

Typen des Wasserhaushaltes der Tiere

Von Wilhelm Kühnelt, Wien

(Vorgelegt in der Sitzung am 27. Jänner 1955)

Wasser ist für alle Organismen unentbehrlich als universelles Lösungsmittel und zur Aufrechterhaltung des Quellungszustandes des Protoplasmas. Es hat mengenmäßig einen hohen Anteil an der Zusammensetzung des Tierkörpers. So enthält beispielsweise die Ctenophore *Cestus veneris* 99%, *Aurelia aurita* 98,2%, *Ascaris megalocephale* 79%, *Planorbis corneus* 88%, die Feldheuschrecke *Melanoplus mexicanus* 68%, die meisten Wirbeltiere über 50% Wasser. Diese großen Unterschiede des Wassergehaltes gleichen sich teilweise aus, wenn man berücksichtigt, daß die einzelnen Gewebe des Tierkörpers sehr verschiedenen Wassergehalt besitzen. So sind Gallerten und Schleimsubstanzen außerordentlich quellbar und können sehr viel Wasser binden (Schirmgallerte der Quallen), während Skelette und Fettkörper wasserarm sind. Außerdem können starke Schwankungen des Wassergehaltes mit verschiedenem Quellungszustand einzelner Gewebe zusammenhängen. Beispielsweise nahm ein 4,806 g schweres Exemplar der Landschnecke *Macularia vermiculata*, das 11 Monate ohne Zufuhr von Wasser im Trockenschlaf lag, innerhalb von 12 Stunden 2,708 g Wasser, also 56,4% auf, während eine 1,510 g schwere *Campylaea planospira* unter gleichen Bedingungen 1,27 g, also 84,1% Wasser aufnahm. Die beträchtlichen Schwankungen des Wassergehaltes bei Insekten (*Sphinx ligustri* 80%, Larve von *Tenebrio molitor* „Mehlwurm“ 52,6%, *Leptinotarsa 10-lineata* 50%, *Cotalpa lanigera* 25% und *Lachnosterna* sp. 15% [die letzten 3 Angaben nach Breitenrecher 1918]) kommen dadurch zustande, daß die Menge der Hämolymphe starke Schwankungen zeigt, ohne daß aber der Quellungszustand des Plasmas oder der osmotische Wert der Hämolymphe dadurch verändert würden (Rouschal).

Mit zunehmendem Alter tritt aber eine von Außenbedingungen weitgehend unabhängige Abnahme des Wassergehaltes auf, an der einerseits Mengenabnahme der Hämolymphe, andererseits langsame Entquellung des Protoplasmas beteiligt sind. Die dadurch bedingten Wassergehaltsschwankungen halten sich aber in mäßigen Grenzen (Hochrainer).

Nicht alle Formen des Wassers sind für die Aufnahme durch den Organismus gleich geeignet. So kann Schnee und Eis nur von homöothermen Tieren, und da nur in beschränkter Menge, aufgenommen werden (z. B. stillt das zweihöckerige Kamel oft seinen Durst durch abnagen von Eisschollen). Aufnahme von Wasserdampf aus feuchter Luft, wie sie beispielsweise den Flechten möglich ist, ist für Insekten behauptet worden. (Die Acridiide *Chortophaga viridifasciata* soll nach *Bodine*, der Kartoffelkäfer *Leptinotarsa 10-lineata* nach *Breiten sprecher* und der Mehlwurm nach *Buxton* dazu befähigt sein.) Es war mir aber trotz zahlreicher Versuche nicht möglich, eine Wasseraufnahme aus feuchter Luft nachzuweisen. Bei allen untersuchten Tieren, Heuschrecken, Käfern und Schnecken, konnte festgestellt werden, daß solange kein Kondenswasser auftrat, nie eine Wasseraufnahme festgestellt werden konnte. Die Bildung von Kondenswasser kann aber im dampfgesättigten Raum schon bei geringfügigen Temperaturänderungen auftreten, und dieses wird von den Versuchstieren meist gierig aufgenommen. (Das scheinbare „Aufquellen“ von Schnecken bei hoher Luftfeuchtigkeit kommt dadurch zustande, daß die Luftfeuchtigkeit auf die im Trockenschlaf liegende Schnecke als Reiz wirkt und sie veranlaßt, Wasser aktiv aufzusuchen.) Hingegen zeigte sich, daß der Mehlwurm auch bei sehr geringer Luftfeuchtigkeit und Hunger seinen Wassergehalt erhöhen kann, indem eine schubweise Verbrennung von Reservestoffen stattfindet.

Die Tiere sind also fast vollständig auf die Aufnahme von flüssigem Wasser angewiesen. Diese erfolgt entweder durch Trinken, wobei auch Tautropfen aufgenommen werden (viele Eidechsen), oder durch die Haut. Diese Art der Wasseraufnahme ist auf feuchthäutige Tiere (Schnecken, Amphibien) beschränkt, kann aber bei diesen das Trinken vollständig ersetzen. (Beispielsweise nimmt ein durch längeren Aufenthalt an trockener Luft etwas eingetrockneter und nicht mehr zum aktiven Trinken fähiger Salamander durch die Haut bis zu einem Viertel seines Körpergewichtes an Wasser auf.) Bei Wassertieren hat der osmotische Druck der Körperflüssigkeit großen Einfluß auf die Wasseraufnahme. So ist die Körperflüssigkeit der Süßwassertiere hypertonisch gegenüber dem umgebenden Wasser. Ein Ausgleich wird aber entweder dadurch verhindert, daß ein Eindringen von Wasser durch undurchlässige Körperoberfläche verhindert wird, wobei Schleimschichten (z. B. beim Aal) oder Lipoidschichten (z. B. bei vielen Insekten [Epikutikula!]) eine Rolle spielen, oder daß osmotisch eingedrungenes Wasser durch die Exkretionsorgane (pulsierende

Vakuole der Protozoen, Nephridien und Nieren der Metazoen) entfernt wird.

