

Comparative Physiology. -- *Der Einfluss von Kohlensäure auf die Atmungsbewegungen von Crustaceen.* II. 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.) ¹⁾

(Communicated at the meeting of September 27, 1941.)

HOMARUS VULGARIS.

Abb. 6. Wenn wir einem Homarus bei diesem Versuch normales Seewasser geben, zählen wir einen Frequenz von ungefähr 60/Min. Wenn wir nun den Hahn des Apparates so drehen, dass das normale durch kohlendioxidhaltiges Seewasser von 35.84 ccm/l ersetzt wird, dann treten auch bei Homarus die drei Phasen *a*, *b* und *c*, die wir bei Palinurus kennen lernten, auf. Für Phase *a* gilt dasselbe, was wir bei Palinurus bemerkten. Es tritt eine deutliche Frequenzsteigerung auf. Gleichzeitig zeigt sich häufig aber eine allgemeine Unruhe des Tieres, welches offenbar „etwas bemerkt hat“. Zuweilen versucht es sich zu entfernen. Bei den Versuch muss daher streng darauf geachtet werden, dass das Versuchsobjekt, ausgenommen die Bewegung der Skaphognatiten, vollkommen ruhig ist.

Die zweite Phase (*b*) zeichnet sich bei Homarus nicht lediglich durch eine Frequenzverminderung, sondern sogar durch einen vollkommenen Atmungsstillstand aus. Dieser Teil der Kurve stimmt hierdurch überein mit der Hemmungsphase bei Astacus, wie GUITTART diese fand (GUITTART Abb. 2, Seite 8).

Die Hemmungsphase *b* ist bei Homarus sehr hardneckig. Nicht selten treten erst dann Atembewegungen auf, wenn wir dem Tiere normales Wasser geben, aber selbst dann tritt keine deutliche Verschnellungsphase *c* auf. Wir bringen dies in Zusammenhang mit der Tatsache, dass nach BOSWORTH und Mitarbeiter (1936) ein Teil der Kohlensäure durch den Panzer neutralisiert wird. Dadurch wird offenbar der Durchtritt der Kohlensäure in das Blut stark gehemmt. Dahingegen sehen wir in *sehr wenig* Fällen (und dann noch mit grossen Schwankungen der Resultate) die Frequenzerhöhung von Phase *c* (Siehe Abb. 6). In den Schwankungen drückt sich daher meiner Meinung nach die konkurrierende Wirkung von endoceptiv verursachter Beschleunigung und exteroceptiv verursachter Verzögerung aus.

Die Wahrnehmung von Kohlensäure bei Homarus.

Diese Wahrnehmung verläuft bei Homarus anders als bei Eriocheir (nach VAN HEERDT), und teilweise auch anders als bei Palinurus. Weder

¹⁾ Die erste Abteilung dieser Mitteilung ist im vorigen Heft erschienen.

die Antennulae noch die Taster der Mundteile haben Sinnesorganfunktion gegenüber Kohlensäure. Abb. 6 ist vollkommen identisch mit der Kurve eines Tieres, bei dem die Antennulae und die Taster entfernt worden waren. Dahingegen stimmt *Homarus* insofern mit *Astacus* überein, dass die Hemmungsphase durch einen homolateralen Reflex entsteht, dessen Rezeptoren sich auf den Kiemen befinden. Nur die Kiemen sind Träger dieser Sinnesorgane. Hierdurch ist es auch der Mühe wert, die Antennulae

