

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

**Zur Analyse des Sauerstoffverbrauchs
der Larven von Cloeon dipterum
und Ephemera vulgata**

Von

Otto Harnisch

Mit 1 Textabbildung

Sonderabdruck aus
Zeitschrift für vergleichende Physiologie

26. Band, 4. Heft

Abgeschlossen am 18. Februar 1939



Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin
1939

Die Zeitschrift für vergleichende Physiologie

steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und der speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschster Veröffentlichung in zwanglosen einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von RM. 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle RM. 60.— für eine Arbeit.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich. Weitere 160 Exemplare werden, falls bei Rücksendung der 1. Korrektur bestellt, gegen eine angemessene Entschädigung geliefert. Darüber hinaus gewünschte Exemplare müssen zum Bogennettopreise berechnet werden. Mit der Lieferung von Dissertationsexemplaren befaßt sich die Verlagsbuchhandlung grundsätzlich nicht; sie stellt jedoch den Doktoranden den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertationsexemplare durch die Druckerei.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. K. v. Frisch, München 2 NW, Luisenstraße 14; Zoologisches Institut der Universität

oder an

Professor Dr. A. Kühn, Berlin-Dahlem, Boltzmann-Str. 2, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.

Die Herausgeber

v. Frisch Kühn

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 22/24

26. Band	Inhaltsverzeichnis.	4. Heft Seite
	HOLST, ERICH v., Entwurf eines Systems der lokomotorischen Periodenbildungen bei Fischen. Ein kritischer Beitrag zum Gestaltproblem. Mit 17 Textabbildungen	481
	HESS, W. R., Beziehungen zwischen Winterschlaf und Außentemperatur beim Siebenschläfer	529
	ZEUTHEN, ERIK, On the Hibernation of <i>Spongilla lacustris</i> (L.). (With 3 figures in the text)	537
	HARNISCH, OTTO, Zur Analyse des Sauerstoffverbrauchs der Larven von <i>Cloeon dipterum</i> und <i>Ephemera vulgata</i> . Mit 1 Textabbildung	548
	WOHLFAHRT, THEODOR A., Untersuchungen über das Tonunterscheidungsvermögen der Elritze (<i>Phoxinus laevis</i> Agass). Mit 7 Textabbildungen (8 Einzelbildern)	570

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel.)

ZUR ANALYSE DES SAUERSTOFFVERBRAUCHS DER LARVEN VON CLOEON DIPTERUM UND EPHEMERA VULGATA.

Von

OTTO HARNISCH, Kiel.

Ausgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 27. Dezember 1938.)

I. Einleitung.

Die Atmungsgröße von Ephemeridenlarven ist in ihrer Abhängigkeit vom O_2 -Partialdruck des Mediums von MUNRO FOX, WINGFIELD und SIMMONDS (1937) untersucht worden. Von den studierten Formen zeigte *Cloeon dipterum* weitgehende Unabhängigkeit der Atmungsgröße vom O_2 -Partialdruck, während eine jugendliche, nicht näher bestimmte *Caenis* sp. sehr deutliche Abhängigkeit, namentlich bei O_2 -Spannung, die über die der Luft erhöht war, aufwies. Die Larven von *Ephemera vulgata* zeigten ebenfalls stets deutliche Abhängigkeit, die besonders bei vermindertem Partialdruck zutage tritt. Die Larven von *Baetis scambus* und *Leptophlebia vespertina* erinnern in ihrem Verhalten an die von *Cloeon dipterum*, wenn auch eine geringfügige Abhängigkeit vom Partialdruck zu bestehen scheint.

Fox und Mitarbeiter können für die Verschiedenheit des Verhaltens der Atmungsgröße der verschiedenen Formen gegenüber wechselndem Partialdruck keine Erklärung geben. Namentlich zeigte sich, daß nicht, wie von den Autoren auf Grund früherer Erfahrungen vermutet, der Fundplatz (fließendes oder stehendes Wasser) von ausschlaggebender Bedeutung ist. — Nun habe ich an einigen Tierformen des Süßwassers (besonders *Tubifex* und *Chironomus*-Larve) zeigen können, daß die Atmungsgröße von Tieren, die unter respiratorisch günstigen Bedingungen gelebt hatten, verhältnismäßig niedrig und vom O_2 -Partialdruck unabhängig ist, daß dagegen die von Tieren, die zuvor einer Anaerobiose unterworfen waren, gesteigert und vom Partialdruck abhängig ist (vgl. HARNISCH 1935a, b, 1936, 1937a, b). Auf Grund der an diesen Tierformen gesammelten Erfahrungen (vgl. besonders HARNISCH 1937a) habe ich die Auffassung vertreten, daß 2 Arten der Oxybiose zu scheiden sind: 1. primäre Oxybiose, der Standardsauerstoffverbrauch unter respiratorisch günstigen Bedingungen lebender Tiere und 2. sekundäre Oxybiose, die nach vorangehender Anaerobiose auftretende, vom O_2 -Partialdruck abhängige Erholungsatmung.

Zweck der im folgenden wiederzugebenden Untersuchungen war, klarzustellen, ob die bei einigen Ephemeridenlarven zu findende Abhängigkeit der Atmungsgröße vom O_2 -Partialdruck des Mediums etwa einem Vorhandensein von sekundärer Oxybiose bei diesen Formen zuzuschreiben ist.

II. Material und Methoden.

1. *Material.* Als Vertreter der Formen, deren Atmungsgröße vom O_2 -Partialdruck des Mediums weitgehend unabhängig ist, wurde *Cloeon dipterum* gewählt. Die Form, die die stärkste Abhängigkeit vom Partialdruck zeigt, mußte leider ausscheiden, da die englischen Autoren die Art nicht so bestimmen konnten, daß sie wiedererkannt werden kann. Es wurde daher die Larve von *Ephemera vulgata* gewählt, die ja ebenfalls nach den Untersuchungen von Fox und Mitarbeitern deutliche Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs vom O_2 -Partialdruck zeigte.

Die Larven von *Cloeon dipterum* gewann ich aus einem kleinen, mit verschiedenen Wasserpflanzen bewachsenen Tümpel des botanischen Gartens der Universität Kiel. Es konnten im August und September zumeist Larven aller Größenordnungen in ausreichender Zahl erhalten werden; nur gegen Ende der Untersuchungszeit waren „ausgewachsene“ Larven nicht mehr zu finden. Die Larven wurden in Wasser ins Institut eingebracht, dort in reines Leitungswasser mit guter Durchlüftung gebracht. Im allgemeinen wurde nur Material verwendet, daß sich nicht länger als 4 Tage im Institut befand. Gefüttert wurden die Larven zwar nicht, aber es dürften ihnen immerhin noch unvermeidlich mitgeschleppte kleine pflanzliche Teilchen zur Verfügung gestanden haben, so daß man das Material nicht als Hungertiere ansprechen kann.

Larven von *Ephemera vulgata* konnte ich in der Umgebung Kiels nicht in ausreichender Menge erhalten. Ich bezog sie von einem Berliner Tierfänger. Dieser gewann die Larven aus einem Graben bei Königswusterhausen, der etwa 2 m breit und 30 cm tief Wiesengelände durchfließt. Der Grund ist „morastig“ mit etwa 20 cm mächtiger Schlammsschicht. Bewachsen ist der Graben mit *Nuphar luteum*, *Elodea canadense* und *Lemna*. Die Larven wurden sofort nach dem Fang nur feucht mit etwas Pflanzenmaterial verpackt und mir beschleunigt zugesandt, so daß sie etwa 16—18 Stunden nach dem Fang in meinen Besitz gelangten. Die der Versandschachtel entnommenen Tiere waren stets lebhaft. Sie wurden im Institut in gut durchlüftetem Leitungswasser aufbewahrt. Auch diese Tiere sind — aus den gleichen Gründen wie die *Cloeon*-Larven — kaum als Hungertiere anzusprechen. Ich erhielt das Material, das zumeist aus ziemlich ausgewachsenen Larven bestand, wöchentlich; die zu den Messungen verwandten Tiere waren also höchstens 1 Woche im Institut aufbewahrt worden.

Die Messungen wurden mit den üblichen Stoffwechselmanometern (nach BARCROFT-WARBURG) ausgeführt. Das Tiermaterial wurde stets mit 1 ccm Leitungswasser in die Manometervorlage eingebracht; die Manometer wurden daher geschüttelt. — Von *Cloeon* kamen je 5—20 Tiere entsprechend der jeweiligen Größe in jeden Manometertrog. Für jede zu untersuchende Sauerstoffspannung wurden sowohl Messungen an ausgewachsenen als auch an jungen Larven vorgenommen. Nach dem Messensende wurde stets kontrolliert, ob sich etwa Tiere während des Versuches gehäutet hatten. War dies der Fall, so wurde die Messung verworfen. — Von *Ephemera* wurde nur je 1 Larve für jedes Manometer benutzt. Die Larven waren meist etwa ausgewachsen; nur in einigen Fällen wurden — ohne irgendwie abweichendes Ergebnis — etwa halb erwachsene Tiere verwandt.

Da bei den beiden Formen mit verschiedener Tierzahl gearbeitet wurde, war nach der Art verschiedene Versuchstechnik notwendig. Es zeigte sich, daß die individuelle Verschiedenheit der Atmungsgröße verhältnismäßig groß ist. Wenn wie

bei *Clocon* mit einer Anzahl von Individuen gearbeitet wurde, so war es möglich, Vergleichsmessungen unter verschiedener Sauerstoffspannung in verschiedenen Manometern gleichzeitig durchzuführen, da individuelle Unterschiede — wie Vorversuche zeigten — ausreichend ausgeglichen sind. Diese Gewähr hat man bei *Ephemera*, bei der in jeden Manometertrog nur 1 Tier gebracht werden konnte, nicht. Bei dieser Form wurden daher die Atmungsgrößen unter verschiedenen O_2 -Spannungen in aufeinanderfolgenden Etappen am gleichen Individuum gemessen. Zur Kontrolle wurde stets an einem anderen Tier gemessen, wie sich in der Zeit der beiden Messungen

Von einer Narkose habe ich Abstand genommen, da nicht bekannt ist, wie diese auf die verschiedenen Arten der Oxybiose einwirkt. *Ephemera*-Larven verhalten sich (mit seltener Ausnahme) im Manometertrog recht ruhig. *Clocon* führt im Anfang der Messung zwar noch gelegentlich heftig schnellende Bewegungen aus, bald aber verhalten auch diese Tiere sich völlig ruhig (wie betäubt). Es ist also sicher, daß meine Werte annähernd die Standardatmung wiedergeben.