In vielen Fällen erfolgt die Wasseraufnahme durch Fressen feuchter Nahrung. Solche Tiere trinken oft überhaupt nicht oder doch sehr selten. Blätter und Früchte haben einen durchschnittlichen Wassergehalt von 90%, und die von ihnen lebenden Tiere (Raupen, Nacktschnecken) erreichen Wassergehalte von 80 bis 90%. Lufttrockene organische Substanzen enthalten 6—15% Wasser, während die von ihnen lebenden Tiere nicht unter 50 bis 60% Wasser enthalten. Manche trockene Stoffe, wie z. B. die vertrockneten Reste von Wüstenpflanzen, sind hygroskopisch und ermöglichen auf diese Weise eine Ausnützung hoher Luftfeuchtigkeit. Solche Pflanzenreste sind die Hauptnahrung wüstenbewohnender Tenebrioniden (B u x t o n 1923). Oft müssen große Mengen von lufttrockenen Substanzen aufgenommen werden, um dem Organismus die nötigen Wassermengen zuzuführen. Dabei werden oft die organischen Substanzen nur sehr wenig verdaut, aber ihres Wassers fast vollständig beraubt. Beispielsweise gibt der Mehlwurm bei großer Lufttrockenheit 80% der Nahrung unverdaut wieder ab, entzieht ihr aber fast alles Wasser. Ähnlich verhalten sich Feldheuschrecken, die bei großer Trockenheit alle nur erreichbaren organischen Stoffe, wie Kork, Leinwand und Papier (im Freien auf dem Frauenstein bei Mödling anlässlich ökologischer Messungen beobachtet!) zu fressen beginnen und selbst Wolle nicht verschonen (H u s a i n und T a s k h i r 1936) und dabei ungeheure Mengen verarbeiten. Ähnlich verhalten sich koprophage Käfer, z. B. *Ateuchus sacer*, gelegentlich auch Geotrupesarten, wenn sie unter Wassermangel leiden. Sie fressen dann ungeheure Kotmengen, die sie unverdaut aber wasserarm wieder abgeben. Manche Tiere verfügen aber auch über die Fähigkeit, Wasser aus lufttrockenen organischen Substanzen in der Weise zu gewinnen, daß sie die organischen Verbindungen oxydieren und das so entstandene Wasser (metabolisches Wasser) im Körper zurückhalten. Nur so ist es beispielsweise erklärlich, daß Mehlwürmer, Mottenraupen, *Lepisma saccharina* und Dermestislarven bei trockener Luft ihren Wassergehalt erhöhen können (B a b c o c k 1912, K o i d s u m i 1934). Sogar Säugetiere, wie die Wüstenmäuse der Gattungen *Dipodomys* und *Perognathus*, können jahrelang ohne Zufuhr flüssigen Wassers leben. So konnte *Perognathus flavescens* 3 Jahre lang bei einem Futter, das nur aus trockener Gerste bestand, am Leben erhalten werden und wies dabei keinerlei pathologische Erscheinungen auf (H o w e l l und G e r s h 1935). Der Wert der einzelnen Nahrungsstoffe für die Gewinnung von meta-

bolischem Wasser ist beträchtlich verschieden; so liefern 100 g Stärke 55,5 g H₂O, während 100 g Eiweiß 81,3 g und 100 g Fett sogar 107,1 g Wasser liefern (Parnas). Hieraus ergibt sich der besondere Wert des Fettes als Wasserspeicher für Wüstentiere.

Wasser kann also selbst aus vollständig trockenen Substanzen durch Oxydation gewonnen werden; andererseits ist nicht jedes flüssige Wasser für die Aufnahme durch Organismen geeignet. So können Landtiere im allgemeinen Salzwasser nicht zur Deckung ihres Wasserbedarfes verwenden, während die Meeresbewohner vollständig darauf angewiesen sind.

Allerdings besteht für fischfressende Meeresbewohner (z. B. Robben) kein Anlaß, Meerwasser zu trinken, weil die Nahrung selbst genügend salzarmes Wasser enthält (in diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß das Blut der Knochenfische stark hypotonisch gegenüber Seewasser ist).

Manche Säugetiere, wie Zebras und Weißbartgnus, können salzhaltiges Wasser trinken, und Kamele brauchen sogar eine Salzzufuhr, um die Salzverluste auszugleichen, die gleichzeitig mit der Wasserabgabe entstehen. Merkwürdigerweise geben Hunde auch bei starken Wasserverlusten kein Salz ab, weshalb der Salzgehalt des Blutes steigt. Es muß also Süßwasser aufgenommen werden, um die normale Salzkonzentration wiederherzustellen.

Interessant ist die Feststellung von Steiner 1930, daß Polistes zwischen „Trink-“ und „Nutzwasser“ unterscheidet, indem unter Umständen zur Abkühlung des Nestes Brackwasser verwendet wird, während zum Trinken Süßwasser von einer bedeutend weiter entfernten Stelle geholt wird. Nicht alles vom Organismus aufgenommene Wasser wird sofort verbraucht, sondern es können ganz beträchtliche Mengen gespeichert werden. Dabei kann Wasser in drei verschiedenen Formen im Organismus gespeichert werden: 1. als „Lösungswasser“, 2. als Quellungswasser, das nur locker gebunden ist und leicht abgegeben wird, und 3. als kolloidal gebundenes Wasser, das in seinen Eigenschaften sich wesentlich von gewöhnlichem Wasser unterscheidet. Das kolloidal gebundene Wasser ist dem übrigen Stoffwechsel weitgehend entzogen und wird einerseits schwer abgegeben, andererseits gefriert es erst bei -20°C und ist daher für die Kälteresistenz von ausschlaggebender Bedeutung (Sacharow 1930, Payne). Dabei ist eine Umwandlung von kolloidal gebundenem Wasser in gewöhnliches Wasser und umgekehrt jederzeit möglich. Die Speicherung des Wassers erfolgt in der Regel in bestimmten Geweben, so bei den Schnecken in den Hautdrüsen und im Bindegewebe, bei Wirbeltieren hauptsächlich in der Muskulatur. Frösche speichern Wasser

gelegentlich in der Harnblase und können so lange Trockenperioden überdauern.