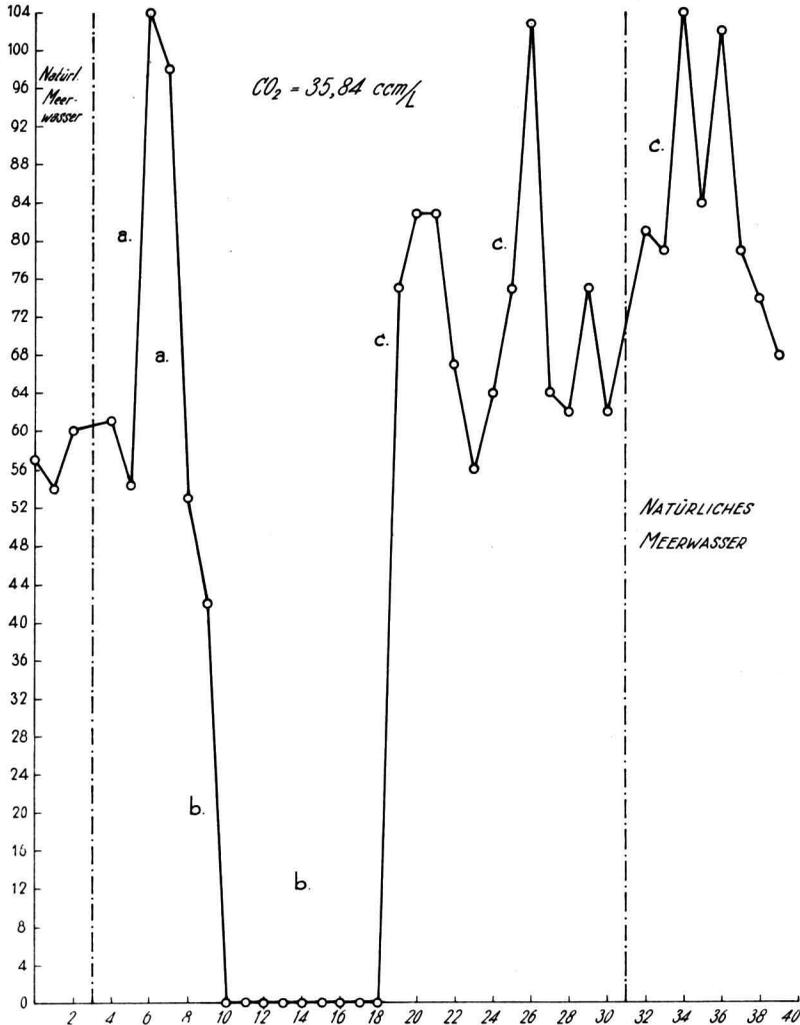


Abb. 6. *Homarus*.

Drephasige Atmungsreaktion nach Zufuhr von Wasser mit einer CO₂-Konzentration von mehr als 3% (35,84 ccm/l). a = Frequenzzunahme; b = Apnoë; c = periodische Frequenzzunahme. Abszisse: Versuchszeit in Minuten, Ordinate: Minutenfrequenz der Skaphognatiten.

von *Astacus* und *Homarus* einerseits mit denen von *Eriocheir* und *Palinurus* anatomisch zu vergleichen. Während *Palinurus* auf zweierlei Weise

(Antennulae und Kiemen) vor schlechtem Atemwasser gewarnt wird, besitzt für diese Warnung Homarus (und Astacus?) nur ein einziges Organ, nämlich die Kiemen. Ob bei Eriocheir die Kiemen einen Sinnesfunktion haben, ist noch nicht untersucht worden.

ERIPHIA SPINIFRONS.

Abb. 7. Eine Kohlensäurekonzentration von 11.20 ccm/l hat deutliche Erniedrigung der Atemfrequenz zur Folge. Dies stimmt überein mit Phase *b* bei Palinurus, diese Phase dauert bei Eriphia aber länger. Die Form der Kurve ist daher anders als bei Palinurus und stimmt in dieser Hinsicht mehr mit derjenigen von Homarus überein. Nur ist die Frequenzerniedrigung nicht so stark dass ein totaler Atmungsstillstand eintritt. Bei Eriphia habe ich keine Phase *a* finden können. Wenn am Schluss wieder normales Seewasser zugefügt wird, dann wird die exteroceptiv verursachte Hemmung aufgehoben und Dyspnoë macht sich geltend.