Nach der Messung wurden die Tiere auf Filtrierpapier abgetupft und dann gewogen. Die Werte des Sauerstoffverbrauchs werden auf 1 g Feuchtgewicht und $\frac{1}{2}$ Stunde Versuchszeit berechnet angegeben. Durch wiederholte Wägung des gleichen Materials habe ich mich davon überzeugt, daß die Ermittlung des Gewichtes hinreichend genau ist.

Gemessen wurde in mindestens 4 aufeinanderfolgenden halbstündigen Etappen. Angegeben werden zumeist die Durchschnittswerte sämtlicher gemessenen Etappen; nur bei einigen Versuchen wird es notwendig sein, Einzeletappen zu berücksichtigen.

Verschiedene O_2 -Spannungen wurden durch Bombensauerstoff oder -stickstoff bzw. durch Mischung dieser Gase mit Luft erzielt. — Vorbehandlung der Tiere mit Sauerstoff oder Stickstoff wurde in einer Waschflasche vorgenommen, in die die Tiere mit etwas Wasser eingebracht wurden und durch die das jeweilige Gas 10 Min. durchgeleitet wurde. Die Flasche blieb dann für die gewünschte Zeit verschlossen.

Es wurde bei Zimmertemperatur, also zumeist bei etwa $20^\circ C$ gemessen. Von Angabe der Temperatur bei den einzelnen Messungen kann abgesehen werden.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich für namhafte Unterstützung zu großem Dank verpflichtet.

III. Ergebnisse.

1. Der O_2 -Verbrauch unvorbehandelter Tiere unter Luft.

a) *Clocon dipterum*. Die Atmungsgröße unvorbehandelter Tiere von *Clocon dipterum* ist recht groß. Der Durchschnitt von 29 Messungen (jeder Wert wiederum Durchschnitt von mindestens 4 Etappen) betrug 465,8 cmm pro 1 g und $\frac{1}{2}$ Stunde. Die Verschiedenheit der einzelnen Messungsergebnisse ist beträchtlich: der höchste gemessene Wert betrug 812,7 cmm, der niedrigste 341,3 cmm pro 1 g und $\frac{1}{2}$ Stunde. Zwischen 340 und 400 cmm lagen die Werte von 13 Messungen, zwischen 400 und 500 die von 9, über 500 die von 7 Messungen. Niedere Werte wurden während der ganzen Untersuchungszeit (Ende Juli bis Mitte September) gemessen, ab Mitte August wurden ausschließlich solche Werte gefunden. Hohe und höchste Werte wurden ausschließlich in der ersten Augushälfte gemessen; in dieser Zeit herrschte auffallend warmes Wetter, so daß nicht nur im Laboratorium, sondern namentlich auch in dem Fundortstümpel

die Temperatur ungewöhnlich hoch war. Es ist nicht zu bezweifeln, daß der „normale“ Wert verhältnismäßig tiefer, wahrscheinlich noch etwas unterhalb des angegebenen Durchschnittswertes liegt.

Tabelle 1. *Cloeon dipterum*; O₂-Verbrauch unvorbehandelter Tiere (Kubikmillimeter pro 1 g und 1/2 Stunde) in aufeinanderfolgenden Etappen.

Datum	1 10. 8.	2 11. 8.	3 17. 8.	4 24. 8.	5 24. 8.	6 26. 8.	7 29. 8.
Aufbewahrungszeit	2 Tg.	1 Tg.	2 Tg.	4 Tg.	4 1/2 Tg.	2 Tg.	3 Tg.
Etappe 1	772	570,5	380	301	368	402	519,5
.. 2	839	510	448	354	322	358,2	468,5
.. 3	827	510	432	332	338	320,8	399,5
.. 4	782	481	465,5	288,1	345,5	308,8	348
.. 5	749	472,5					289,9
.. 6		434,5					309,2

In Tabelle 1 sind einige Messungen in ihren einzelnen Etappen wiedergegeben. Die Messungen Nr. 2, 4, 6 und 7 zeigen im Verlauf der Messung gerichtete Abnahme; die übrigen unregelmäßiges Schwanken der Atmungsgröße. Der verhältnismäßig hohe Wert des Sauerstoffverbrauches im Verein mit dem häufigen Vorkommen einer gerichteten Abnahme mögen die Vermutung nahelegen, daß hier ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie wir sie sonst (*Tubifex*, *Chironomus*) bei Tieren mit sekundärer Oxybiose finden. Aber die Tabelle zeigt, daß auch bei Material mit auffallend hohem Sauerstoffverbrauch (Nr. 1) ziemlich regelloses Schwanken vorliegen kann und gerade in diesem Fall sollte man unter der erwähnten Voraussetzung gerichtete Abnahme erwarten. Wie soeben bemerkt, führen die *Cloeon*-Larven im Anfang der Messung noch vielfach lebhaftere, schnellende Bewegungen aus, während sie sich später recht ruhig zu verhalten pflegen; es ist wohl denkbar, daß diesem Umstand auch eine Verminderung des O₂-Verbrauches im Verlauf der Messung zu danken ist. Ein Entscheid über diese Frage wird im Verlauf der Untersuchung anzustreben sein.

b) *Ephemera vulgata*. An *Ephemera*-Larven wurden nur verhältnismäßig wenige Messungen an unbehandelten Tieren ausgeführt. Diese ergaben einen Durchschnitt von 116,33 cmm pro 1 g und 1/2 Stunde. Die Durchschnitte der Messungen schwankten zwischen 88,65 und 126,7 cmm, nur in einem ganz vereinzelt Fall wurden 162,4 cmm gemessen. Die meisten Werte lagen zwischen 100 und 126 cmm.

Aus diesen Werten darf nicht — wie es auf den ersten Blick scheinen mag — geschlossen werden, daß die Atmungsgröße von *Ephemera* sehr viel niedriger ist als die von *Cloeon*. Es ist zu bedenken, daß die zarten Larven von *Cloeon* sehr viel weniger Hartschichten, die nicht mitatmen, haben als die robusten, von starkem Chitinpanzer umhüllten Larven von *Ephemera*. Die auf die Gewichtseinheit bezogenen Atmungsgrößen können nur innerhalb der gleichen Art mit einiger Sicherheit verglichen werden.

4 Messungen an unbehandelten Tieren sind in Tabelle 2 in ihren einzelnen Etappen wiedergegeben. Nr. 1 und 2 wurden an frisch erhaltenen, der Transportschachtel (s. o. S. 549) entnommenen Tieren vorgenommen. Beide ergaben verhältnismäßig niedrige Werte; während Nr. 1 etwas unregelmäßige, aber im ganzen fallende Größenordnung des Sauerstoffverbrauchs ergab, zeigt Nr. 2 nur einen etwas höheren Anfangswert,

Tabelle 2. *Ephemera vulgata*; O₂-Verbrauch (Kubikmillimeter pro 1g und 1/2 Stunde) unvorbehandelter Tiere in aufeinanderfolgenden Etappen.

Datum	1 29. 9.	2 29. 9.	3 3. 10.	4 1. 10.
Aufbewahrungszeit	frisch	frisch	4 Tg.	2 Tg.
Etappe 1	91,6	115,5	105,3	249,5
„ 2	98	80,1	105,3	225,7
„ 3	86,95	82,55	103,9	153,3
„ 4	77,95	85,9	114,1	92,3
„ 5				119,3
„ 6				136,9

dann etwa gleichbleibende, ziemlich niedrige Werte. Nr. 3, die an 4 Tage in gut durchlüftetem Wasser aufbewahrten Tieren ausgeführt wurde, ergab regellos schwankende, mittlere Atmungsgrößen. Nr. 4 endlich war an einem 2 Tage in nicht durchlüftetem Wasser aufbewahrten Tier vorgenommen worden;

wir sehen hier nach außergewöhnlich hohem Anfangswert 1/2 Stunden rasch absinkende Werte, denen dann um mittlere Größenordnung schwankende Werte folgen.

Die Gestaltung der Atmungsgröße un behandelter Tiere von *Ephemera* im Verlauf der Messung ist deutlich anders als die der von *Cloeon*. Gewahrt wird die ursprüngliche Größenordnung der Messung nur dann, wenn die Atmungsgröße verhältnismäßig niedrig war. Die Messung Nr. 4, die einen hohen, dann rasch verminderten Anfangswert zeigt, stammt von Material, das ohne Garantierung guter O₂-Versorgung aufbewahrt worden war. Die beiden Messungen mit relativ geringen Werten (Nr. 1 und 2) stammen von Material, das zuvor (Transport) etwa 18 Stunden nur feucht an Luft sich befunden hatte, also sicher günstige O₂-Versorgung hatte. Die weitere Untersuchung wird zeigen, inwieweit meine Vermutung, daß der O₂-Verbrauch von *Ephemera* primäre und sekundäre Oxybiose enthalten kann, richtig ist.

2. Der Einfluß der Vorbehandlung mit Sauerstoff auf Verhalten und Atmungsgröße der Larven.

Wenn der beobachtete Sauerstoffverbrauch eines freilebenden Tieres aus Standardatmung (primärer Oxybiose) und Erholungsatmung (sekundärer Oxybiose) zusammengesetzt ist, so ist zu erwarten, daß seine Größenordnung durch längeres Verweilen unter respiratorisch günstigen Bedingungen, besonders durch Vorbehandlung mit reinem Bombensauerstoff gesetzmäßig herabgesetzt werden kann.

a) *Clocon dipterum*. Die Atmungsgröße der *Clocon*-Larven wurde auch durch längeren Aufenthalt in reinem, gut durchlüftetem Wasser nicht herabgesetzt. Eine Anzahl etwa halberwachsener Larven wurde in Leitungswasser mit etwas *Elodea* eingebracht und bei guter Durchlüftung und Beschattung aufbewahrt. Das Wasser wurde täglich gewechselt. Die Tiere waren nach 1 Woche lebhaft und in gutem Zustand; sie hatten sich während dieser Zeit gehäutet. Die Atmungsgrößen von 3 Portionen betragen 568,9, 678,8 und 603,6 cmm pro 1 g und $\frac{1}{2}$ Stunde, entsprachen also durchaus den an frisch eingebrachtem Material gemessenen Werten.