Bei den verschiedensten Tätigkeiten des Organismus wird Wasser abgegeben, und die Fähigkeit, diese Wasserabgabe einzuschränken, ist für Tiere trockener Gebiete von großer Bedeutung. So wird zusammen mit den Exkrementen Wasser durch den Darm abgegeben. Bei manchen Tieren wird ein Teil dieses Wassers im Enddarm durch Rektaldrüsen aufgenommen und so dem Stoffwechsel wieder zugeführt (Wigglesworth 1942). Bei zahlreichen Käfern legen sich die Malpighischen Gefäße entweder allseitig oder einseitig an den Enddarm an und können aus ihm Wasser osmotisch aufnehmen (Stammer, Markus). Auch durch die Exkretionsorgane gibt der Tierkörper Wasser ab. Diese Wassermenge ist verschieden, je nach der vorherrschenden Substanz der Exkrete. Harnstoff wirkt in konzentrierter Lösung giftig und muß daher mit viel Wasser ausgeschieden werden, während Harnsäure selbst in kristallinischer Form (z. B. bei Sauropsiden und manchen Insekten [Tinea, Calandra]) abgegeben werden kann. Dabei wird Harnsäure, besonders in Zeiten mit schlechter Wasserversorgung, gespeichert und später mit sehr wenig Wasser abgegeben (z. B. nach dem Winterschlaf der Schnecken). Exkretspeicherung kann auch im Fettkörper erfolgen, z. B. bei Campodea, Collembolen und Chilopoden (Schindler 1950), wodurch das sonst zu ihrer Abscheidung nötige Wasser erspart wird. Durch die Atmungsorgane verliert der Körper ebenfalls beständig Wasser. Durch Versenkung der respiratorischen Oberflächen in das Innere des Körpers wird der Wasserverlust wesentlich herabgesetzt, und bei vielen Tieren, die trockener Luft ausgesetzt sind, gibt es entweder temporäre oder dauernde Einrichtungen zur Verkleinerung der Atemöffnungen. So ist die Größe des Pneumostoms von Landschnecken veränderlich und hängt von der Verdunstungsgröße der umgebenden Luft ab (Witt 1932). Bei Insekten trockener Standorte finden sich entweder kleine Stigmen oder Reusenapparate und Verschlüßeinrichtungen, die die spirakuläre Transpiration zeitweise vollständig verhindern. Die Wasserverluste entstehen an den feuchten Innenflächen der Atmungsorgane, während die von einer Kutikula ausgekleideten weiteren Tracheenstämme der Insekten sicher beträchtlich weniger wasserdurchlässig sind. In den feinsten Verzweigungen dagegen steht ein Flüssigkeitsmeniskus, an dem die Wasserabgabe erfolgt. Diese Flüssigkeit steht im osmotischen Gleichgewicht mit der Hämolymphe und kann bei starker Verdunstung verschwinden. Gelegentlich treten bei extremer Trockenheit sogar Luftblasen in die Gewebe aus, wie

das Wigglesworth (1942) bei *Cimex lectularius* beobachten konnte. Als besonders wirksam bei der Herabsetzung der Wasserabgabe erweisen sich in den Verlauf der Tracheen eingeschaltete, mit einer für Wasser \pm undurchlässigen Kutikula ausgekleidete Räume. Solche können dadurch entstehen, daß vor dem Stigma ein „Vorbau“ liegt (z. B. bei *Catoxantha*) oder daß die Trachee in einen größeren, der Außenluft nicht unmittelbar zugänglichen Raum mündet. In diesem Sinne dürften auch Tracheenblasen wirksam sein (z. B. bei vielen Dipteren). Als größere vorgeschaltete Räume, die die Transpiration hemmen, sind intersegmentale Falten zu nennen. In eine solche mündet beispielsweise bei den Buprestiden das größte Stigma des Körpers, das an der Grenze von Pro- und Mesothorax liegt. Durch Streckung der Intersegmentalhaut kann es freigelegt werden, und da dieselbe Bewegung passiv beim Öffnen der Flügeldecken erfolgt, dürfte das Stigma auch im Flug freiliegen. Sehr weit verbreitet bei Käfern ist die Ausbildung eines „subelytralen“ Raumes, der bei Wassertieren als Luftspeicher, bei Landtieren als Verdunstungsschutz funktioniert, da in ihm sämtliche Stigmen, mit Ausnahme der prothorakalen (die aber vielen Formen fehlen), einmünden. Daß die im subelytralen Raum eingeschlossene Luft in trockener Umgebung beträchtlich feuchter ist als die freie Atmosphäre, läßt sich durch Einschieben eines Kobaltchloridpapiers leicht nachweisen. Ebenso verlieren Tiere, deren subelytraler Raum eröffnet ist, beträchtlich mehr Wasser als solche mit unverletzten Flügeldecken. Die ursprüngliche Ansicht Buxtons (1932), der den subelytralen Raum als Überhitzungsschutz deutet, ließ sich nicht bestätigen, da der anfangs infolge der schlechten Wärmeleitfähigkeit der Luft vorhandene Temperaturunterschied sich bei längerer Versuchsdauer doch ausgleicht. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß der subelytrale Raum deshalb nur einen sehr geringen Überhitzungsschutz darstellt, weil Kopf und Halsschild nicht bedeckt sind und die ganze Unterseite der Rückstrahlung vom Boden her ausgesetzt ist. Weiterhin finden sich stark entwickelte subelytrale Räume bei solchen Arten, die zwar starker Trockenheit aber keiner Strahlung ausgesetzt sind, wie *Niptus* und *Gibbium*.

Ähnlich wie subelytrale Räume wirken tiefe Rinnen an der Unterseite des Abdomens, die sich bei Aleurodiden und Cocciden finden. In diesem Zusammenhang müssen auch die verschiedenen Köcher und Säcke landbewohnender Insektenlarven genannt werden, da auch in sie die Stigmen einmünden, und da sie meist sehr gut gegenüber der umgebenden Luft abgeschlossen sind, z. B. bei *Clythra* und *Cryptocephalus*.

Wasserabgabe kann selbstverständlich durch die gesamte Körperoberfläche erfolgen, was insbesondere bei feuchthäutigen Tieren stark ins Gewicht fällt. Bei Tieren, die trockener Luft ausgesetzt sind, finden sich verschiedene Einrichtungen, die diese Wasserverluste einschränken. So wirkt Verhornung der obersten Hautschichten, insbesondere mit Imprägnierung durch Lipide (z. B. Cholesterin), herabsetzend auf die Verdunstung. Ebenso wirkt Herabsetzung der Zahl der Hautdrüsen und Lokalisation dieser an bestimmten Körperstellen. (Während beim Menschen sowie bei Pferd und Schaf die ganze Körperoberfläche Schweißdrüsen trägt, sind diese bei Schweinen und Rindern auf die Schnauze, bei Katzen, Hunden, Affen und Igel auf die Zehenballen beschränkt. Den Monotremen, Nagern und Ziegen fehlen sie vollständig. Als Herabsetzung der verdunstenden Fläche wirken auch die Gehäuse der Landschnecken, wie der Vergleich der Wasserabgabe von *Helix* und *Arión* zeigt (K ü n k e l 1916).

