite aus. Was die Methode betrifft, siehe SEGAAR 1934, allerdings abgesehen von der damals benutzten Fixierung der Versuchstiere.

Die Kohlensäureschwelle ist spezifisch. Wenn man an Stelle von

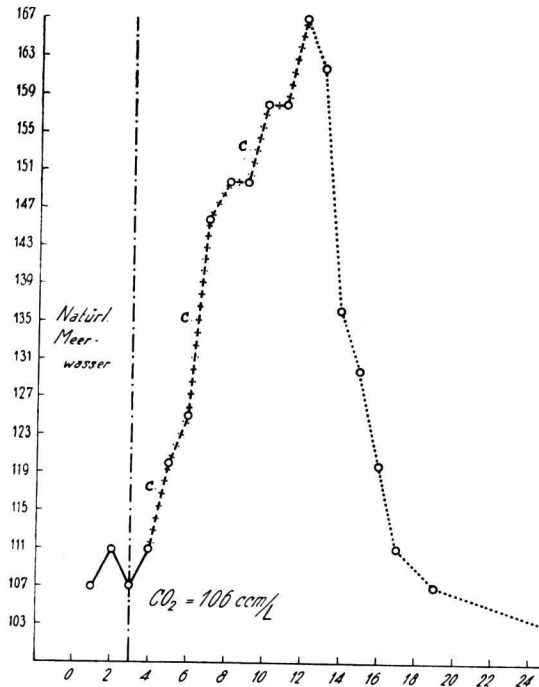


Abb. 4. Palinurus.

Änderung der Atmungsfrequenz nach Zufuhr von Wasser hohen  $\text{CO}_2$ -Gehaltes (mehr als 10%). Phase a und Phase b sind weggefallen. Phase c: endoceptiv verursachte Frequenzzunahme. Danach tritt Narcose ein. Abszisse: Versuchszeit in Min., Ordinate: Minutenfrequenz der Skaphognatiten.

Kohlensäure Salzsäure nimmt, um den pH zu erniedrigen, dann liegt die Schwelle bei einem pH von ungefähr 3.9. (Nach der Hinzufügung von Salzsäure muss Luft durch das Wasser geführt werden, um die freiwerdende Kohlensäure auszuwaschen.)

b) *Die Antennulae*. Merkwürdigerweise sind auch die Antennulae imstande um auf eine bestimmte Kohlensäurekonzentration im Wasser zu reagieren.

Abb. 5. Eine Kohlensäurekonzentration von 34.64 ccm/l verursacht bei einem normalen Tiere eine Atmungskurve, die aus drei Phasen besteht, nämlich a, b und c, die wir schon kennen gelernt haben. Nun entfernen wir die Antennulae. Diese bestehen aus drei Schaftgliedern und 2 bis 3 Endgeißeln, von denen eine die Haare trägt, die als Chemorezeptoren anzusehen sind (H. BALSS). Nach drei Tagen wiederholen wir den gleichen Versuch mit diesem Tiere, dem die Antennulae fehlen. Die Kurve verläuft nun flacher. Phase a ist weggefallen, Phase b ist viel flacher geworden, Phase c ist unverändert geblieben. Die zwei ersten Reaktionen werden bei *Palinurus* daher offenbar durch Reizung der Antennulae verursacht. Dahingegen Phase c ein endozeptiver Effekt, und daher nicht von bestimmten äusseren Sinnesorganen abhängig. In beiden Kurven stimmen die der Phase c entsprechenden Teile mit einander überein.