Behandlung mit reinem Sauerstoff hat meistens eine erhebliche Verminderung der Aktivität der Tiere zur Folge. Sie führen kaum noch freiwillig rasch schnellende Bewegungen aus und erscheinen manchmal sogar wie betäubt (etwa so, wie unvorbehandelte Tiere am Ende einer Messung in geschüttelten Manometern). Messungen an mit O_2 vorbehandelten *Clocon*-Larven sind in Tabelle 3 zusammengestellt. In 3 Messungen, zu denen parallel Messungen unter Luft ausgeführt wurden (10., 12. und 18. 8.), war unter dem Einfluß der O_2 -Vorbehandlung keine oder nur geringe Verminderung des Sauerstoffverbrauchs zu verzeichnen. Besonders wichtig ist, daß

Tabelle 3. *Clocon dipterum*; O_2 -Verbrauch mit O_2 vorbehandelter Tiere (Kubikmillimeter pro 1 g und $\frac{1}{2}$ Stunde) zum Teil im Vergleich mit unvorbehandelten Tieren.

Datum	O_2 -Behandlung Tage	Atmungsgröße	
		O_2 -Tiere	Lufttiere
10. 8.	2	848,8	812,7
12. 8.	1	413,3	373,4
18. 8.	1	397,77	436,25
25. 8.	1	222,9	
26. 8.	1	302,3	
25. 8.	1	381,8	

in der Messung vom 10. 8. der auffallend hohe Sauerstoffverbrauch genau so bei mit Sauerstoff wie bei nur in durchlüftetem Wasser vorbehandelten Tieren in Erscheinung trat. Dies wäre kaum denkbar, wenn die hohe Größenordnung des O_2 -Verbrauchs durch sekundäre Oxybiose bedingt wäre. In den weiteren Messungen an mit O_2 vorbehandelten Tieren sehen wir zum Teil auffallend geringe Werte, die sicher unterhalb der Werte mit Luft vorbehandelter Tiere gelegen hätten, wenn diese parallel ausgeführt worden wären. Es erscheint unwahrscheinlich, daß hierin ein Anzeichen für ausgefallene sekundäre Oxybiose gesehen werden kann. Wenn bei so auffallend hohen Werten wie in der Messung vom 10. 8. 2tägige Behandlung mit O_2 keinen Einfluß auf die Größenordnung des O_2 -Verbrauchs hatte, so ist es unwahrscheinlich, daß vermindender Einfluß nur eintägiger Behandlung von Material, das wahrscheinlich wesentlich geringere Atmungsgröße hatte, auf Ausschaltung sekundärer Oxybiose beruht. Ferner ist zu beobachten, daß auch die geringen Werte mit O_2 vorbehandelter Tiere im Verlauf der Messung in ähnlicher Weise, wie man es meist an unvorbehandelten Tieren sieht, zu Verminderung im Verlauf der Messung neigen. Sicherer Entscheid wird

uns die Beobachtung des Einflusses veränderter O_2 -Spannung bringen (s. unten).

b) *Ephemera vulgata*. An *Ephemera*-Larven, die einige Tage in gut durchlüftetem Wasser aufbewahrt worden sind, werden nicht selten verhältnismäßig geringe Atmungsgrößen (80—90 cmm pro 1 g und $\frac{1}{2}$ Stunde) beobachtet. Erniedrigung des O_2 -Verbrauches ist allerdings keine ganz gesetzmäßige Folge der Haltung in durchlüftetem Wasser: es kommen an manchen Tieren auch höhere Werte, die um den oben angegebenen Durchschnittswert herumliegen, zur Beobachtung (100—126 cmm). Besonders werden an Larven, die länger (an eine Woche) im Institut aufbewahrt worden waren, häufig verhältnismäßig höhere Werte gefunden.

Unter Bombensauerstoff sind *Ephemera*-Larven etwa 1—2 Tage recht lebhaft und unruhig; dann werden sie ruhiger, schließlich (meist

Tabelle 4. *Ephemera vulgata*. O_2 -Verbrauch (Kubikmillimeter pro 1 g und $\frac{1}{2}$ Stunde) mit Sauerstoff vorbehandelter Larven.

Datum	O_2 -Behandlung Tage	Atmungsgröße
30. 9.	1	94,4
30. 9.	1	51,25
30. 9.	$1\frac{1}{2}$	104
3. 10.	2	51,51
3. 10.	$2\frac{1}{2}$	91,3
4. 10.	$3\frac{1}{2}$	90,45
5. 10.	$1\frac{1}{2}$	53,15
6. 10.	—	90,2
8. 10.	$2\frac{1}{2}$	80
8. 10.	$2\frac{1}{2}$	112,6
10. 10.	$2\frac{1}{2}$	62,49
10. 10.	$2\frac{1}{2}$	66,075
17. 10.	2	98,94
17. 10.	2	103,45
18. 10.	3	93,6
19. 10.	2	79,95
22. 10.	$1\frac{1}{2}$	87,35
24. 10.	$3\frac{1}{2}$	94,05
25. 10.	$2\frac{1}{4}$	92,9
25. 10.	$2\frac{1}{2}$	72,78
3. 11.	3	71,475
4. 11.	4	77,37
4. 11.	4	92,625
Durchschnitt		83,127

$\frac{1}{2}$ Stunde. Die meisten Werte liegen zwischen 70 und 95 cmm, 5 Werte sind auffallend niedrig (50—70 cmm); sie stammen keineswegs sämtlich von „geschwächten“ Larven. 3 Werte schließlich sind

vom 2. oder 3. Tage an führen sie kaum noch freiwillig Bewegungen aus. Während der ersten 1—2 Tage zeigen die Larven noch das normale Kiemenschlagen (Eupnoe), später ruhen die Kiemen, wenn die Tiere nicht umherschwimmen, völlig (Apnoe), sie sind dabei geordnet dem Rücken angelegt (stehen nicht regellos ab wie bei Asphyxie). (Wenn noch häufig auch in Ruhe Kiemenschlag zu beobachten ist oder wenn bald nach dem Ausgießen der Larven aus der Waschflasche wieder Kiemenschlagen zu beobachten ist, so ist anzunehmen, daß die O_2 -Behandlung nicht zum Ziel geführt hat.) Wenn die Tiere aus der Waschflasche, in der die Behandlung vorgenommen wurde, ausgeschüttet werden, so nehmen die meisten bald wieder Bewegungen, ähnlich wie unbehandelte Tiere auf; manche bleiben jedoch noch geraume Zeit unbeweglich und schlaff (einige starben auch). Die Durchschnitte von 23 Messungen an 1—4 Tage mit Sauerstoff vorbehandelten *Ephemera*-Larven sind in Tabelle 4 wiedergegeben. Der Durchschnitt aller gewonnenen Werte beträgt 83,127 cmm pro 1 g und

auffallend hoch, sie unterscheiden sich kaum von Werten unbehandelte Tiere.

Das Ergebnis ist, daß es bei *Ephemera* im allgemeinen möglich ist, durch Vorbehandlung mit Sauerstoff ziemlich regelmäßig niedere Werte der Atmungsgröße zu erzielen; nur in einigen — wenigen — Fällen gelang es trotz mehrtägiger Behandlung nicht. — Wichtig ist sodann, daß die Werte der einzelnen Messungsetappen der O_2 -Tiere von *Ephemera* niemals Verminderung zeigten; sie blieben entweder auf gleicher Höhe (mit regellosen, leichten Schwankungen) oder aber sie zeigten gegen Ende der Messung Neigung zu leichter Erhöhung. Dieser Fall wurde sogar verhältnismäßig häufig beobachtet.

Der Erfolg einer Vorbehandlung mit Sauerstoff ist also bei *Ephemera* deutlich anders als bei *Clocon*. Herabsetzung der Atmungsgröße wird weit regelmäßiger erzielt, und sie trägt offenbar einen anderen Charakter, wie die Gestaltung der Werte im Verlauf der Messung zeigt: bei *Clocon* absinkende Werte ähnlich wie bei unbehandelten Tieren, bei *Ephemera* hingegen gleichbleibende Werte, die sogar zu einer Zunahme neigen.

3. Der Einfluß der Vorbehandlung mit Stickstoff auf Verhalten und Atmungsgröße der Larven.

a) *Clocon dipterum*. Larven von *Clocon*, die in einer Waschflasche unter Stickstoff gebracht wurden, sind zunächst (etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde) unruhig, schnellen rasch hin und her (Fluchtbewegungen?), dann sitzen sie ruhig am Grund oder an den Wänden des Behälters. Dabei ist kein Kiemenschlagen zu beobachten; vermehrte Atembewegungen der Kiemen habe ich an unter Stickstoff gebrachten Tieren überhaupt nicht beobachten können. Nach spätestens 1 Stunde liegen die Tiere asphyktisch am Grund.

Larven, die etwa 15 Stunden unter N_2 belassen worden waren, bleiben, auch wenn sie längere Zeit in Medium mit guter O_2 -Versorgung gebracht werden, asphyktisch; sie sind offenbar tot. Es wird an ihnen zwar noch ein meist geringer, sehr wechselnder O_2 -Verbrauch gemessen; worauf dieser beruht, vermag ich nicht anzugeben (wahrscheinlich postmortale Prozesse oder Bakterien). Auch Larven, die $3\frac{1}{2}$ — $4\frac{1}{2}$ Stunden unter N_2 belassen worden waren, bleiben zumeist asphyktisch und erholen sich nicht mehr; vereinzelt kommt es vor, daß das eine oder andere Tier am Ende der Messung geringe Kiemenbewegung zeigt, aber bei weiterer Aufbewahrung unter respiratorisch günstigen Bedingungen gehen auch diese im Verlauf des nächsten Tages ein¹. Die Größe des Sauerstoffverbrauchs der so vorbehandelten Tiere ist meistens nur etwa halb so groß wie die unvorbehandelter Tiere. Die Durchschnittswerte

¹ Junge, etwa 3 mm lange Larven sind deutlich weniger empfindlich als ältere Tiere; über jahreszeitliche Verschiedenheit der Empfindlichkeit gegen O_2 -Entzug erlauben meine Untersuchungen keine Aussagen.

von 5 Messungen sind in Tabelle 5 zusammengestellt. Der Einfluß kürzerer Behandlung mit N_2 wurde ermittelt, indem der O_2 -Verbrauch der Larven im Stoffwechselmanometer zunächst 1—2 Stunden unter N_2 und anschließend unter Luft gemessen wurde (vgl. Tabelle 6). Der O_2 -Verbrauch dauernd unter Luft gemessener Larven wurde in einem anderen

Tabelle 5. *Cloeon dipterum*; O_2 -Verbrauch (Kubikmillimeter pro 1 g und $\frac{1}{2}$ Stunde) nach Stickstoffvorbehandlung von 3—4 Stunden.