Die Kutikula der Insekten ist nicht ohne weiteres als Verdunstungsschutz wirksam, und auch dicke Integumente, z. B. von Heuschrecken, erweisen sich als wasserdurchlässig. (Sehr leicht läßt sich die Durchlässigkeit feststellen, wenn man z. B. den Halschild einer Heuschrecke mit Kollodium bestreicht, in dem wasserfreies Kobaltchlorid gelöst ist; der blaue Überzug entfärbt sich schnell, wenn kutikuläre Transpiration vorhanden ist. Im Falle hoher Luftfeuchtigkeit muß die Entfärbungsgeschwindigkeit eines mit dem Kobaltchloridkollodium bestrichenen Papierses mit der des Insekts verglichen werden.) Die Durchlässigkeit ist vollständig unabhängig von der Dicke der Kutikula, was daraus hervorgeht, daß das sehr dünne Integument des Mehlwurms für Wasser praktisch vollständig undurchlässig ist, so daß er 210 Tage ohne Nahrung im Exsikkator über konzentrierter Schwefelsäure am Leben bleibt.

Folgende Faktoren beeinflussen die Wasserdurchlässigkeit der Insektenkutikula (E d e r 1940): 1. Vertikalstrukturen des Integumentes erhöhen die Durchlässigkeit (z. B. bei Acridiiden gut entwickelt). 2. Melanineinlagerung setzt die Durchlässigkeit herab; Reihen mit zunehmender Melanineinlagerung finden sich bei Orthopteren, Hemipteren und Käfern, wobei infolge starker lokaler Melaninanhäufung Metallfarben auftreten können (die Insektenkutikula verhält sich hier ganz analog zur Vogelfeder!). 3. Zunahme des Gehaltes an in Azeton löslichen Lipiden setzt die Durchlässigkeit herab. 4. Permeabilitätsänderungen (durch Lipoidverschiebungen bedingt?) der Epidermiszellen können die Wirkung der Kutikula modifizieren.

Für die Menge des von der Körperoberfläche abgegebenen Wassers ist vor allem das Verhältnis zwischen Volumen und Oberfläche des Tieres von Bedeutung, und viele Tiere mit stark wasserdurchlässiger Haut verkleinern an trockener Luft ihre Oberfläche. Das kann z. B. bei Nacktschnecken dadurch geschehen, daß sich der Körper stark zusammenzieht, während Frösche und Kröten die Extremitäten eng an den Körper anziehen und die Unterseite mit einer Unterlage in Berührung bringen (Freisling 1948), und Regenwürmer sich zu einem Knäuel aufrollen (Kollmannsperger 1934). (Es können somit thigmotaktische Reaktionen auch in den Dienst des Wasserhaushaltes treten.) Dadurch, daß die Körperoberfläche Stellen mit verschiedener Wasserdurchlässigkeit aufweist, werden die Erscheinungen in der Weise modifiziert, daß nur die undurchlässigen Stellen trockener Luft dauernd ausgesetzt werden (Zurückziehen in die Schale!) oder daß die Größe der durchlässigen Stellen bei Trockenformen eingeschränkt wird (Zunahme der Pigmentierung der Insektenkutikula, Anstreben der Kugelform, z. B. bei Eugaster).

Bei der Befriedigung des Wasserbedürfnisses mindestens zeitweise außerhalb des Wassers lebender Tiere lassen sich zweierlei Reaktionsweisen unterscheiden. Entweder kommt das Tier erst zur Ruhe, wenn es flüssiges Wasser gefunden hat (Hydrotaxis) oder schon bei Erreichung entsprechender Luftfeuchtigkeit (Hygrotaxis). Beim Aufsuchen flüssigen Wassers können verschiedene Sinnesorgane beteiligt sein. So erfolgt das Aufsuchen geeigneter Wohngewässer durch flugfähige Wasserinsekten (Käfer, Wanzen) optisch, was daraus hervorgeht, daß diese bei Nacht fliegenden Tiere häufig auf glänzenden Glasdächern landen, die sie aktiv ansteuern. Vielfach sind aber dabei „chemische“ Sinnesorgane beteiligt, wobei sich eine Grenze zwischen Hydrotaxis und Hygrotaxis nicht mehr ziehen läßt. So „wittern“ viele Wüstensäugetiere Wasser auf große Entfernungen. Über die Lokalisation der Rezeptoren ist nichts Genaues bekannt; es sei aber darauf hingewiesen, daß gerade bei Wüsten- und Steppensäugetieren die Nasenregion sehr stark ausgebildet ist (Saigaantilope, Wildschafe, Stachelschweine). Bei Molchen, die Feuchtigkeit ebenfalls „wittern“, liegen die Rezeptoren aber nicht in der Nasenhöhle (vgl. Buddenbrock, Bd. I, S. 281), sondern entweder in der Haut, der Mundhöhle oder in der Lunge? Bei Insekten, deren hydro- und hygrotaktische Reaktionen oft sehr deutlich ausgeprägt sind (so läßt sich z. B. die Honigbiene leicht auf Wasser dressieren), wird angenommen, daß die Rezeptoren an den Fühlern liegen (z. B. bei Collembolen). Dasselbe gilt für Asseln (*Porcellio pruinosus*; unver-

öffentliche Versuche von A. Geissler) und Milben (*Tyroglyphus casei*), während die Rezeptoren bei Spinnen an den Tarsen, bei *Scutigera* (Friedl 1928) an den Koxalsäckchen und bei Regenwürmern am Prostomium liegen. Hygrotaktische Tiere kommen bei verschiedenen relativen Luftfechtigkeiten zur Ruhe, wobei das Unterscheidungsvermögen oft sehr groß ist (es beträgt z. B. bei *Anopheles* 1%!). Die „Vorzugsfeuchtigkeit“ beträgt beispielsweise bei *Anopheles maculipennis atroparvus* 100%, bei *A. m. messeae* 97%, bei *A. m. typicus* 95% (nach A. H u n d e r t m a r k 1930), bei *Ptinus obtectus* liegt sie zwischen 80 und 89% (H e a d l e e 1917), bei der Kleidermotte (nach G r i s w o l d und C r o w e l l 1936) bei 75%. Die Luftfechtigkeitsgrenzen, zwischen denen das Leben der betreffenden Tiere normal abläuft, sind artlich sehr verschieden. Während das vitale Minimum bei *Collem-bolen* (*Isotoma viridis*, *Tomocerus vulgaris* [D a v i e s 1928]) 100% relative Luftfeuchtigkeit beträgt, liegt dieses für *Culex fatigans* bei 48%, das für *Ptinus obtectus* bei 1% und für die Puppe von *Protoparce quinquemaculata* bei 0%.

