

Aus dem II. Zoologischen Institut der Universität Wien
(Vorstand Prof. Dr. W. Kühnelt)

Atmung und Herzschlag einiger Landpulmonaten in Abhängigkeit von der Sauerstoffversorgung

Von OTTO PICHER

Mit 11 Abbildungen und 2 Tabellen

(Vorgelegt in der Sitzung der Math.-nat. Klasse am 7. Oktober 1971 durch das
w. M. Wilhelm Kühnelt)

Einleitung

GASPARD (1823) beschrieb schon recht eingehend das äußere Erscheinungsbild des Winterschlafes bei *Helix pomatia*. Er vermutete, daß winterschlafende Tiere nicht atmen, da er hinter den Verschlößmechanismen mit Hilfe eines glimmenden Holzspanes „normale“ Sauerstoffkonzentration nachwies.

1896 griff DUBOIS das interessante Thema der Winterruhe wieder auf. In dem Artikel „Sur le sommeil hivernal chez les Invertèbres“ schreibt er, daß der Winterschlaf sowohl der Invertebraten als auch der Vertebraten auf die Anhäufung des CO_2 in dem Tiere zurückzuführen sei und es sich hier um eine Auto-narkose mit CO_2 handle.

Die Frage, ob das Zurückhalten des CO_2 aktiv durch Regulation zustandegebracht wird oder ob nur die Impermeabilität des Epiphragmas und der Kalkschale (bei GASPARD 1823 beschrieben) ein Ansammeln der Kohlensäure im Organismus bewirkt, war eine der Fragestellungen bei SCHUURMANS-STEKHOVEN (1922). Es stellte sich eine merkliche Intensivierung der Atmung nach Öffnen des Epiphragmas des Versuchstieres ein (siehe auch WEISCHER 1965, KILIAS 1960). Diese Ergebnisse und der Umstand, daß wohl Permeabilitätsbestimmungen des Epiphragmas gegenüber Luftfeuchtigkeit durchgeführt worden sind (MACHIN 1968),

aber nicht für verschiedene Gase, ließen es als sinnvoll erscheinen, die Gaspermeabilität des Epiphragmas zu untersuchen (Kapitel I).

Untersuchungen der Gaszusammensetzung unter dem Kalkdeckel und den Trockenhäuten sollten Aufschluß darüber geben, ob und in welchem Maße sich das Verhältnis von CO_2 und O_2 im Laufe des Winter- bzw. Trockenschlafes verschiebt. Im Anschluß daran sollte festgestellt werden, inwieweit Atmung und Kreislauf von *Helix pomatia*, *Helix aspersa* und *Macularia vermiculata* vom Partialdruck des Sauerstoffes abhängig sind.

Dazu mußte der Sauerstoffverbrauch der Versuchstiere pro Gewichtseinheit (QO_2) festgestellt werden. QO_2 -Bestimmungen in Abhängigkeit von der Temperatur wurden schon von mehreren Autoren durchgeführt (VERNON 1897, BLAZKA 1955, PRECHT und Mitarbeiter 1955, NOPP 1964 u. a.). Daher war es relativ einfach, mit ähnlicher Versuchsanordnung zu arbeiten. Es mußte lediglich eine andere Größe (Sauerstoffpartialdruck) variabel sein (Kapitel II a).

Mehrere Autoren, u. a. RIPPLINGER (1963), SCHWARZKOPF (1954) und MENG (1960), stellten fest, daß ein gewisser Zusammenhang zwischen der äußeren Atmung und der Herztätigkeit besteht. Inwieweit nun die Herzschlagrate durch die Zusammensetzung der Atmungsluft beeinflußt wird, soll im Kapitel II b untersucht werden, da die Herztätigkeit ohne Zweifel in einer bestimmten Beziehung zur Stoffwechselaktivität des ganzen Tieres steht.

Herrn Prof. Dr. W. KÜHNELT möchte ich für die Stellung des Themas, die Überlassung des Arbeitsplatzes, für einen Teil des Tiermaterials sowie für seine stete Förderung herzlichst danken. Ebenso danke ich Herrn Dr. H. NOPP für Anregungen und stete Hilfsbereitschaft. Ferner allen, die mich bei der Materialbeschaffung unterstützt haben.