Datum	N_2 -Zahl		Atmungsgröße
	Stdn.	Min.	
29. 7.	4	15	258
29. 7.	4	15	297,75
15. 8.	4	—	161,64
17. 8.	3	30	184,9
29. 8.	3	30	190,6

Manometer gleichzeitig beobachtet; soweit die Werte dieser Kontrollmessung im Verlauf der Messung sich wesentlich verringern, sind außer den Durchschnittswerten auch höchster und niedrigster Wert angegeben. Die Werte der Etappe unter N_2 seien hier nicht näher betrachtet. Das Verhalten des O_2 -Verbrauchs in der anschließenden Erholungsetappe unter Luft wechselt von Messung zu Messung. Bis auf die Messung vom 4. 8.

zeigen die Luftetappen anfänglich geringe, gelegentlich (6. 8.) sogar sehr geringe Werte, die im Verlauf der Messung mehr oder minder erheblich ansteigen. Trotz dieses Anstieges erreicht fast die Hälfte der Messungen

Tabelle 6. *Cloeon dipterum*; O_2 -Verbrauch nach kurzer Vorbehandlung mit N_2 in Etappen (Kubikmillimeter pro 1 g und $\frac{1}{2}$ Stunde).

	Datum						
	4. 8.	6. 8.	11. 8.	9. 8.	16. 8.	17. 8.	29. 8.
Gleichzeitiger Luftwert	541,4	—	496,4 (570,5 bis 434,5)	—	446,9 (528 bis 374)	425,1	377,7 (519,5 bis 309,2)
N_2 -Etappe 1	95,05	7,27	61,5	?	74,25	} 10,8	43,05
„ 2	151,8	123,5	85	117,7	79,3		64,6
„ 3	—	103,7	91	201,5	58,3		57,4
Luftetappe 1	360,8	?	402	629	291,7	309,8	263
„ 2	370,5	203	455	538	280,1	483	330
„ 3	398	302,0	515	671	312,5	300,1	323
„ 4	379,5	—	—	722	305	507,5	—
„ 5	—	—	—	831	—	—	—

(4. 8., 16. 8., 29. 8., wahrscheinlich auch 6. 8.) den Wert der gleichzeitigen Luftmessung nicht. In den anderen Messungen wird der Luftwert erreicht oder ein wenig überschritten (11. 8., 17. 8.); die Messung vom 9. 8. übersteigt mit dem hohen in der Tabelle angegebenen Endwert auch nicht wesentlich den Durchschnittswert einer am 10. 8. ausgeführten Luftmessung unvorbehandelter Tiere. Nur in einem (nicht wiedergegebenen) Fall stieg der Sauerstoffverbrauch der $1\frac{1}{2}$ Stunden mit N_2 vorbehandelten Tiere nach anfänglichen niederen Werten zu sehr hohen

Werten (über 1000 cmm pro 1 g und $\frac{1}{2}$ Stunde); da jedoch gerade in diesem Fall die Tiere rettungslos asphyktisch waren und sich in keiner Weise erholten, vermute ich, daß die rasche und erhebliche Steigerung des O_2 -Verbrauchs bakteriellen Prozessen zuzuschreiben ist.

Nach diesen Versuchen mit kurzfristiger N_2 -Vorbehandlung waren die Larven meistens wenigstens zum großen Teil wieder beweglich; besonders vermehrter Kiemenschlag wurde an ihnen nicht beobachtet, im Gegenteil war vielfach Stillstehen der Kiemen zu sehen. Wurden die Tiere noch weiter 1—2 Tage unter respiratorisch günstigen Bedingungen aufbewahrt, so ging von ihnen meist der größere Teil doch noch zugrunde, nur einzelne erholten sich wieder völlig. Ein klarer Zusammenhang zwischen der Größenordnung, die der Sauerstoffverbrauch der Luftetappe erreichte und der Erholungsfähigkeit war in keiner Weise zu erkennen.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß die Larven von *Cloeon* sehr empfindlich gegen Sauerstoffmangel sind. Die sonst bei im Wasser lebenden Tieren (besonders bei Schlammbewohnern) gefundene Fähigkeit zu gesteigertem Sauerstoffverbrauch nach vorangehender Anaerobiose (sekundäre Oxybiose) konnte nicht beobachtet werden: nach einigen Stunden Aufenthalt unter N_2 findet man erheblich verminderten Sauerstoffverbrauch und nach kürzerer Behandlung mit N_2 (1—2 Stunden) wird in nachfolgender Luftetappe ein gleichzeitig gemessener Luftwert entweder gar nicht oder doch nur unwesentlich überschritten. Ob die gelegentlich beobachtete Mehratmung der mit N_2 vorbehandelten Larven leichter sekundärer Oxybiose zu danken ist, konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden¹.

Diese Befunde legten den Verdacht nahe, daß die *Cloeon*-Larve überhaupt keine wesentliche Möglichkeit zu anaerober Energiegewinnung hat. Prüfung dieser Frage wurde versucht. Als Anzeichen anaerober Energiegewinnung finden wir gewöhnlich Erhöhung des respiratorischen Quotienten, also eine Vermehrung der relativen CO_2 -Abgabe unter N_2 . Nach den bislang vorliegenden Befunden ist es wahrscheinlich, daß der Anstieg von RQ bei O_2 -Mangel so zu verstehen ist, daß durch die bei anaeroben Prozessen entstehenden Säuren CO_2 aus Verbindungen der Gewebe und Säften des Tierkörpers ausgetrieben wird. — Es wurde daher der respiratorische Quotient von *Cloeon* unter Luft und unter N_2 ermittelt (Methode vgl. WARBURG und NEGELEIN 1921).

Tabelle 7a gibt 3 Messungen des RQ von *Cloeon*-Larven unter Luft, Tabelle 7b 3 Messungen unter N_2 . Während bei den Messungen unter Luft der Durchschnittswert ein befriedigendes Bild der gesamten Messung (4 Etappen) gibt, ist dies bei den Messungen unter N_2 nicht der Fall. Genau wie auch bei *Chironomus* und *Tubifex* beobachtet, ist die CO_2 -Abgabe unter N_2 zunächst besonders hoch, um sich im Verlauf der Messung zu vermindern. In Tabelle 7c wird daher für die Messungen unter N_2 auch der erste in jeder Messung ermittelte Wert wiedergegeben.

Das Ergebnis ist, daß die Veränderung von RQ unter dem Einfluß von O_2 -Entzug bei der *Cloeon*-Larve die gleiche ist, wie sie z. B. bei der *Chironomus*-Larve

¹ Die erhebliche Variabilität der Atmungsgröße mit N_2 vorbehandelter Tiere und die starke Veränderlichkeit der Werte im Verlauf der Messung macht exakte Prüfung der Abhängigkeit vom Partialdruck unmöglich.

beobachtet wurde: unter Luft liegt RQ zwischen 0,75 und 0,8; die Streuung der Werte ist ziemlich gering. Es ist zu betonen, daß diese Werte immerhin so hoch sind, daß nicht anzunehmen ist, daß bei diesen in durchlüftetem Wasser gehaltenen Larven von *Cloeon* Prozesse sekundärer Oxybiose vorliegen, die erfahrungsgemäß wesentlich niedrigere Werte bedingen (vgl. z. B. HARNISCH 1936). Unter N_2 liegt auch der Durchschnittswert von RQ über 1, die Anfangswerte der Messung sind

Tabelle 7. Messungen des respiratorischen Durchschnittswertes auf gesamtan Messung, c) unter Stickstoff (erste Etappe der gleichen Messungen).

Datum	- O ₂	+ CO ₂	RQ
a)			
1. 9.	369	294	0,797
2. 9.	432	335,5	0,776
6. 9.	363	273,5	0,753
b)			
31. 8.	53,95	69,5	1,29
2. 9.	76,5	83,6	1,093
6. 9.	72,95	80	1,098
c)			
31. 8.	56,35	79,6	1,428
2. 9.	50,4	147	2,92
6. 9.	36,45	132,7	3,638

sogar ganz erheblich gesteigert (bis 3,638). Dies ist nur so zu verstehen, daß auch die *Cloeon*-Larve unter N_2 aus diesen Anzeichen nichts aussagen: aber der soeben erwähnte Verdacht ist sicher nicht gerechtfertigt.

b) *Ephemera vulgata*. Larven von *Ephemera*, die in einer Waschflasche unter N_2 gebracht wurden, verhalten sich zunächst ähnlich wie *Cloeon*-Larven unter den gleichen Bedingungen: häufiges, stoßweises Umherschwimmen; die sehr unruhigen Tiere suchen offenbar aus den ungünstigen Bedingungen an einen günstigeren Ort zu entkommen. Diese Fluchtbewegungen werden durch immer längere Perioden, während derer

die Tiere ruhig an den Wänden oder am Boden der Waschflasche sitzen, unterbrochen. Zeitweiliges, stoßweises Umherschwimmen kommt aber noch ziemlich lange (bis zu 2 Stunden nach der N_2 -Durchleitung), also wesentlich länger als bei *Cloeon* vor. Nach 2—3 Stunden werden auch *Ephemera*-Larven asphyktisch. Anders als bei *Cloeon* ist das Verhalten der Atembewegungen der Kiemen. Beim Umherschwimmen werden die Kiemen entsprechend den Körperbewegungen stoßweise auseinandergeklappt und wieder zusammengelegt, wie es auch beim Schwimmen von O₂-Tieren geschieht. Während des ruhigen Sitzens zeigt sich zunächst aber deutliche Beschleunigung des Kiemenschlagens (Polypnoe), nach 1—2 Stunden werden die von vorn nach hinten laufenden Schlagwellen der Kiemenpakete immer schwerfälliger, auch die Koordination des Schlages der Kiemen der beiden Körperseiten geht verloren (Dyspnoe), schließlich folgt Kiemenstillstand (Asphyxie), die zunächst immer noch durch kurze Zeiten von Dyspnoe, ja sogar durch einzelne, kurze Schwimmschübe unterbrochen werden kann. Die Zeit, die bis zum Eintritt dieser einzelnen Stadien verstreicht, wechselt von Tier zu Tier nicht unerheblich. Nach etwa 3 Stunden sind jedoch so gut wie stets alle Tiere asphyktisch.