Manche Tiere werden auch durch hohe Luftfeuchtigkeit geschädigt, so z. B. die Larve von *Anthrenus museum*. Während in dem genannten Fall die Luftfeuchtigkeit selbst für die Schädigung verantwortlich gemacht werden kann, sind viele obere Feuchtigkeitsgrenzen dadurch bedingt, daß durch hohe Luftfeuchtigkeit das Wachstum von Schimmelpilzen gefördert wird, die dann das Tier befallen. Für *Ptinus obtectus* liegt dieses Maximum oberhalb 89% relativer Luftfeuchtigkeit. Dagegen erweisen sich manche Tiere in ihrer Entwicklung weitgehend unabhängig von der Luftfeuchtigkeit, wie z. B. die Blattlaus *Toxoptera graminum*, die durch Luftfechtigkeiten zwischen 37 und 100% in keiner Weise beeinflußt wird (H e a d l e e 1917).

Unter Berücksichtigung der vorstehend behandelten Faktoren lassen sich innerhalb des Tierreichs bisher folgende Typen (Lebensformen) in bezug auf den Wasserhaushalt feststellen:

Vor allem lassen sich Wassertiere, Feuchtlufttiere und Trockenlufttiere unterscheiden. Während die aktiven Stadien der ersteren an flüssiges Wasser gebunden sind, brauchen die Feuchtlufttiere mit Wasserdampf gesättigte Luft, während die Trockenlufttiere auch bei geringer Luftfeuchtigkeit ihre Lebenstätigkeit abwickeln können. Unter den Wassertieren sind solche zu unterscheiden, die sich dauernd im Wasser aufhalten müssen, von denjenigen Arten, deren Dauerstadien auch außerhalb des Wassers am Leben bleiben. Innerhalb der echten Wassertiere sind es die

marinen, wirbellosen Tiere, mit Ausnahme der Arthropoden, bei denen die Konzentration der Körperflüssigkeit von der des umgebenden Wassers abhängt. Diese „poikilosmotischen“ Formen machen also alle Salzgehaltsschwankungen des Wassers mit, wodurch ihr Wasserhaushalt wesentlich beeinflußt wird. Die übrigen Tiere sind jedoch innerhalb weiter Grenzen unabhängig von der Konzentration des Mediums, sind somit homöostatisch. Hier lassen sich 3 Fälle unterscheiden: 1. Die Körperflüssigkeit ist isotonisch mit dem umgebenden Wasser, wie bei den Haien des Meeres (über die wenigen Süßwasser-Haie und -Rochen liegen meines Wissens keine Angaben vor). Der osmotische Druck ihrer Körpersäfte wird zur Hälfte durch Salze, zur Hälfte durch Harnstoff verursacht. 2. Die Körpersäfte sind hypotonisch, wie bei den marinen Knochenfischen und Krebsen. Für die Aufrechterhaltung der Hypotonie ist die geringe Wasserdurchlässigkeit der Körperoberfläche (auch der Kiemen!) von Bedeutung. Bei der Herabsetzung der Durchlässigkeit sind einerseits Lipide, andererseits Schleimstoffe beteiligt. So kann der Aal seine Hypotonie nicht aufrechterhalten, wenn die Schleimschicht seiner Haut mechanisch entfernt wird. Ähnliche Erscheinungen wurden an Krabben beobachtet. So konnten **B a u m b e r g e r** und **O l m s t e d t** 1928 nachweisen, daß *Pachygrapsus crassipes* während der Häutung poikilosmotisch wird und erst später die Hypotonie wieder herstellt. 3. Die Körpersäfte sind hypertönisch bei Süßwassertieren, die entweder über undurchlässige Oberflächen verfügen oder osmotisch eingedrungenes Wasser durch die Exkretionsorgane wieder entfernen. Außerhalb des Wassers lebensfähige Dauerstadien von Wassertieren verfügen über unterschiedliche Fähigkeit, der Austrocknung zu widerstehen. Solche mit unvollkommenem Verdunstungsschutz halten sich in der Regel in Räumen auf, deren Luft mit Wasserdampf gesättigt ist. Hier wären im Bodenschlamm austrocknender Gewässer ausdauernde Mollusken (Paludinen, Planorbiden und Erbsenmuscheln) sowie der in einem Schlammkokon die Trockenheit überdauernde *Dipnoer Protopterus aethiopicus* zu nennen. Über vollkommenen Verdunstungsschutz verfügen dagegen die Eier der Euphyllipoden (*Apus*, *Branchipus* usw.) und die des südamerikanischen Fisches *Cynolebias Belotti*. Ganz außerordentlich widerstandsfähig gegen Austrocknung erweisen sich die Dauerstadien der in zeitweise austrocknenden Moospolstern lebenden Kleintiere, unter denen sich ebenfalls Formen mit verschiedener Trockenresistenz finden (**B a r t o s**). Die erwähnte moosbewohnende Fauna setzt sich vorwiegend aus Thekamöben, bdelloiden Rädertieren, Nematoden und Tardigraden zusammen.

Unter den Feuchtlufttieren sind solche zu unterscheiden, die nur an dampfgesättigter Luft leben können und solche, die sich vorübergehend an trockener Luft aufhalten können, aber dort in Ruhezustände verfallen. Bei den ersteren, denen also ein Verdunstungsschutz vollständig fehlt, ist die absolute Größe von Bedeutung, da die Verdunstung ja an der Oberfläche erfolgt und diese bei großem Volumen relativ kleiner ist als bei geringem (bei einem kugelförmigen Körper nimmt das Volumen mit der 3. Potenz zu, die Oberfläche mit der 2. Potenz). Aus dem erwähnten Grunde vertrocknen Amphibien relativ langsamer als Regenwürmer und feuchthäutige (benetzbare) Insektenlarven (z. B. Fliegenmaden). Auch die dauernd im Boden lebenden Insekten (subterrane Käfer) und die Höhleninsekten sind hierher zu rechnen. Feuchtlufttiere, die die Zeiten mit trockener Luft überstehen können, verfügen über undurchlässige Abschnitte der Körperoberfläche, unter die die empfindlichen Körperteile zurückgezogen werden, oder über selbsthergestellte Gehäuse. Der erstere Fall ist bei den Landschnecken, den Kugelasseln (Armadillo), den Glomeriden und Phthiracariden verwirklicht. Die letztgenannten können das Propodosoma dicht an das Hysterosoma anlegen und ihre vier Beinpaare in das so entstehende ovale Gehäuse zurückziehen. Selbstgebaute, für Wasserdampf wenig durchlässige Gehäuse finden sich bei den Sackträgerraupen (Psychiden, Solenobien) und Blattkäferlarven (Clytrinen und Cryptocephalinen).