Material und Methode

Eingedeckelte Exemplare von *Helix pomatia* wurden aus einer Schneckenfarm in Sieghartskirchen (NÖ) von Dr. NAWRATIL bezogen; *Macularia vermiculata* und *Helix aspersa* aus Istrien (Piran) und Dubrovnik. Über die Herkunft der für die Versuche verwendeten Schnecken gibt die Tabelle 1 Auskunft.

Die Haltung der Tiere unterschied sich kaum von der bei NOPP (1964) beschriebenen. Die großen Tongefäße wurden im Vorraum des Aquarienganges des II. Zoologischen Institutes in Wien aufgestellt. Die Tages- und Nachtlänge wurde weitgehend der Jahreszeit entsprechend variiert und durch eine elektrische Schaltuhr gesteuert. Die Beleuchtung, welche gleichzeitig auch

als Heizung diente, erfolgte mit einer Glühbirne mit 60 Watt Leistung je Schneckenbehälter. Die Entfernung der Glühbirne vom oberen Rand des Tontopfes betrug 10—20 cm, die Temperatur in den Behältern $+16^{\circ}\text{C}$ (bei Nacht) bis $+28^{\circ}\text{C}$ (bei Tag).

Nach dem Abschalten des Lichtes wurde kurz gesprüht, um den nächtlichen Taufall nachzuahmen. Während mehrtägiger Feucht- und Freßperioden wurde die Beleuchtung bereits am Tag abgeschaltet und mehrmals täglich gesprüht.

Tabelle 1. Herkunft der Versuchstiere.

Helix pomatia

November 1967	Schneckenfarm bei Sieghartskirchen
Jänner 1968	Klosterneuburg, Nußdorf
Mai 1968	Hadersdorf, Untertullnerbach
Juli 1968	Donauauen, Lobau
August 1968	St. Nikolai im Sölketal, Steiermark
September 1968	Praterauen
Jänner 1969	Kahlenbergstraße

Helix aspersa und *Macularia vermiculata*

September 1967	Istrien (Piran)
August 1969	Blanes (Spanien, Costa Brava)

Wie auch bei NOPP (1964) angeführt, möchte ich ausdrücklich darauf hinweisen, daß Temperaturschwankungen von großer Wichtigkeit sind. So wurde z. B. an allen Versuchstieren beobachtet, daß die Freßfreudigkeit nach einem kürzeren Aufenthalt (12—48 Stunden) im Kaltraum (bei $+10^{\circ}\text{C}$) und anschließendem Halten bei $+18$ bis $+28^{\circ}\text{C}$ entschieden anstieg.

Bei *Helix aspersa* und *Macularia vermiculata* war die Haltung ausgesprochen einfach. Hier konnten auch Paarungen beobachtet werden, und es gelang recht gut, die Jungschnecken großzuziehen.

Für die Bestimmung der Luftzusammensetzung unter dem Epiphragma und den Trockenhäuten wurde nach der „mikro-gasanalytischen“ Methode von SCHOLANDER (1955) vorgegangen.

Zum Aufbohren des Epiphragmas oder der Schale diente ein dreiseitig spitz zugeschliffener Nagel. Dieser „Bohrer“ wurde mit leichtem Druck und sehr langsamer Drehbewegung um seine Längsachse auf die Schale aufgesetzt. Knapp vor dem Durchbrechen der Schale wurde der Nagel mit einer Injektionsnadel vertauscht und die Nadel nun ca. 1 cm weit in das Gehäuse hineingeführt und 0,1 bis 0,3 ml Luft entnommen. Jede dieser Gasproben reichte für fünf bis zehn Gasanalysen, von welchen dann der Mittelwert und die Streuung berechnet werden konnte. Nach

der Luftentnahme aus der Schneckenschale wurde das Loch mit Paraffin verschlossen.

Anschließend an die Gasanalysen wurde das Hauptaugenmerk darauf gewendet, ein Maß für die Gasdurchlässigkeit des Epiphragmas und der Trockenhäute zu finden. Eine einfache Versuchsanordnung (Abb. 1) machte Messungen dieser Art mög-