Larven, die 15 Stunden unter Stickstoff belassen worden waren, zeigten im Verlauf der 2—3stündigen Messung gleichbleibend niedrige Atmungsgrößen von etwa 30—40 cmm pro 1 g und 1/2 Stunde. Solche Larven erholen sich im allgemeinen weder während der Messung unter Luft noch bei längerem Aufenthalt in gutdurchlüftetem Wasser. Von dem Verhalten entsprechend vorbehandelter Larven von *Cloeon* unterscheiden sie sich durch die größere Regelmäßigkeit der Größenordnung des geringen O₂-Verbrauches und der Gestaltung der Werte im Verlauf der Messung. Larven, die 4—6 Stunden unter Stickstoff belassen worden waren, erlangten zumeist schon während der Messung unter Luft, sonst während weiteren Aufenthalts in durchlüftetem Wasser ihre Beweglichkeit wieder und zeigten dann in ihrer Kiemenbewegung ausgesprochene Polypnoe. Die *Ephemera*-Larven vermögen also zeitweiligen Sauerstoffentzug weit besser zu überstehen als die von *Cloeon*.

Die Atmungsgrößen von *Ephemera*-Larven nach 4—6stündiger Anaerobiose sind in Tabelle 8 zusammengestellt. Jeder Wert ist der Durchschnitt von 4 Etappen, soweit nicht durch ein Sternchen angedeutet ist, daß der Wert der höchsten gemessenen Atmungsgröße entspricht (s. unten). Im Durchschnitt aller Messungen wurden 122,95 cmm pro 1 g und 1/2 Stunde gefunden. Obwohl die meisten Werte zwischen 125 und 136 cmm liegen, herrscht doch erhebliche Mannigfaltigkeit, indem auch einige wesentliche niedrigere Werte (21. und 26. 10.) und einige (allerdings im höchsten Wert) wesentlich höhere Werte gemessen wurden.

Tabelle 8. *Ephemera vulgata*. O₂-Verbrauch (Kubikmillimeter pro 1 g und 1/2 Stunde) nach Stickstoffvorbehandlung von 4—6 Stunden.

Datum	N ₂ -Zeit		Atmungsgröße
	Stdn.	Min.	
7. 10.	4	—	129,2*
10. 10.	4	—	135,3*
			(d = 117,8)
17. 10.	5	45	126*
			(d = 123,9)
10. 10.	5	—	126*
			(d = 124,95)
21. 10.	5	45	90,35
24. 10.	5	30	148*
24. 10.	5	30	123,9*
25. 10.	5	45	148,1*
			(d = 138,025)
26. 10.	4	45	95,9
28. 10.	4	—	126,7
31. 10.	6	30	115,2
3. 11.	3	45	124,8

Durchschnitt 122,95

Zum besseren Verständnis der an Larven nach 4—6 Stunden Anaerobiose gemessenen Werte sei ihre Gestaltung im Verlauf der Messung betrachtet. In Tabelle 9 gebe ich den Verlauf von 2 Messungen wieder, die entgegengesetztes Verhalten zeigen. Die Messung vom 7. 10. beginnt mit verhältnismäßig niedrigen Werten, die langsam ansteigen und schließlich bei einem verhältnismäßig hohen Wert (etwa 130 cmm) stehen bleiben. Die Messung vom 10. 10. hingegen setzt mit einem hohen Wert (135,3 cmm) ein und zeigt dann absinkende Werte, die etwa bei 110 cmm stehen bleiben¹.

¹ Soweit die Messungen zu erheblicher Veränderung der Werte neigten, wird in Tabelle 8 der höchste gemessene Wert angegeben und durch ein * gekennzeichnet.

Die letzterwähnte Messung zeigt ein Verhalten, das ganz dem entspricht, was wir von Tieren mit Erholungsatmung (sekundärer Oxybiose) erwarten müssen. Die erste hingegen zeigt mit ihren anfänglichen geringen Werten ein Verhalten, das dem der *Cloeon*-Larven entspricht. Im Gegensatz zu dem, was an diesen beobachtet wurde, sehen wir jedoch ein Ansteigen der Werte, das schließlich zu einem Wert führt, wie er an anderen

Tabelle 9. *Ephemera vulgata*; O₂-Verbrauch (Kubikmillimeter pro 1 g und 1/2 Stunde nach N₂-Vorbehandlung von 4 bis 6 Stunden in Etappen.

	Datum	
	7. 10.	10. 10.
Etappe 1	77,25	135,3
" 2	83,9	122,6
" 3	95,25	111,9
" 4	113,3	109,7
" 5	129,2	109,7
" 6	129,2	

mit N₂ vorbehandelten Tieren von vornherein gemessen wurde. Die größere Zahl der Messungen zeigten zunächst höhere, alsdann absinkende Werte, aber dazwischen kamen ohne Rücksicht auf die N₂-Zeit verschiedentlich Messungen vom Typ der vom 7. 10. vor.

Auf die Ausdeutung dieser Befunde wird später zurückzukommen sein. Hier sei nur festgestellt, daß 4—6 Stunden mit N₂ vorbehandelte Larven stets eine Größenordnung des Sauerstoffverbrauchs von etwa 130 bis 140 cmm pro 1 g und 1/2 Stunde wenigstens zeitweilig anstreben.

Auch der durchschnittliche O₂-Verbrauch während 2stündiger Erholungszeit lag mit 122,95 cmm wesentlich über dem durchschnittlichen O₂-Verbrauch von mit O₂ vorbehandelten Tieren und auch von unvorbehandelten Tieren. Bei *Ephemera* ist also ein Einfluß vorangehender Anaerobiose auf die Gestaltung der Größenordnung des Sauerstoffverbrauches deutlich. Es ist keine Frage, daß ihr Verhalten von dem der *Cloeon*-Larven wesentlich verschieden ist: einmal ist die Empfindlichkeit gegenüber zeitweiligem O₂-Mangel geringer, zum andern kann die Größenordnung des O₂-Verbrauches durch Vorbehandlung mit O₂ deutlich erniedrigt, durch Vorbehandlung mit N₂ deutlich erhöht werden. Prüfung des Einflusses der O₂-Spannung auf die Atmungsgröße wird uns zeigen, wie die Eigentümlichkeiten der Gestaltung der Atmungsgröße aufzufassen sind.

4. Der Einfluß veränderter O₂-Spannung auf die Atmungsgröße der Larven.

Meine Untersuchungen gingen aus von den Untersuchungen von Fox und Mitarbeitern, die bei *Cloeon* und *Ephemera* wesentliche Unterschiede im Verhalten der Atmungsgröße bei wechselndem O₂-Partialdruck des Mediums aufgezeigt hatten (vgl. Fox u. a. 1937). Es muß hier darauf hingewiesen werden, daß die Art der Untersuchung, die von den englischen Forschern und von mir angewandt wurde, verschieden ist. Fox und Mitarbeiter ermittelten die Größenordnung des Sauerstoffverbrauches unter verschiedener O₂-Spannung zu verschiedenen Zeiten an verschiedenem Material und verglichen die Durchschnittswerte aller Messungen miteinander. Die von den Autoren erhaltenen Einzelwerte variieren natürlich nicht unerheblich und überschneiden sich beträchtlich; die eventuellen Unterschiede im Sauerstoffverbrauch bei verschiedenem Partialdruck kommen (wenigstens bei benachbarten Werten der Sauerstoffspannung) erst im Durchschnittswert heraus. Da eine verhältnismäßig

große Zahl von Messungen zu verschiedenen Zeiten ausgeführt wurde, ist zwar anzunehmen, daß das wahre Verhalten der Larven richtig erfaßt wurde, doch scheint mir die von mir gewählte Art der Prüfung zuverlässiger zu sein: ich habe die Einwirkung veränderten O_2 -Partialdrucks entweder (*Clocon*) durch gleichzeitige Messung des O_2 -Verbrauchs unter Luft und unter dem zu prüfenden Gasgemisch an gleichzeitig eingebrachtem Material gemessen oder (*Ephemera*) in aufeinanderfolgenden Etappen am gleichen Tier. Verschieden war auch die Art der Bestimmung des O_2 -Verbrauchs. Fox und Mitarbeiter bestimmten den Sauerstoffverbrauch durch titrimetrische Messung bei Beginn und Ende des Versuches, während ich manometrische Bestimmung im Stoffwechselmanometer wählte. Die manometrische Bestimmung bietet den Vorteil, daß man die Gestaltung der Werte im Verlauf der Zeit bequem verfolgen kann; es wird sich zeigen, daß dies für die Beurteilung der Gestaltung der Atmungsgröße unter verändertem Partialdruck von Wert ist. — Während die Messungen von Fox und Mitarbeiter sich über das

Auf Grund der in den vorstehenden Abschnitten geschilderten Befunde hat die Verfolgung des Partialdruckeinflusses auf die Atmungsgröße bei *Clocon* und *Ephemera* verschiedene Aufgaben. Bei *Clocon* lassen sich nicht N_2 -Tiere, die in ihrem Verhalten gesetzmäßig von unvorbehandelten Tieren abweichen, erzielen. Auch Behandlung mit O_2 hat keinen regelmäßigen Einfluß auf die Atmungsgröße; immerhin werden gelegentlich verringerte Atmungsgrößen nach O_2 -Behandlung gemessen. Unsere Aufgabe ist demnach, den Einfluß veränderten O_2 -Partialdruckes auf unvorbehandelte Larven von *Clocon* klarzustellen und alsdann zu prüfen, ob Vorbehandlung mit O_2 diesen im nach den bisherigen Erfahrungen zu erwartenden Sinn verändert, also den O_2 -Verbrauch vom Partialdruck unabhängig macht. Mit anderen Worten: es ist zu prüfen, ob unvorbehandelte Tiere N_2 -Tieren entsprechen. Bei *Ephemera* gelang es durch Vorbehandlung mit O_2 die Atmungsgröße herabzusetzen, durch Vorbehandlung mit N_2 sie zu steigern; es lassen sich einwandfrei O_2 - und N_2 -Tiere erzielen. Bei dieser Form kann also der Einfluß veränderten O_2 -Partialdruckes auf O_2 - und N_2 -Tiere untersucht werden.