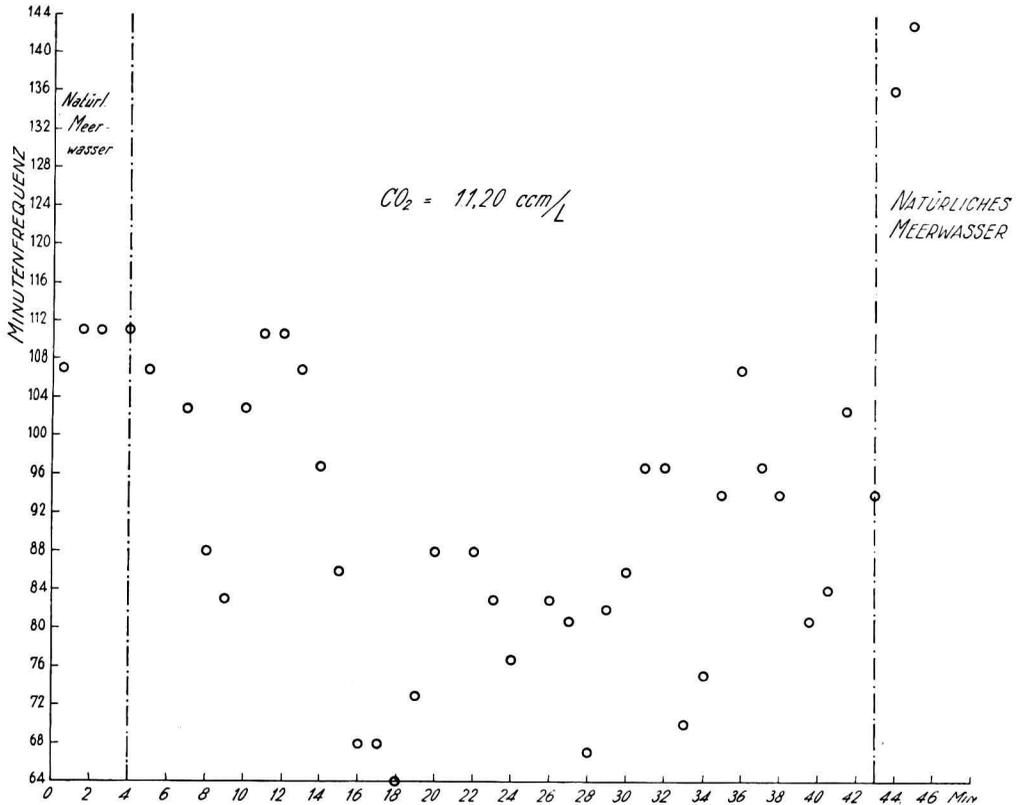


Abb. 7. Eriphia.

Änderung der Atemfrequenz nach Zufuhr von Wasser verschiedenen CO_2 -Gehaltes. Abszisse: Versuchszeit in Min., Ordinate: Minutenfrequenz der Skaphognatiten. Die Frequenz nimmt in Wasser mit einer CO_2 -Konzentration von ungefähr 1% (11,20 ccm/l) ab (Phase *b*), um in natürlichem Wasser wieder steil emporzusteigen (Phase *c*). Phase *a* fehlt.

Abb. 8. Eine höhere Kohlensäurekonzentration, nämlich 36.96 ccm/l verursacht erstens eine sehr deutliche Frequenzverminderung und einen totalen Atmungsstillstand. Nach einigen Unterbrechungen dieser Hemmung kommt zweitens starke Dyspnoë.