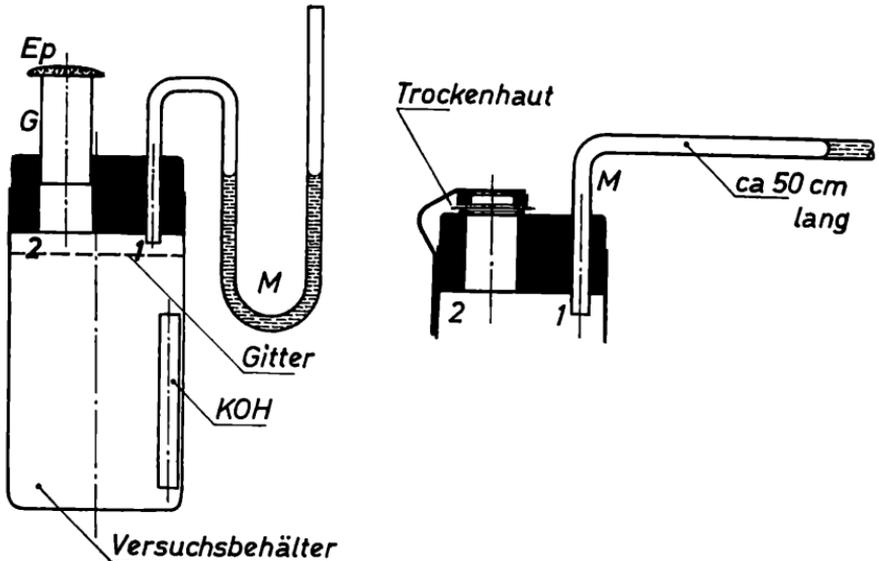


Abb. 1. Versuchsanordnung zur Überprüfung der Diffusionsgeschwindigkeit durch isolierte Epiphragmen und Trockenhäute.

lich. Sie besteht aus einem Glasgefäß, dessen weite Öffnung durch einen Stoppel mit zwei Bohrungen und dessen engere Öffnung (e) durch einen Stoppel mit einer Bohrung verschlossen ist. In Bohrung 1 steckt eine Glasröhre (M), die mit ihrer Manometerflüssigkeit zum Druckausgleich dient; in Bohrung 2 sitzt eine breite Glasröhre (G), an deren oberem Ende ein frisch von der Schnecke abgenommenes Epiphragma (Ep) luftdicht befestigt ist. Der Gummistoppel in (e) wurde bei Entnahme von Gasproben mit einer feinen Injektionsnadel durchstoßen.

Die Trockenhäute von *Helix aspersa*, *Helix pomatia* und *Macularia vermiculata* wurden direkt auf die Öffnung im Gummistoppel aufgelegt. Dabei wurden die Ränder mit Silikonfett bestrichen und mit Hilfe eines Gummiringes angepreßt.

Zur Kontrolle, ob der Luftaustausch durch die Verschlußmembranen ausreicht, ein aktives Tier mit Frischluft zu versorgen, wurde das in Abb. 2 dargestellte Versuchsgefäß entworfen. Dieses Gefäß wird entweder mit einem Epiphragma oder mit einer frischen Trockenhaut versehen — wie bereits in Abb. 1 gezeigt. Das Manometerrohr (M) ist aus einem dünnen Glasrohr doppelt U-förmig gebogen, so daß es möglich ist, auch geringere Druckschwankungen abzulesen. Die Druckänderung ergibt sich, wenn der Sauerstoffverbrauch des Versuchstieres größer ist als

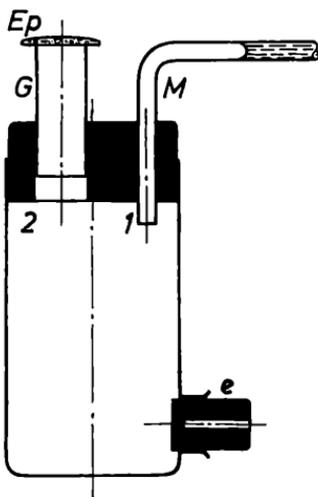


Abb. 2. Gefäß zum Vergleich der diffundierten mit der zum Atmen benötigten Gasmenge.

die Diffusion durch die zu überprüfenden Trockenhäute und Kalkdeckel. Außerdem wurde das entstehende CO_2 in Kalilauge absorbiert. Ein unter dem Stoppel eingezogenes Gitter (Gi) verhinderte, daß die herumkriechende Weinbergschnecke mit ihrem Fuß eine Bohrung des Stoppels durch Daraufsetzen verschließt.

Die temperaturabhängige Volumsänderung des Gases wurde durch Einhängen des Meßgerätes in ein temperaturkonstantes Wasserbad ausgeschaltet.