Während also die genannten Tiere mit Wasserdampf gesättigte Räume mit sich herumtragen, sind andere dazu gezwungen, sich immer wieder an solche zurückzuziehen. Beispielsweise können sich sehr viele bodenbewohnende Insektenlarven, Myriopoden, sowohl Chilopoden als Diplopoden, sowie Landasseln nur verhältnismäßig kurze Zeit der Verdunstungskraft der Atmosphäre aussetzen. Die Fähigkeit dazu hängt davon ab, welche Wasserreserven und welche osmotische Toleranz die betreffende Art besitzt, welche Wassermenge also verdunsten kann, ohne daß das Tier dadurch stark geschädigt wird (vgl. hierzu auch E d n e y 1954).

Die Mehrzahl der Trockenlufttiere, also jener Formen, die ihren Wasserhaushalt auch gegenüber der Verdunstungskraft trockener Luft aufrechterhalten können, ist auf die gelegentliche Zufuhr von flüssigem Wasser angewiesen. Ihre Ausdauer an trockener Luft hängt einerseits von der Wirksamkeit ihres Verdunstungsschutzes, andererseits von der Fähigkeit zur Vermeidung von Wasserverlusten durch Darm und Exkretionsorgane ab. Sind beide Einrichtungen unvollkommen entwickelt, so ist die absolute Körpergröße für den Wasserhaushalt bedeutungsvoll. Während

beispielsweise ein Rind, das zu den Wasserverschwendern gehört, sich dauernd trockener Luft aussetzen kann, müssen Insekten dieser Gruppe sich häufig in Räume mit wasserdampfgesättigter Luft zurückziehen (Grillen, Lethrus, Ohrwürmer und coprophage Lamellicornier), oder sie sind nur zu Zeiten höherer Luftfeuchtigkeit in Bewegung (Maulwurfsgrille, Junikäfer). Können die Wasserverluste durch Rückgewinnung von Wasser aus dem Darm in mäßigen Grenzen gehalten werden, so können sich auch kleine Arten der Sonne aussetzen, wie Laubheuschrecken (*Decticus*), Chrysomeliden, Coccinelliden, *Cantharis*, Meloë und *Zonabris*. Hierher gehören auch viele Pflanzensaftsauger, wie Wanzen und Zikaden, die, an ihrer Futterpflanze sitzend, der Austrocknung widerstehen können, von ihr entfernt aber schnell vertrocknen (besonders auffällig bei *Triecphora*!).

Bei Trockenlufttieren mit vollständigem Verdunstungsschutz spielt die Fähigkeit der gelegentlichen starken Wasserabgabe und dadurch Abkühlung durch Transpiration eine beträchtliche Rolle. Zu starker Wasserabgabe durch die Stigmen befähigte Tiere können sich lange der vollen Sonnenbestrahlung aussetzen, wie *Cicindela*, Rosenkäfer und Prachtkäfer. Diese Formen sind allgemein durch metallische Färbung gekennzeichnet. Fehlt dagegen die Fähigkeit zu starker Transpiration, handelt es sich somit um extreme Wassersparer, so sind die Tiere hitzeempfindlich und ziehen sich bei zu starker Erwärmung in Gesteinsspalten oder in den Sand zurück. Hierher gehören unter den Käfern viele steppen- und wüstenbewohnende Tenebrioniden (*Akis*, *Scaurus*, *Sepidium*, *Adesmia*, *Pimelia* usw.) und die Blattkäfer der Gattung *Timarcha* sowie Rüsselkäfer (z. B. *Otiorhynchus arachnoides* und die *Cleoninen*; außerdem wüstenbewohnende Laufkäfer (*Anthia*, *Mantichora*). Unter den Laubheuschrecken findet sich dieser Typus bei den plumpen *Callimenus*- und *Eugaster*arten.

Wie schon erwähnt, sind manche Trockenlufttiere unabhängig von der Zufuhr flüssigen Wassers. Sie gewinnen ihr Wasser durch Verbrennung organischer Stoffe und Entzug des Wassers aus „lufttrockenen“ Substanzen. Auch innerhalb dieser Gruppe ist die Fähigkeit, Wasser durch Transpiration abzugeben, ausschlaggebend für die Hitzeresistenz. Die Formen ohne starke Transpirationsfähigkeit gehören zu den extremsten Wassersparern und können an sehr trockenen aber nicht der Sonnenstrahlung ausgesetzten Orten leben. Sie weisen die höchsten bekannten Fettgehalte (bis 22%) auf. Hierher gehören: *Lepisma saccharina*, die Raupen der Wachs- und Kleidermotte, der Mehlwurm, die Larven von *Dermestes* und *Anthrenus* sowie *Ptiniden*, *Anobiiden* und der

schwarze Kornwurm (*Calandra*). Die zu starker Transpiration befähigten Formen sind trotz trockener Nahrung als Wasserverschwender zu bezeichnen, können sich aber Wasser jederzeit in der nötigen Menge beschaffen. Da sie nicht hitzeempfindlich sind, gehören sie zu den Bewohnern der heißesten und zugleich trockensten Gebiete und sind somit die eigentlichen Wüstentiere. Diesen Typus stellen die Feldheuschrecken dar, innerhalb derer sich die verschiedensten Abstufungen der Ausdauer in trockenen Gebieten finden, die aber noch in Gebieten ihr Leben ungestört abwickeln, wo praktisch alle anderen Tiere nur zu Zeiten geringerer Temperatur und größerer Luftfeuchtigkeit tätig sind.

Die nachfolgende Tabelle bringt die unterschiedenen Lebensformen, ohne Anspruch auf Vollständigkeit, in übersichtlicher Form. Die Tabelle ist nach Art einer dichotomischen Bestimmungstabelle angefertigt und wie eine solche zu benutzen.