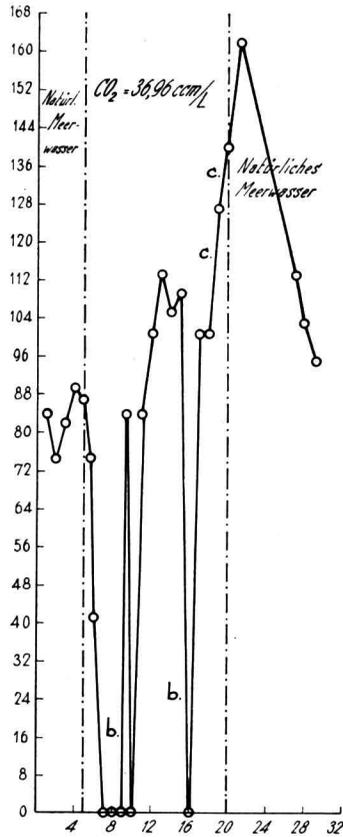


Abb. 8. Eriphia.

Zweiphasige Atmungsreaktion nach Zufuhr von CO₂ reichem Wasser. Phase a fehlt. Phase b = Frequenzabnahme bis zum Atmungsstillstand. Phase c = Frequenzzunahme. Abszisse: Versuchszeit in Min., Ordinate: Minutenfrequenz der Skaphognatiten.

Bei noch höheren Kohlensäurekonzentrationen, z.B. 58.24 ccm/l (hierfür haben wir keine Abb. gegeben), tritt die Hemmungsphase nicht auf. Sie wird unmittelbar durch Dyspnoë verdrängt.

DROMIA VULGARIS.

Abb. 9. Bei einer Kohlensäurekonzentration von 26.88 ccm/l wird die Atmungsfrequenz deutlich erniedrigt. Diese Kurve erniedrigter Frequenz kann mit derjenigen verglichen werden, die wir bei Eriphia fanden. Als Unterschied zwischen beiden fällt auf, dass in manchen Fällen bei Dromia

diese Frequenzerniedrigung einer kurz dauernden Frequenzerhöhung vorangig (auf der Figur ist diese Frequenzerhöhung nicht wiedergegeben).

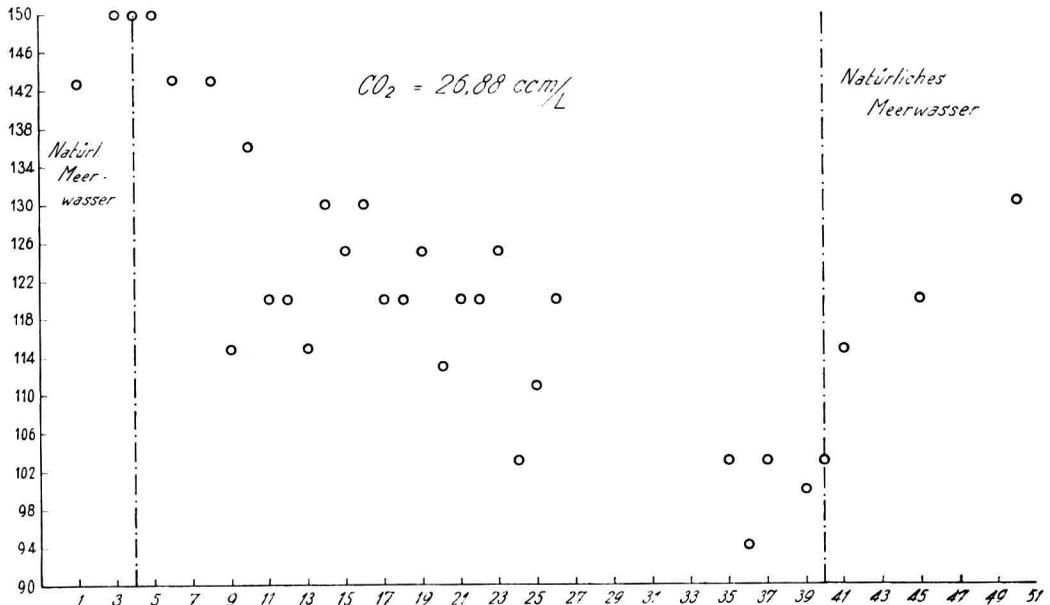


Abb. 9. *Dromia*.