Bei der volumetrischen Bestimmung des O_2 -Verbrauches wurden Plexiglas-Respirometer (beschrieben bei SCHOLANDER und Mitarbeiter 1952) verwendet.

Als Körpergewicht wurde der Weichkörper mit Schale angenommen, da es sich bei diesen Messungen hauptsächlich um

den Vergleich derselben Tiere unter veränderten Umweltsbedingungen handelt und ein Bezug auf das Weichkörpergewicht ohne Schale daher nicht notwendig ist. Es wurden annähernd gleich schwere Tiere verwendet, da bekannt ist, daß der O_2 -Verbrauch der Pulmonaten eine ausgeprägte Größenabhängigkeit erkennen läßt (LIEBSCH 1929, SCHWARZKOPF und WESEMEIER 1959, WESEMEIER 1960).

Für die O_2 -Messung war es notwendig, die Tiere in einem einigermaßen stabilen Zustand zu belassen. Bei den meisten Versuchen wurden daher trockenschlafende Exemplare verwendet.

In der ca. 14tägigen Vorbereitungszeit wurden die aktiven Versuchstiere in engen Glasröhren im Thermostat bei $20^\circ C$ belassen. Nach dieser Zeit hatten ca. 85% der Tiere eine feste Trockenhaut ausgebildet und wurden in ihren luftdurchlässigen Glasbehältern in die Respirometer eingesetzt. In der Regel genügte gewöhnliches Leitungswasser als Kühlung. Waren niedrigere Temperaturen notwendig, fand ein Kryomat (TK 30 D, Fa. Lauda) Verwendung (Kühlflüssigkeit: Alkohol-Wassergemisch).

Mit den Ablesungen wurde in den meisten Fällen erst nach 3—4 Stunden begonnen. Es stellte sich aber heraus, daß die Temperaturangleichung der Meßkolben und der Tiere schon wesentlich früher, spätestens 1—2 Stunden nach einer Temperaturänderung, vor sich ging.

Die Messungen erstreckten sich meist über 3 bis 5 Stunden, wobei die Einzelablesungen alle 30 Minuten vorgenommen wurden. Die Ergebnisse wurden als Punkte auf Millimeterpapier eingetragen, ihre Verbindungslinie bildete in der Regel eine Gerade.

Auskriechende Tiere und solche, die ihren Fuß am Glas festgesetzt hatten, wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt. Vor und während des Auskriechens steigt der O_2 -Verbrauch stark an (KIRCHBERGER 1953), dies bedeutet einen Knick in der Kurve. Daß solche Werte nicht mit den Trockenschlafwerten vergleichbar sind, ist klar.

Zur Herstellung der verschiedenen benötigten Gasgemische wurde ein Glasgasometer verwendet (Abb. 3). Dieser besteht aus zwei übereinander angeordneten Glasflaschen A und B. In der Grundstellung ist Flasche B mit Wasser gefüllt. Durch das Rohr 1 wird das gewünschte Gas eingefüllt, wodurch das Wasser von B durch die Rohrverbindung 2 in die Flasche A gepreßt wird. Die hier verdrängte Luft kann durch 3 ausströmen. Sollte der Gasdruck in B, durch unrichtige Handhabung oder plötzliche Erwärmung, schnell steigen, so besteht für das komprimierte Gas die Möglichkeit, durch das Hg-gefüllte Manometer 4 zu entweichen.

Ein Gummischlauch, der an 1 angeschlossen wurde und an dem freien Ende mit einem dünnen, ca. 14 cm langen Glasrohr versehen war, diente dazu, das Gasgemisch in die Respirometer zu bringen. Das durch die Öffnung für den Kompensationsstab in das Versuchsgefäß eingeführte Glasrohr verblieb so lange im Versuchsgefäß, bis ungefähr das 3—4fache Volumen seines Rauminhaltes durchgeströmt war.

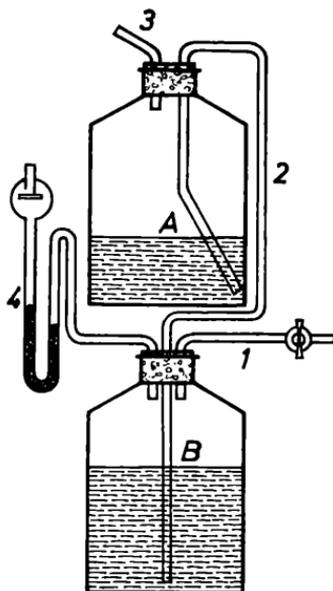


Abb. 3. Gasometer zur Herstellung der benötigten Gasgemische.