a) *Clocon dipterum*. Es wurde nur das Verhalten der Atmungsgröße gegenüber erniedrigtem Partialdruck geprüft. Die Ergebnisse der parallel unter Luft und unter dem zu prüfenden Gas geführten Messungen sind (als Durchschnittswert der sämtlichen Etappen) in Tabelle 10 wiedergegeben. Unter 11% O_2 finden wir noch keine Unterlegenheit der Atmungsgröße gegenüber dem unter Luft gemessenen Wert. Die gefundenen Werte sind den Luftwerten sogar ein wenig überlegen. Diese Überlegenheit hält sich allerdings innerhalb der Fehlergrenzen der Messung. Bei 7% O_2 sehen wir bis auf eine Messung stets Unterlegenheit, im Durchschnitt werden 88,5%, soviel O_2 verbraucht wie gleichzeitig unter Luft. Diese Differenz überschreitet sicher die Fehlergrenze, aber nicht weit; es liegt unter dieser O_2 -Spannung nur eine gerade erst merkbare Erniedrigung des Sauerstoffverbrauchs vor. Unter 1% O_2 ist dann die Atmungsgröße beträchtlich erniedrigt; es werden nur noch weniger als 20%

des Luftwertes veratmet. Verglichen mit den Daten und der Kurve von Fox und Mitarbeitern (vgl. Fox u. a. 1937, Fig. 1 und Tabelle 6) ergaben meine Messungen geringere Leistungsfähigkeit der *Cloeon*-Larve gegenüber erniedrigtem Partialdruck. Übereinstimmend ist der Befund, daß

Tabelle 10. *Cloeon dipterum*; O₂-Verbrauch (Kubikmillimeter pro 1g und 1/2 Stunde) unvorbehandelter Larven unter erniedrigten O₂-Partialdrucken.

Datum	Luft	11% O ₂	%
22. 8.	370,1	393,9	103,9
26. 8.	347,45	350,7	102,9
27. 8.	342,25	414,18	120,9
Durchschnitt			109,2

Datum	Luft	7% O ₂	%
19. 8.	422,1	336,4	79,9
20. 8.	457,5	353,9	77,3
20. 8.	371,5	337,6	91
24. 8.	341,3	381,2	111,8
24. 8.	343,4	283	82,5
Durchschnitt			88,5

Datum	Luft	Etwa 1% O ₂	%
4. 8.	541,4	123,425	22,8
11. 8.	496,4	79,2	15,95
16. 8.	446,9	70,62	15,82
17. 8.	425,1	11,5	2,7
29. 8.	377,7	55,02	14,62
Durchschnitt			18,38

die O₂-Aufnahme weitgehend vom O₂-Partialdruck unabhängig ist. Meine Ergebnisse zeigen immerhin Unabhängigkeit bis zu etwa 7% O₂ hinab. Dies entspricht etwa dem, was auch sonst an Tieren, die kein Hämoglobin besitzen, beobachtet worden ist (z. B. an den Larven von *Tenebrio* und *Prodiamesa*). Nach den Daten von Fox und Mitarbeitern ist die Unabhängigkeit der Atmungsgröße der *Cloeon*-Larve von der O₂-Spannung noch größer, etwa bis 1,5% hinab. Allerdings zeigen die von den Autoren in ihrer Tabelle gegebenen Durchschnittswerte schon zwischen etwa 8 und 5,5% O₂ deutliche Verringerung; unter den Werten bei 5,5—1,8% finden sich vielfach erheblich erniedrigte Werte, die jedoch im Durchschnitt durch andere hohe Werte ausgeglichen werden. Es sei daran erinnert, daß wir auch erhebliche, offenbar nicht von

der Vorbehandlung der Larven abhängige Variabilität der Atmungsgröße fanden (vgl. oben S. 550); ich möchte daher glauben, daß auch infolge der soeben erörterten Verschiedenheit der Methodik der Messung — meine Daten das Verhalten der Larven richtiger wiedergeben. Die Möglichkeit verschiedenen Verhaltens des Materials kann natürlich nicht völlig ausgeschlossen werden, erscheint mir aber wenig wahrscheinlich. Um mit Sicherheit auszuschließen, daß die bereits bei 7% O₂ zutage tretende Abhängigkeit vom Partialdruck als Anzeichen von Prozessen sekundärer Oxybiose gedeutet werden kann, wurde der Einfluß dieser O₂-Spannung auf die Atmungsgröße mit O₂ vorbehandelter Larven untersucht. Tabelle 11 zeigt, daß die Erniedrigung des O₂-Verbrauchs unter 7% O₂ bei mit O₂ vorbehandelten Tieren keineswegs geringer ist als bei unvorbehandelten Larven. Im Gegenteil erscheinen die Tiere, die — wie bereits erwähnt — zumeist niedrigen O₂-Verbrauch zeigten, empfindlicher

gegen die Herabsetzung der O_2 -Spannung als unvorbehandelte Tiere. Dies weist darauf hin, daß die verminderte Atmungsgröße nach Vorbehandlung mit O_2 nicht ein Anzeichen ausgeschalteter sekundärer Oxybiose, sondern ein Zeichen für eine gewisse Schädigung der Tiere durch die Vorbehandlung ist.

b) *Ephemera vulgata*. Messungen an O_2 -Tieren unter wechselndem Partialdruck sind in Tabelle 12 zusammengestellt. Ähnlich wie bei *Cloeon*-Larven zeigt sich erst bei 7% eine leichte Verminderung der Atmungsgröße; diese ist sogar noch geringer als bei *Cloeon*, sie hält sich sehr dicht an der Fehlergrenze der Messung.

Der Umstand, daß von 5 Messungen 4 Erniedrigung zeigten, läßt keinen Zweifel daran, daß bei dieser O_2 -Spannung die Grenze der Leistungsfähigkeit der O_2 -Tiere gegenüber

Tabelle 11. *Cloeon dipterum*; O_2 -Verbrauch (Kubikmillimeter pro 1 g und $\frac{1}{2}$ Stunde) mit O_2 vorbehandelter Larven unter Luft und unter 7% O_2 .

Datum	Luft	7% O_2	%
25. 8.	222,9	85,6	38,4
25. 8.	381,8	206,3	54,4
26. 8.	302,3	217,5	72

Durchschnitt 54,9

Tabelle 12. *Ephemera vulgata*; O_2 -Verbrauch (Kubikmillimeter pro 1 g und $\frac{1}{2}$ Stunde) mit O_2 vorbehandelter Larven unter Luft und unter wechselnder O_2 -Spannung.

Datum	Luft	100% O_2	%	Datum	Luft	7%	%
5. 10.	53,15	50,82	96	18. 10.	93,6	111,6	119,1
6. 10.	90,2	83,2	92,3	19. 10.	124,95	107,45	86,2
7. 10.	82,75	79,35	95,9	22. 10.	87,35	78,3	89,6
8. 10.	80	75	93,7	24. 10.	94,05	75,2	80
1. 11.	73,3	73,23	100	25. 10.	92,9	84,65	91,25
31. 10.	132,85	148,8	112	Durchschnitt 93,38			
Durchschnitt 98,3							
Datum	Luft	11% O_2	%	Datum	Luft	Etwa 1% O_2	%
10. 10.	66,075	66,8	101	3. 11.	71,475	25,325	35,45
10. 10.	103,45	107,3	103,8	4. 11.	92,625	34,6	37,35
Durchschnitt 102,4				Durchschnitt 36,4			

erniedrigtem O_2 -Partialdruck erreicht ist. Bei etwa 1% O_2 finden wir deutlich geringere Erniedrigung des O_2 -Verbrauchs als bei *Cloeon*; die Leistungsfähigkeit der respiratorischen Mechanismen von *Ephemera* scheint demnach größer zu sein als die der *Cloeon*-Larven. (Wenn unter 100% O_2 meist ein klein wenig geringere Werte gemessen werden als unter Luft, so beruht dies darauf, daß die niedrigen Werte der mit O_2 vorbehandelten Tiere unter Luft zu leichtem Ansteigen neigen [s. oben S. 555], während sie unter O_2 ihre Größe besser wahren.)

Das eindeutige Ergebnis ist also, daß die Atmungsgröße mit Sauerstoff vorbehandelter Larven von *Ephemera* nicht nur erniedrigt, sondern auch weitgehend vom O₂-Partialdruck des Mediums unabhängig ist.

Tabelle 13. *Ephemera vulgata*; O₂-Verbrauch (Kubikmillimeter pro 1 g und 1/2 Stunde) 4—6 Stunden mit N₂ vorbehandelter Larven unter Luft und unter wechselnder O₂-Spannung.

Datum	Luft	100 % O ₂	%	Datum	Luft	7 % O ₂	%
4. 10.	123,3	181,8*	142,1	19. 10.	124,95	103,4	83
5. 10.	36,45	54,875	150,7	21. 10.	90,35	71,35	79
6. 10.	99	144*	145,5	24. 10.	148,2	118,2	79,8
7. 10.	98,1	150,8*	158,5	25. 10.	138,025	104,15	75,5
28. 10.	126,7	171,1	135,1	26. 10.	95,9	75,2	78,5
Durchschnitt 146,4				21. 10.	126,7	115,2	91
				Durchschnitt 81,1			
Datum	Luft	11 % O ₂	%	Datum	Luft	Etwa 1 % O ₂	%
17. 10.	123,9	113,8	92,8	2. 11.	107,1	25,96	24,2
31. 10.	115,2	102,8	89	3. 11.	124,8	30,72	24,62
Durchschnitt 90,9				Durchschnitt 24,41			

Die an mit N₂ vorbehandelten Larven gemessenen Werte sind in Tabelle 13 zusammengestellt. Die Tabelle zeigt, daß der O₂-Verbrauch der Tiere nach dieser Vorbehandlung durchweg vom Partialdruck abhängig ist. Die Werte unter 7% und 1% O₂ sind leicht und eindeutig zu erhalten. Sie zeigen, daß die Reaktion der Atmungsgröße auf erniedrigten Partialdruck größer ist als bei O₂-Tieren. Unter 7% übersteigt sie deutlich die Fehlergrenze (im Gegensatz zu den O₂-Tieren) und unter 1% O₂ ist die prozentuale Erniedrigung größer als bei den mit O₂ vorbehandelten Tieren. Exakte Messung unter 11% O₂ ist recht schwierig. Vielfach neigt, wie bereits erwähnt, die Atmungsgröße der N₂-Tiere im Verlauf der Messung noch zu einem Anstieg. Ein solcher kann die relativ geringe unter 11% zu erwartende Erniedrigung leicht überlagern. In den beiden wiedergegebenen Messungen war der O₂-Verbrauch des Kontrolltieres (und offenbar auch des Versuchstieres) ziemlich konstant. Es ist eine große Anzahl von Versuchen nötig, um für die Festlegung dieses Punktes geeignete Messungen zu erlangen. Auch unter 100% O₂ ist es nicht möglich, unbedingt einwandfreie Durchschnittswerte zu erlangen. Solche wurden nur am 5. und am 28. 10. erhalten. Die Tiere für die Messung am 5. 10. waren 15 Stunden mit N₂ vorbehandelt worden und hatten — wie bereits bemerkt — gleichbleibenden niedrigen Sauerstoffverbrauch, der — wie die Messung zeigt — unter 100% O₂ erheblich gesteigert wurde. In der Messung vom 28. 10., in der unter Luft ein für die N₂-Tiere normal hoher Wert gefunden wurde, wurden unter reinem O₂ verhältnismäßig gleichbleibend hohe Werte gefunden, die nur langsam absanken (vgl.