Änderung der Atemfrequenz nach Zufuhr von Wasser verschiedenen CO_2 -Gehaltes. Abszisse: Versuchszeit in Min., Ordinate: Minutenfrequenz der Skaphognatiten. Phase *a* könnte anwesend sein, tritt hier aber nicht auf. Die Frequenz nimmt in Wasser mit eine CO_2 -Konzentration von 26.88 ccm/l ab (Phase *b*).

Abb. 10. Eine Kohlensäurekonzentration von 45.92 ccm/l verursacht drei aufeinander folgende Phasen. *a*) kurz dauernde Frequenzsteigerung. *b*) Frequenzerniedrigung, die sich jedoch darauf beschränkt, dass nach der genannten Frequenzerhöhung *a* wieder normaler Rhythmus auftritt. *c*) die Kohlensäure wirkt nun im Blut und verursacht Dyspnoë. *Dromia* stimmt also mit *Eriphia* darin überein, dass beide langdauernde Hemmungsphasen bei niedriger Kohlensäurekonzentration haben (Abb. 7 und 9). *Dromia* stimmt mit *Palinurus* und *Homarus* überein, durch das Auftreten einer kurz dauernden Verschnellungsphase *a* (Abb. 6 und 10).

ZUSAMMENFASSUNG.

1. *Palinurus vulgaris*, *Homarus vulgaris*, *Eriphia spinifrons* und *Dromia vulgaris* haben das Vermögen sich durch Regulierung der Atemfrequenz an Veränderungen der Kohlensäurekonzentration im Atemwasser anzupassen. In dieser Beziehung unterscheiden sich Crustaceen, die im tiefen Wasser leben, nicht von den Arten, die in der Brandung oder im untiefen Wasser leben.

2. Bei zunehmender Kohlensäurekonzentration kann man 4 Phasen dieser Reaktion von einander unterscheiden:

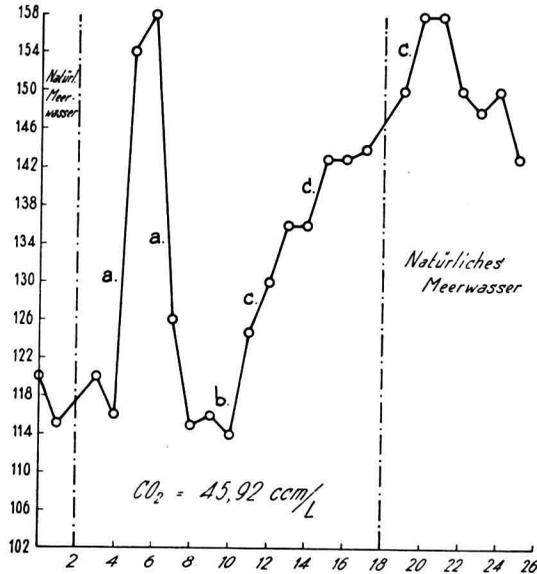


Abb. 10. Dromia.

Dreiphasige Atmungsreaktion nach Zufuhr von Wasser mit einer CO_2 -Konzentration von 45,92 ccm/l . Abszisse: Versuchszeit in Min., Ordinate: Minutenfrequenz der Skaphognatiten.

- a) exteroceptiv verursachte Frequenzzunahme (diese wurde bei Eriphia nicht gefunden),
- b) exteroceptiv verursachte Frequenzverminderung oder totale Hemmung der Atmungsbewegungen,
- c) endoceptiv verursachte Frequenzsteigerung,
- d) Narkose.