Um eine ungewollte und störende Temperaturschwankung durch das Einströmen des Gases zu vermeiden, wurde das Gasgemisch zwischen dem Hahn 1 und dem Respirometer durch ein mehrfach gewundenes Kupferrohr geleitet, welches in das Respirometer-Wasserbad eintauchte. Dadurch, daß außerdem die Durchströmgeschwindigkeit des Gemisches sehr niedrig gehalten wurde, war ein vollständiger Temperatureausgleich gewährleistet.

Für *Helix pomatia* mußten andere Respirationsgefäße verwendet werden. Es handelt sich dabei um zylindrische Glasbehälter in der Art, wie einer in Abb. 2 dargestellt ist. Als Verschluss wurde jedoch ein Gummistoppel mit nur einer Bohrung verwendet; mit dieser Bohrung wurde das Respirationsgefäß an ein SCHOLANDER-Respirometer gesteckt.

Zur Bestimmung der Herzschlagrate fand ein aus Plexiglas hergestellter Beobachtungsbehälter Verwendung (Abb. 4). Die Beobachtungskammer A ist mit einem gut durchsichtigen Schraubdeckel versehen. Die Bohrungen 1 dienen zum Durchströmen der Kammer (A) mit bestimmten Gasgemischen. In 2 wird ein Widerstandsthermometer zur Kontrolle der Temperatur eingeführt.

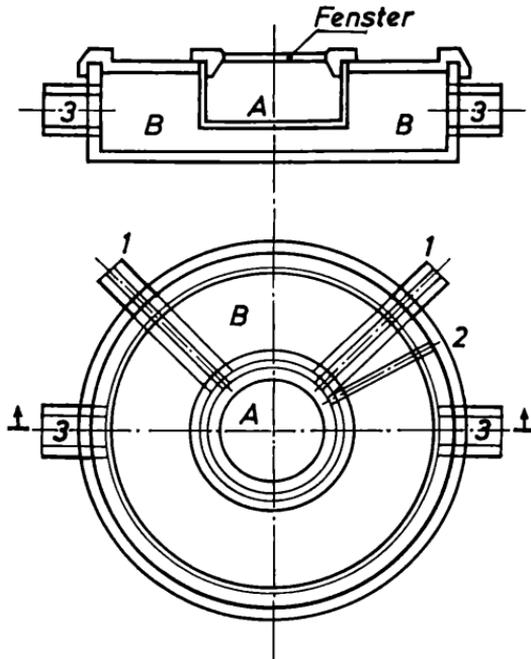


Abb. 4. Beobachtungsbehälter zur Untersuchung der Herzschlagrate unter bekannten Bedingungen (Gaszusammensetzung und Temperatur).

Der Behälter B enthält das Wasserbad, das zur Konstanthaltung der Kammertemperatur dient. Versorgt wird jenes durch die Anschlüsse 3. Von hier führen Schläuche zum Kryomat.

Als Versuchstiere dienten junge Exemplare von *Helix aspersa* und *Macularia vermiculata* aus einer Zucht. Ihre Größe schwankte zwischen 10 und 20 mm, da in dieser Größenordnung die Schalen noch so durchsichtig sind, daß die Herztätigkeit ohne besondere Mühe beobachtet werden konnte.

Vor Versuchsbeginn wurden die kleineren Tiere in Röhren von ca. 3 cm Länge und 1 cm Radius gegeben und nach Verschließen des Gefäßes mit einem durchlochtem Kork bei konstanter Temperatur stehen gelassen, bis sie Aufhängehäute gebildet hatten. War dies geschehen, so wurde die Phiole in die Beobachtungskammer eingesetzt, und zwar so, daß die Gehäuseöffnung zum Beobachter gerichtet war. Für eine konstante Lufttrockenheit sorgte ein kleiner Behälter mit Ca-Chlorid.