Tabelle 14) und daher durch den Durchschnittswert befriedigend wiedergegeben werden. In den 3 übrigen Messungen war dies nicht der Fall; ich gebe in Tabelle 14 den Verlauf von zweien dieser Messungen gemeinsam mit dem der von 28. 10. wieder. In der Messung vom 6. 10. finden wir zunächst geringe Werte, die langsam und stetig binnen 2 Stunden zu dem erheblich erhöhten Endwert der Messung ansteigen. Ähnlich wie in dieser Messung gestalteten sich die Werte im Versuch vom 4. 10., nur war in

Tabelle 14. *Ephemera vulgata*; O₂-Verbrauch 4—6 Stunden mit N₂ vorbehandelter Larven unter Luft und unter 100% O₂ in Etappen.

	Datum		
	6. 10.	7. 10.	28. 10.
Luftetappe 1	99	103,2	126,7
„ 2		93	126,7
100% O ₂ -Etappe 1	104,7	109,3	172,7
„ 2	113,2	150,8	181,2
„ 3	132,9	115,5	159,5
„ 4	144	106,2	

dieser der in 2 Stunden erreichte Endwert noch beträchtlicher. In der Messung vom 7. 10. haben die Werte der Messung unter O₂ in der 2. Etappe einen ausgesprochenen Gipfel, dem ein niedriger Wert vorangeht, und dem rasch absinkende Werte folgen. — Wir erkennen also unter dieser erhöhten Sauerstoffspannung sehr wechselndes Verhalten. Gemeinsam ist jedoch allen Messungen, daß in ihnen erheblich über den unter Luft gemessenen Wert gesteigerte Werte der Atmungsgröße auftreten. Die Verschiedenheiten betreffen den Zeitpunkt des Auftretens und die Dauer der Erhöhung.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Atmungsgröße der N₂-Tiere stets vom O₂-Partialdruck des Mediums abhängig ist. Es muß allerdings betont werden, daß der Einfluß veränderter O₂-Spannung auf die Größe des O₂-Verbrauchs sorgfältig geprüft werden muß und daß dabei die Unregelmäßigkeiten zu berücksichtigen sind, die — wie im vorigen Abschnitt dargelegt — der O₂-Verbrauch nach Vorbehandlung mit N₂ aufweist.

In Abb. 1 ist das Verhalten der O₂- und N₂-Larven von *Ephemera* gegenüber wechselndem Partialdruck kurvenmäßig dargestellt. Dabei wird — gleichgültig seiner wirklichen Höhe — der Wert unter Luft = 100 gesetzt und die übrigen Durchschnittswerte in Prozent des Luftwertes eingezeichnet.

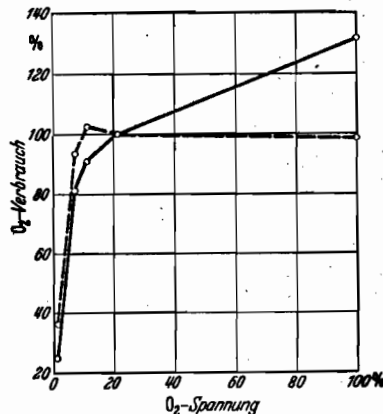


Abb. 1. *Ephemera vulgata*; O₂-Verbrauch unter wechselndem O₂-Partialdruck. — — — mit O₂ vorbehandelte, — mit N₂, 4—6 Stunden vorbehandelte Tiere. Abszisse: O₂-Spannung in % einer Atmosphäre, Ordinate: O₂-Verbrauch in % des unter Luft (21%) gemessenen Wertes (gleichgültig der Größenordnung dieses Wertes). Als Wert der N₂-Tiere unter 100% O₂ ist nicht der Durchschnitt der höchsten beobachteten, sondern der Durchschnitt aller Werte genommen.

Schließlich ist noch zu betonen, daß unbehandelte *Ephemera*-Larven oft dem der N_2 -Tiere entsprechendes Verhalten zeigen: die Größe ihres O_2 -Verbrauchs entspricht ja auch vielfach der der N_2 -Tiere.

IV. Diskussion.

1. *Das physiologische Problem.* Der Ausgangspunkt meiner Untersuchungen war das von FOX und Mitarbeitern (1937) gefundene Phänomen des verschiedenen Verhaltens von *Cloeon* und *Ephemera* gegenüber verändertem O_2 -Partialdruck des Mediums. Im besonderen wollte ich die Frage verfolgen, ob der Umstand, daß *Cloeon* von der O_2 -Spannung weitgehend unabhängigen, *Ephemera* dagegen durchweg abhängigen O_2 -Verbrauch zeigt, durch Analyse des O_2 -Verbrauchs beider Formen, also durch Verschiedenheit in seiner Zusammensetzung aus primärer und sekundärer Oxybiose erklärbar ist.

An den Larven von *Cloeon dipterum* konnte gezeigt werden, daß ihre Atmungsgröße durch Vorbehandlung mit O_2 nicht gesetzmäßig erniedrigt wird und keinesfalls von erniedrigtem O_2 -Partialdruck unabhängiger wird. Unvorbehandelte *Cloeon*-Larven haben also rein primäre Oxybiose. Ferner ist es offenbar nicht einfach möglich, bei *Cloeon*-Larven die Bedingungen eines N_2 -Tieres mit Erholungsatmung (sekundärer Oxybiose) zu erhalten. Die Larven sind so empfindlich gegen O_2 -Entzug, daß sie nur sehr kurze Anaerobiosezeit zu überstehen vermögen. Ja, selbst nach kurzer Anaerobiose (1—2 Stunden) wird die Atmungsgröße unter Luft belassener Tiere oft nicht wieder erreicht. Gelegentlich scheint allerdings eine leichte Steigerung durch solche Vorbehandlung zu erfolgen (?). Ob in dieser ein Anzeichen sekundärer Oxybiose zu sehen ist, vermag ich nicht zu entscheiden. (Siehe S. 557, Anm. 1.) Das Verhalten des respiratorischen Quotienten unter Luft und N_2 zeigt, daß offenbar auch die *Cloeon*-Larve unter O_2 -Abschluß anaerobe Prozesse hat. Die Voraussetzung für eine sekundäre Oxybiose ist also durchaus gegeben. Wenn diese trotzdem nicht in Erscheinung tritt, so kann dies 2 Gründe haben. Einmal kann den *Cloeon*-Larven der für sekundäre Oxybiose notwendige oxydative Mechanismus fehlen, zum andern kann durch die erzwungene anaerobe Energiegewinnung und die bei ihr gebildeten Spaltprodukte bereits eine so weitgehende Schädigung der Gewebe des Tieres eingetreten sein, daß eine geordnet arbeitende Erholungsatmung nicht mehr möglich ist. Sicherer Entscheid zwischen diesen beiden Möglichkeiten ist noch nicht möglich. Ich glaube jedoch, daß die zweite verwirklicht ist. Dies schließe ich vor allem aus der großen Unregelmäßigkeit der Folgen der N_2 -Vorbehandlung. Diese wird verständlich, wenn wir verhältnismäßig rasche Schädigung der Gewebe durch statthabende Anaerobiose annehmen. Von ihr ist erhebliche Verschiedenartigkeit von Tier zu Tier zu erwarten. Einfaches Fehlen sekundär-oxybiotischer Prozesse müßte ein etwas anderes Bild ergeben. Man müßte dann nach kurzer Anoxybiose eine Atmungsgröße vom Luftwert erwarten, die im weiteren

Verlauf der Messung gleichbleiben oder absinken würde, da keine Erholung erfolgt. Man sieht im Gegenteil langsames Anstreben höherer Werte, das als Anzeichen einer gewissen Erholung gedeutet werden kann. Ob diese durch Ausscheidung von Spaltprodukten der Anoxybiose erfolgt oder ob ein Teil der vorhandenen Atmung als Erholungsatmung zu bewerten ist, läßt sich gegenwärtig noch nicht entscheiden.

Jedenfalls zeigen die über die Einwirkung von N_2 -Vorbehandlung auf *Cloeon*-Larven gewonnenen Daten, daß es infolge der Empfindlichkeit der Tiere nicht zu erwarten ist, daß man im Freien Material findet, das auf Grund wesentlicher vorangegangener anaerober Prozesse sekundäre Oxybiose (Erholungsatmung) hat. Da nach meinen Erfahrungen nur die Größenordnung dieser vom O_2 -Partialdruck abhängig ist, ist auch zu erwarten, daß der O_2 -Verbrauch von *Cloeon* als primäre Oxybiose vom Partialdruck unabhängig ist.