1	Wassertiere	2
	Feuchtlufttiere	6
	Trockenlufttiere	8
2	dauernd im Wasser	3
	Ruhestadien auch außerhalb des Wassers lebensfähig	5
3	poikilosmotisch: wirbellose Meerestiere, mit Ausnahme der Arthropoden	
	homöosmotisch	4
4	Körperflüssigkeit isotonisch gegenüber dem Medium: marine Haie	
	Körperflüssigkeit hypotonisch gegenüber dem Medium: marine Knochenfische, marine Krebse	
	Körperflüssigkeit hypertonisch gegenüber dem Medium: Süßwassertiere	
5	mit unvollkommenem Verdunstungsschutz Pisidien, Paludinen, Planorbiden	
	mit vollkommenem Verdunstungsschutz: Eier von Euphyllipoden und von Cynolebias, Zysten der „Moosfauna“	
6	ohne Verdunstungsschutz	7
	mit Verdunstungsschutz: Armadillidien, Phthiracariden, Glomeriden, Sackträgerraupen, Clythrinen und Cryptocephalinenlarven, Landschnecken	
7	Wasserverluste infolge der Körpergröße relativ gering: Amphibien	
	Wasserverluste infolge geringer Körpergröße beträchtlich: Regenwürmer, endophage und bodenbewohnende Insekten und ihre Larven, Höhleninsekten, Myriopoden, Landisopoden	

- 8 auf gelegentliche Zufuhr flüssigen Wassers angewiesen 9
 von der Zufuhr flüssigen Wassers unabhängig 15
- 9 mit unvollkommenem Verdunstungsschutz 10
 mit vollkommenem Verdunstungsschutz 13
- 10 ohne Einrichtungen zur Rückgewinnung von Wasser 11
 mit Einrichtungen zur Rückgewinnung von Wasser 12
- 11 Wasserverluste infolge der Körpergröße gering: Rinder,
 Schweine
 Wasserverluste infolge geringer Körpergröße beträchtlich:
 Gryllotalpa, Gryllus, Forficula, koprophage Lamellicornier
 Lethrus, Melolonthinen
- 12 mit an den Enddarm angelegten malphigischen Gefäßen:
 Locustiden (Decticus), Chrysomeliden (Melasoma), Coc-
 cinella, Cantharis, Meloiden (Meloë, Zonabris)
 mit Analdrüsen (Pflanzensaftsauger): Lygaeus saxatilis,
 Pyrrhocoris apterus, Cicada plebeja, Triecphora
- 13 ohne starke Transpirationsfähigkeit (hitzeempfindlich) 14
 mit starker Transpirationsfähigkeit (nicht hitzeempfind-
 lich): Cicindela, Cetoninen, Buprestiden (Chalcophora,
 Dicerca, Julodis, Sternocera)
- 14 mit an den Enddarm angelegten malphigischen Gefäßen:
 Tenebrioniden (Adesmia, Pimelia, Akis usw.), Timarcha,
 Curculioniden (Otiorynchus arachnoides, Cleoninen), Lo-
 custiden (Callimenes, Eugaster)
 mit Analdrüsen: Carabiden (Mantichora, Anthia, Graphi-
 pterus)
- 15 ohne starke Transpirationsfähigkeit (hitzeempfindlich):
 Wüstenmäuse (z. B. Dipodomys). Insekten: Thermobia
 domestica Lepisma saccharina, Raupen von Galleria mello-
 nella und Kleidermotte, Mehlwurm, Larven von Dermestes
 und Anthrenus, Niptus, Ptinus, Anobium, Calandra
 mit starker Transpirationsfähigkeit: Acridiiden.

Literaturverzeichnis.

- B a b c o c k, 1912: Exp. Station Wisconsin Res. Bull., 1912, S. 181.
- B a r t o š, E., 1942: Beiträge zur Kenntnis der Bdelloiden (Rotatorien). II. Die Zystenbildung bei Mniobia tetraodon. Ehrbg. Zool. Anz., 138, 235—243.
- B a u m b e r g e r, J. P. und O l m s t e d, J. M. D., 1928: Changes in the osmotic pressure and water content of crabs during the molt cycle. Physiol. Zool., 1, 531.
- B e r g o l d, G., 1935: Die Ausbildung der Stigmen bei Coleopteren verschiedener Biotope. Z. Morph. Ökol. Tiere, 29, H. 4, 511—526.
- B o d i n e, J. H., 1923: Physiological Changes during Hibernation in Certain Orthoptera. J. Exptl. Zool., 37, 457—476.