3. Die Schwellenwerte, die nötig sind um die verschiedenen Reaktionsformen hervorzurufen, sind bei den verschiedenen Arten, aber auch bei verschiedenen Individuen gleicher Art, verschieden. Hierzu kommt, dass bei Homarus (wie auch bei Astacus) ein Teil der dem Wasser zugesetzten Kohlensäure durch den Panzer neutralisiert wird. Daher sind die Kohlensäurewerte, die angegeben werden, lediglich Annäherungswerte der Kohlensäurekonzentration, die bei dem betreffenden Versuche zur Anwendung kam. Bei Palinurus treten die vier Phasen auf, bei den folgenden Kohlensäurekonzentrationen:

Phase a)	ungefähr bei	1 %	Kohlensäure
„ b)	„	2 %	„
„ c)	„	5 %	„
„ d)	„	10 %	„

4. Die Sinnesorgane, die durch die Kohlensäure gereizt werden, befinden sich bei *Homarus* auf den Kiemen.

5. Die eigentliche Sinnesorgane kommen bei *Palinurus* auf den Antennulae und den Kiemen vor. Die Sinnesorgane für geringe Konzentrationen befinden sich hier auf den Antennulae, die vorhanden sein müssen, wenn Phase *a* und *b* hervorgerufen werden soll. Höhere Konzentrationen erregen die Sinnesorgane auf dem Kiemen. Hierbei treten zwei Möglichkeiten auf:

- 1) Die höhere Konzentration tritt langsam auf. In diesem Fall konkurriert die Hemmung, die durch die im Aussenmedium vorhandene Kohlensäure ausgelöst wird, mit der endoceptiven Dyspnoë, ausgelöst durch den Kohlensäuregehalt des Blutes.
- 2) Die höhere Konzentration tritt schnell auf. Ebensoschnell ergibt sich nun Hemmung.

6. Die Erregbarkeit der Kiemen durch Kohlensäure ist spezifisch. Der Schwellenwert der Kohlensäure liegt bei einem viel höheren pH als für andere Säuren. Ob die Reizung der Antennulae von *Palinurus*, wie VAN HEERDT dies bei *Eriocheir* angegeben hat, unspezifisch ist, habe ich nicht nachuntersucht.

Am Schluss dieser Mitteilung ist es mir eine angenehme Pflicht der Niederländischen Regierung für die Zuweisung eines Stipendiums und des Niederländischen Arbeitsplatzes, Herrn Prof. Dr. R. DOHRN und Dr. G. KRAMER, sowie dem gesamten Personal der Zoologischen Station zu Neapel für die Weise, wie sie alle dazu beigetragen haben, meinen Aufenthalt in Neapel nützlich und angenehm zu gestalten, meinen herzlichsten Dank auszudrücken. Herrn Prof. JORDAN und seinen Mitarbeitern im Laboratorium voor vergelijkende Physiologie zu Utrecht danke ich für ihre grosse Anteilnahme an meiner Arbeit und für ihre Hilfe.

LITERATUR.

- BALSS, H.: Tierwelt der Nord- und Ostsee VI von G. Grimpe und E. Wagler.
 FOX, H. M. and M. L. JOHNSON: *J. of exper. Biol.* **11**, 1 (1934).
 DAMBOVICEANU, Mille ARISTIE: *Arch. Roum. de path. exp. et de microbiol. Extrait* **2** (1932).
 JOHNSON, M. L.: *J. of exper. Biol.* **13**, 4 (1936).
 VAN HEERDT, P. F. und B. J. KRIJGSMAN: *Z. vergl. Physiol.* **27**, 29 (1939).
 JORDAN, H. J. and J. GUITTART: *Proc. Ned. Akad. v. Wetensch., Amsterdam*, **41**, 1 (1938).
 KRUMBACH: *Handbuch der Zoöl. von Kükenthal*, 931 (1927).
 PETERS, F.: *Z. vergl. Physiol.* **25**, 591 (1938).
 SEGAAR, J.: *Z. vergl. Psysiol.* **21**, 492 (1934).
 VERWEY, J.: *Treubia* **12**, 169 (1930).
-