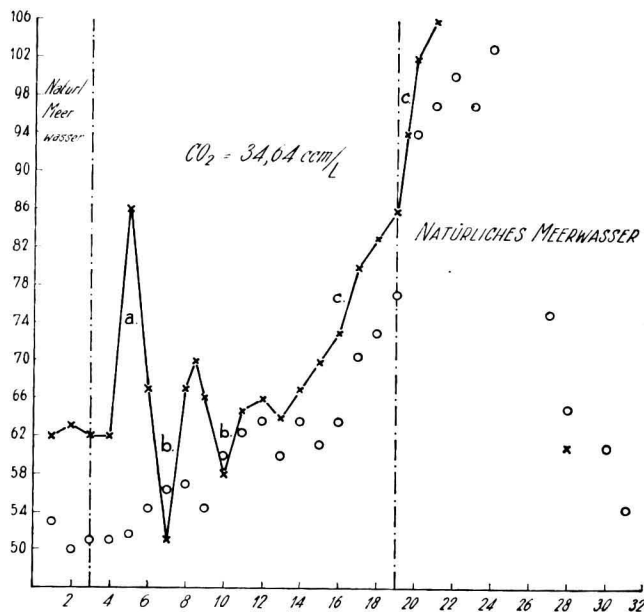


Abb. 5. *Palinurus*.

x x x für das normale Tier.

o o o für das Tier ohne Antennulae.

Ausbleiben von Phase a und Abschwächung von Phase b nach Amputation der Antennulae. In beiden Kurven normale Phase c und in beiden Kurven steil Emporsteigen sobald wieder normales Wasser gegeben wird, durch hinwegfallende Hemmungswirkung von  $\text{CO}_2$  auf die Sinnesorgane der Kiemen. Abszisse:

Versuchszeit in Min., Ordinate: Minutenfrequenz der Skaphognatiten.

Ich möchte im Übrigen noch eine andere Tatsache andeuten. Sobald man nämlich nach dem Versuch mit kohlensäurehaltendem Wasser wieder nor-

males Wasser gibt, steigen *beide* Kurven steiler als unter früher angewandten Bedingungen empor. Das beweist, dass in diesem Augenblick eine Hemmung wegfällt. Wäre nämlich diese Hemmung nicht vorhanden gewesen, dann würden die Kurven soweit sie der Phase *c* entsprechen, von vorn herein steiler gewesen sein. Nun aber ist Phase *c* sozusagen die Äusserung eines Gleichgewichtes zwischen einer endoceptiven Beschleunigung und einer *nicht durch die Antennulae* verursachten exteroceptiven Hemmung. Offenbar ist diese Hemmung gleich derjenigen, die wir oben besprochen, deren Rezeptoren auf den Kiemen liegen. Dass diese Hemmung in Phase *c* unserer Kurve lediglich als weniger steiler Anstieg von Phase *c* in die Erscheinung tritt, erklärt sich durch die Tatsache, dass für volle Entwicklung der Hemmungswirkung durch die Kiemen die Schwelle höher ist und (bei *Palinurus*) ein unmittelbares Vorhandensein von einer höheren Schwellenkonzentration nötig ist. Die Kohlensäure scheint nämlich bei *Palinurus* ziemlich schnell in das Blut aufgenommen zu werden: hierdurch kommt es, dass die endoceptive Wirkung sich in *erster* Linie geltend macht. Bei *Homarus* ist, wie wir sehen werden, dies nicht der Fall.

Für *Palinurus* erhalten wir das folgende: gleichmässig zunehmende Kohlensäurekonzentrationen werden während Phase *c* durch die Kiemen wahrgenommen, aber die Wirkung dieser Reizung mischt sich mit der Wirkung der bereits im Blut vorhandenen Kohlensäure. Hohe und akut auftretende Kohlensäurekonzentrationen werden durch die Kiemen wahrgenommen.

*Palinurus* wird daher auf verschiedenen Wegen vor ungünstigem Atemwasser gewarnt durch die *Antennulae* und durch die Kiemen. In diesem Sinne fasse ich auch Phase *a* auf, nämlich als ein „Schrecken“ dafür „dass etwas nicht in Ordnung ist“<sup>1)</sup>.

---

<sup>1)</sup> Die zweite Abteilung dieser Mitteilung folgt im nächsten Heft.