Anders liegen die Verhältnisse bei der Larve von *Ephemera vulgata*. Diese ist zunächst wesentlich weniger empfindlich gegen O_2 -Entzug als die Larve von *Cloeon*. Vorbehandlung mit O_2 hat bei ihr in den weitestmeisten Fällen Minderung der Atmungsgröße zur Folge. Vorbehandlung mit N_2 (4—6 Stunden) hat zwar auch bei dieser Form ab und zu zunächst das Auftreten verhältnismäßig geringer Werte zur Folge, doch liegen diese nie relativ so tief wie bei *Cloeon*; meist haben selbst die anfänglichen niedrigsten Werte etwa die Größenordnung des O_2 -Verbrauchs unvorbehandelter Tiere und liegen oberhalb der Werte der O_2 -Tiere. Auch diese Werte steigen dann rasch zu deutlich gesteigertem O_2 -Verbrauch an. Andere Messungen zeigen von vornherein hohe Werte, die im Verlauf der Messung zum Absinken neigen. Es scheint also auch bei *Ephemera* wenigstens bei manchen Individuen schon nach 4—6 Stunden Anaerobiose eine — allerdings geringfügigere — Schädigung vorzuliegen, die bei günstiger O_2 -Versorgung in verhältnismäßig kurzer Zeit überwunden wird. Bei *Ephemera* kommt es nach 4—6 Stunden Anoxybiose stets zu zweifelsfreier Erholungsatmung (sekundärer Oxybiose), ja die deutliche Abhängigkeit vom Partialdruck zeigt sogar, daß auch der geringe nach 15 Stunden Anaerobiose noch vorhandene O_2 -Verbrauch erheblich sekundäre Oxybiose enthält¹.

Somit ist es sicher, daß an Larven von *Ephemera* leicht Tiere mit sekundärer Oxybiose zur Beobachtung kommen können, ja meine Erfahrungen mit unvorbehandelten Tieren zeigen mir, daß diese, gewöhnlich mehr N_2 - als O_2 -Tieren entsprechen. Wenn also bei dieser Larve Abhängigkeit der Atmungsgröße vom Partialdruck gefunden wird (Fox und Mitarbeiter 1937), so ist dies ohne Frage durch vorhandene Erholungsatmung (sekundäre Oxybiose) bedingt. Die vorliegende Arbeit zeigt, daß zur Beseitigung der sekundären Oxybiose, zur Erzielung von *Ephemera*-Larven mit

¹ Da auch dann, wenn die Atmungsgröße durch N_2 -Vorbehandlung herabgesetzt ist, deutlich Erholungsatmung vorhanden ist, ist es verständlich, daß die Aussicht auf Erholung auch dann noch gegeben ist.

rein primärer Oxybiose längere Behandlung mit O_2 notwendig ist; seltener führt Vorbehandlung in gut durchlüftetem Wasser zum gleichen Ziel ¹.

Der Unterschied zwischen *Cloeon* und *Ephemera* hinsichtlich der Abhängigkeit vom O_2 -Partialdruck des Mediums beruht also darauf, daß bei *Cloeon* normalerweise keine sekundäre Oxybiose vorhanden ist, während *Ephemera*-Larven diese gewöhnlich aufzuweisen haben. Nur die Prozesse sekundärer Oxybiose sind vom Partialdruck abhängig.

2. *Ökologische Betrachtung des Problems.* Die Ephemeridenlarven besiedeln niemals ausgesprochen respiratorisch schlechte Lebensräume. Von den beiden untersuchten Formen leben die Larven von *Cloeon* in flacheren Gewässern oder der Uferregion von Seen mit mehr oder minder reichlichem Pflanzenbewuchs. Hier herrscht mindestens tagsüber reichlicher O_2 -Gehalt, oft Übersättigung; wie tief die O_2 -Spannung in der Nacht sinkt, läßt sich nicht allgemein angeben, doch glaube ich nicht, daß sie wesentlich tiefer als 6—7% kommen wird. Außerdem können die Tiere in diesen Gewässern leicht oberflächliche Regionen mit höherer Sauerstoffspannung aufsuchen. So dürften die Larven von *Cloeon* praktisch nicht ungenügender Sauerstoffversorgung ausgesetzt sein. — Die *Ephemera*-Larven besiedeln zwar auch im allgemeinen flache Gewässer, aber sie leben im Schlamm. Im Schlamm sind auch in sonst respiratorisch günstigen Gewässern häufig mehr oder minder erhebliche O_2 -zehrende Prozesse zu erwarten. Demnach dürften, obwohl nach meinen Messungen an O_2 -Tieren von *Ephemera* und unvorbehandelten Tieren von *Cloeon* die Leistungsfähigkeit der respiratorischen Mechanismen von *Ephemera* etwas größer ist als die von *Cloeon*, die Larven von *Ephemera*, wesentlich mehr auf anaerobe Energiegewinnung eingestellt sein als die *Cloeon*-Larven. Dementsprechend sehen wir, daß *Ephemera* die Fähigkeit zu geordneter Erholungsatmung besitzt, *Cloeon* dagegen nicht.

Wenn man die Erholungsatmung von *Ephemera* mit der der früher von mir untersuchten Tiere (*Tubifex*, *Chironomus*, *Tanytarsus*) vergleicht, so fällt folgender Unterschied ins Auge: Bei den Objekten früherer Untersuchungen hat eine Anaerobiose von 15, ja auch eine solche von 24 Stunden keine Verminderung, sondern sofortige erhebliche Steigerung des O_2 -Verbrauchs zur Folge. Selbst bei *Ephemera* bedingt schon wesent-

¹ Es muß fraglich erscheinen, ob die bei *Ephemera*-Larven vorhandene sekundäre Oxybiose nicht vorbehandelter Tiere stets auf vorangegangener ungenügender O_2 -Versorgung beruht. Einmal sind — wie die Daten an O_2 -Tieren zeigten — die respiratorischen Mechanismen der *Ephemera*-Larven verhältnismäßig leistungsfähig. Zum andern fällt auf, daß deutliche sekundäre Oxybiose oft auch nach längerem Aufenthalt in gut durchlüftetem Wasser noch vorhanden ist, ja, daß sie auch durch Vorbehandlung mit O_2 nicht immer zuverlässig ausgeschaltet wird. Schließlich fällt auf, daß der niedere O_2 -Verbrauch guter O_2 -Tiere selbst bei guter O_2 -Versorgung unter Luft dazu neigt, wieder zu Werten anzusteigen, die an die unvorbehandelter Tiere erinnern. Wenn man noch die Tatsache hinzunimmt, daß durch längere O_2 -Behandlung *Ephemera*-Larven oft deutlich geschädigt werden, so mag der Verdacht nicht fern liegen, daß bei den Larven auch aerob Spaltungsprozesse vorkommen. Behauptet kann dies auf Grund der vorliegenden Daten noch nicht werden.

oxybiotischer
genauere

omig

lich kürzere Anaerobiose (4—6 Stunden) häufig zunächst eine leichte Erniedrigung der Atmungsgröße, die erst später zu normalen Werten sekundärer Oxybiose ansteigt. Längerer O₂-Entzug (15 Stunden) ergibt stets eine erhebliche Herabminderung des O₂-Verbrauchs, selbst unter den der O₂-Tiere, dem keine rechte Erholung mehr folgt. In noch erheblich verstärktem Maße gilt dies für *Cloeon*.

Ich hatte namentlich auf Grund vergleichender Studien an den Larven von *Chironomus* und *Tanytarsus* (HARNISCH 1937 c) angenommen, daß für die Besiedelung respiratorisch schlechter Lebensräume die sekundäre Oxybiose eine ausschlaggebende Rolle spielt. Ich konnte zeigen, daß ihr Ablauf nach längerer Anaerobiose (22—24 Stunden) bei *Tanytarsus*, also der gegen respiratorisch schlechtes Medium empfindlicheren Form, nicht mehr den normalen, geregelten Verlauf nimmt. Die vorliegenden Untersuchungen an Ephemeridenlarven, die gegen O₂-Mangel ohne Frage noch weit empfindlicher sind als die Larven von *Tanytarsus*, weisen darauf hin, daß eine wesentliche Frage auch die ist, ob der Organismus fähig ist, Anaerobiose soweit ungeschädigt zu überstehen, daß noch geordnete, zum Ziele führende Erholungsatmung getätigt werden kann. Wenn dies nicht mehr möglich ist, so wird das offensichtliche Versagen der Erholungsatmung eintreten, das wir bei *Cloeon* schon nach sehr kurzer Anaerobiose, bei *Ephemera* nach einer solchen, die 4—6 Stunden überdauert, bei *Tanytarsus* nach über 15 Stunden und bei *Chironomus* nach noch erheblich längerer Anaerobiosezeit erkennen.

Künftige, ökologisch ausgerichtete Untersuchungen über die respiratorischen Mechanismen der Tiere werden also auch der unmittelbaren Wirkung der Anaerobiose besondere Beachtung zu widmen haben.

Zusammenfassung.

Es wird gezeigt, daß der von Fox und Mitarbeitern nachgewiesene Unterschied im Verhalten der Atmungsgröße von *Cloeon* und *Ephemera* gegenüber verändertem O₂-Partialdruck des Mediums darauf beruht, daß bei *Ephemera* im Gegensatz zu *Cleon* sekundäre Oxybiose in Erscheinung tritt; nur diese ist von der O₂-Spannung abhängig. — Bezüglich der Einzelheiten und ökologischer Folgerungen sei auf die Diskussion verwiesen.

Literatur.

Fox, H. Munro, C. A. Wingfield and B. G. Simmonds: The oxygen consumption of Ephemerid nymphs from flowing and from still waters in relation to the concentration of oxygen in the water. *J. of exper. Biol.* 14 (1937). — Harnisch, O.: Versuch einer Analyse des Sauerstoffverbrauchs von *Tubifex tubifex*. *Z. vergl. Physiol.* 22, (1935 a). — Zur Analyse des Sauerstoffverbrauchs einiger Wirbellosen. *Verh. dtsh. zool. Ges.* 1935. — Primäre und sekundäre Oxybiose der Larve von *Chironomus thummi*. *Z. vergl. Physiol.* 23 (1936). — Über den Charakter der „Erholungsatmung“ nach erzwungener Anaerobiose. *Z. vergl. Physiol.* 24 (1937 a). — Primäre und sekundäre Oxybiose wirbelloser Tiere. *Verh. dtsh. zool. Ges.* 1937 b. — *Chironomus* und *Tanytarsus*. *Biol. Zbl.* 57 (1937 c). — Warburg, O. u. E. Negelein: Über die Oxydation des Cystins und anderer Aminosäuren an Blutkohle. *Biochem. Z.* 118 (1921).