- Bro-Larsen, E., 1942: The Influence of Humidity on Life and Development of Insects. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren., 107, 127—184.
- Buddenbrock, W. v., 1947: Einige Bemerkungen zum Wasserhaushalt der Wassertiere. *Experientia*, III/2, 52—69.
- Buxton, P. A., 1932: *Terrestrial Insects and the Humidity of the environment*. Biol. Rev. Cambridge, 7, 275.
- Chew, R. M., 1951: The Water Exchanges of some Mammals. *Ecol. Monogr.*, 21, 215—225.
- Davies, M. and Maldwyn, 1928: The effect of variation in relative humidity on certain species of *Collembola*. *British J. exp. Biol.*, 6.
- Eder, R., 1940: Die kutikuläre Transpiration der Insekten und ihre Abhängigkeit vom Aufbau des Integumentes. *Zool. Jb. (Allgem. Zool. u. Physiol.)*, 60, H. 2, 203—240.
- Edney, E. B., 1954: Woodlice and the Land habitat. *Biological Reviews*, 29, Nr. 2, 185—219.
- Freisling, J., 1948: Studien zur Biologie und Physiologie der Wechselkröte (*Bufo viridis* Laur.). *Österr. Zool. Z.*, 1, 383—430.
- Friedel, H., 1928: Ökologische und physiologische Untersuchungen an *Scutigera immaculata*. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 10, 738—797.
- Gislen, T., 1947: Conquering terra firma. The transition from water to land-life. *Kungl. Fysiografiska sällskapet i Lund Förhandl.*, 17, Nr. 21, 20 S.
- Griswold, G. H. and Crowell, M. F., 1936: The Effect of Humidity on the Development of the Webbing Clothes Moth (*Tineola bisselliella* Hum.) *Ecology*, 17, 241—250.
- Gunn, D. L. and Pielou, D. P., 1940: The Humidity Behavior of the Mealworm Beetle, *Tenebrio molitor* L. III. The Mechanism of the Reaction. *J. Exper. Biol.*, 17, 307—317.
- Hall, F. G., 1922: The vital limit of exsiccation of certain animals. *Biol. Bull.*, 42, 31—57.
- Headlee, Th. J., 1917: Some Facts Relative to the Influence of Atmospheric Humidity on Insect Metabolism. *J. Econ. Ent.*, 10, 31—38.
- Hochrainer, H., 1942: Der Wassergehalt der Insekten und die Faktoren, die denselben bestimmen. *Zool. Jb. (Allg. Zool. u. Physiol.)*, 60, 387—436.
- Howell, A. B. and Gersh, I., 1935: Conservation of water by the rodent *Dipodomys*. *J. Mammalogy*, 16, nr. 1, 1.
- Hundertmark, A., 1925: Über das Luftfeuchtigkeitsunterscheidungsvermögen und die Lebensdauer der 3 in Deutschland vorkommenden Rassen von *Anopheles maculipennis* (*atroparvus*, *messeae*, *typicus*) bei verschiedenen Luftfeuchtigkeitsgraden. *Z. angew. Ent.*, 25, 125—141.
- Husain, M. A. and Taskhir, A., 1936: Studies on *Schistocerca gregaria* Forsk. III. Why Locusts eat wool. A study in the Hydromania of *Schistocerca gregaria*. *Indian J. Agric. Sci.*, 61, 188.
- Jakovlew, V. und Krüger, F., 1953: Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie der Transpiration der Orthopteren. *Zool. Jb. (Physiol.)*, 64, H. 3, 392—428.
- Jettmar, H. M., 1951: Über die Resistenz der aquatischen Entwicklungsformen der Stechmücken gegen Trocknung. *Arch. Hygiene Bakteriologie*, 134, H. 1, 11—26.
- Koidsumi, K., 1934: Experimentelle Studien über die Transpiration und den Wärmehaushalt der Insekten. *Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Entomology*, 3, 12.

- Koidsumi, K. and Makino, K., 1953: On the Mechanism of Water Absorption in Hibernating Larvae of the Rice-Stem Borer, *Chilo simplex* Butler in Spring. (J. Appl. Zool. Japan). 18. Nos 1/2, 6 S.
- Kollmannsperger, F., 1934: Die Ologochaeten des Bellinchengebietes, eine ökologische, ethologische und tiergeographische Untersuchung. Dissertation, Berlin. 114 S.
- Kühnelt, W., 1936: Der Einfluß des Klimas auf den Wasserhaushalt der Tiere. Bioklimatische Beibl., 1, 11—15.
- 1939: Beiträge zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Insekten. Ber. d. VII. Intern. Kongreß Entomologie, Berlin 1938.
- Künkel, K., 1916: Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg.
- Marcus, B. A., 1930: Untersuchungen über die Malpighischen Gefäße bei Käfern. Z. Morph. Ökol. Tiere, 19, 609.
- Mellanby, K., 1936: The evaporation of water from insects. Biol. rev. Cambridge philos. soc., 10.
- Miller, M. A., 1938: Comparative ecological studies on the terrestrial isopod crustacea of the San Francisco Bay region. University of California publications in Zoology, 43, No. 7, 113—142.
- Miyazaki, J. and Koidsumi, K., 1952: The Role of Epicuticular Lipid in the Water Economy of a Rice-stem Borer During the Hibernation Period. Annotationes Zoologicae Japonenses, 25, No. 3, 388—393.
- Nemenz, H., 1945: Über den Wasserhaushalt einiger Spinnen. mit besonderer Berücksichtigung der Transpiration. Österr. Zool. Z., 5, H. 1/2, 123—158.
- Palmén, E. und Suomalainen, H., 1945: Experimentelle Untersuchungen über die Transpiration bei einigen Arthropoden. insbesondere Käfern. Ann. Zool. Soc. Zool. Botan. Fenn. Vanamo., 11, No. 2, 52 S.
- Parnas, J. K., 1926: Allgemeines und Vergleichendes des Wasserhaushaltes. In: Bethe, Bergmann, Embden, Ellinger, Handb. d. norm. u. pathol. Physiol., 17, 138. Correlationen 3.
- Payne, N., 1926: Absolute Humidity as a Factor in Insect Cold Hardiness, with Note on the Effect of Nutrition on Cold Hardiness. Ann. Ent. Soc. America, 22, 601—620.
- Perttunen, V., 1953: Reactions of Diplopods to the relative humidity of the air. Ann. Zool. Soc. Zool. Botan. Fenn. Vanamo., 16, No. 1, 69 S.
- Pusswald, A. W., 1948: Beiträge zum Wasserhaushalt der Pulmonaten. Z. vergl. Physiol., 31, 227—248.
- Rouschal, W., 1940: Osmotische Werte wirbelloser Landtiere und ihre ökologische Bedeutung. Z. wiss. Zool., 153, 196—218.
- Schaller, F., 1949: Osmoregulation und Wasserhaushalt der Larve von *Corethra plumicornis*. mit besonderer Berücksichtigung der Vorgänge am Darmkanal. Z. vergl. Physiol., 31, 684—695.
- Schindler, J., 1950: Reservestoffe und Exkretspeicherung bei Bodentieren unter besonderer Berücksichtigung der Harnsäureverbindungen. Österr. Zool. Z., 2, 517—567.
- Stammer, H. J., 1934: Bau und Bedeutung der Malpighischen Gefäße der Coleopteren. Z. Morph. Ökol. Tiere, 29, 196.
- Steiner, A., 1930: Die Temperaturregelung im Nest der Feldwespe (*Polistes gallica* v. *biglumis*). Z. vergl. Physiol. 11, 461—502.
- Widman, E., 1935: Osmoregulation bei einheimischen Wasser- und Feuchtluft-Crustaceen. Z. wiss. Zool., 147, 132—169.
- Wigglesworth, V. B., 1942: The Principles of insect physiology. 434 S. Methuen, London.
- Witt, F., 1932: Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Größe der Atemöffnung bei Landpulmonaten. Z. vergl. Physiol., 18, 116.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1955

Band/Volume: [164](#)

Autor(en)/Author(s): Kühnelt Wilhelm

Artikel/Article: [Typen des Wasserhaushaltes der Tiere. 49-64](#)