Nach 1 bis 6 Stunden konnte mit den Messungen begonnen werden. Zu diesem Zweck fand ein Stereomikroskop Verwendung, auf dessen Objektstisch die Temperaturkammer Platz findet. Die Punktlampe, die über den Spiegel das Objekt von unten beleuchtet, wird zwischen den Messungen an demselben Tier nicht abgeschaltet, damit neben der Temperatur auch die Beleuchtungsstärke während des Versuches konstant bleibt. Dabei wurde mit einer Stoppuhr die Zeit für je 10 Herzschläge gemessen. Dies wurde zehnmal hintereinander wiederholt, dadurch konnte ein repräsentativer Mittelwert gefunden werden. Durch einfache Umrechnung ergab sich die Herzschlagrate pro Minute. Wo es nicht gelang, den Herzschlag und das Öffnen der Atemöffnung gleichzeitig zu beobachten, wurden diese Beobachtungen abwechselnd durchgeführt.

Bei Verwendung einer anderen Gaszusammensetzung als die der Atmosphäre, wurde das Gemisch im Gasometer zusammengestellt und von hier durch die Kammer geleitet. Nach Durchfluß des 3- bis 5fachen Kammervolumens konnte die Durchströmgeschwindigkeit stark gedrosselt werden, so daß die Kapazität des Gasometers ausreichte, die Beobachtungen über mehrere Stunden auszudehnen.

Ergebnisse

Ia) Gasanalysen des Luftraumes unter dem Epiphragma winterschlafender Exemplare von *Helix pomatia*.

Die Untersuchungen wurden nicht nur an Freiland Schnecken durchgeführt, sondern größtenteils an Tieren aus der Schneckenfarm in Sieghartskirchen. Die Tabelle 2 zeigt recht deutlich, daß

Tabelle 2. Sauerstoffgehalt der Luft hinter den Verschlößmechanismen von *Helix pomatia*. n = 5 bis 10; %O₂ angegeben als X ± S.

Außenluft	19,1 ± 0,9%
direkt unter Epiphragma	18,8 ± 1,1%
unter erster Trockenhaut	19,4 ± 0,6%
unter zweiter Trockenhaut	18,7 ± 2,3%

die Gaszusammensetzung sowohl direkt unter dem Epiphragma als auch hinter der zweiten und dritten Trockenhaut unter dem Deckel keine meßbaren Unterschiede gegenüber der Zusammensetzung der umgebenden Atmosphäre aufweist.

Für eine Untersuchung und statistische Auswertung der Analysen unter der 3. und 4. Trockenhaut fand ich zu wenige Exemplare mit gleichmäßig angeordneten Lufträumen; aber die Einzelmessungen zeigen auch hier fast gleiche Werte.

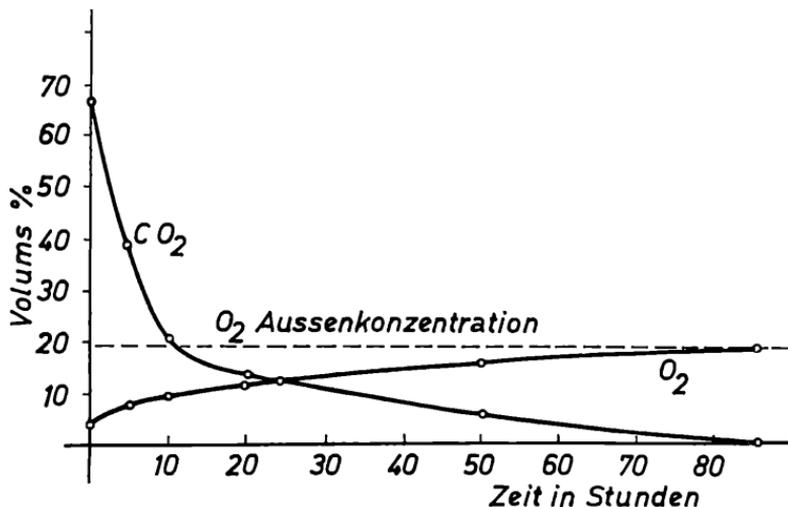


Abb. 5. Konzentrationsausgleich durch ein isoliertes Epiphragma; die aktive Fläche betrug 7,8 mm².

b) Messungen an trockenschlafenden *Macularia vermiculata*,

Bei *Helix aspersa* und *Macularia vermiculata* mußte ich die Ausbildung schöner Trockenhäute durch einen längeren Trocken-schlaf herbeiführen. Nach einer Trockenperiode von ein bis drei Wochen bilden die Tiere recht derb aussehende und stark inkrustierte Trockenhäute aus. Die Anzahl der Häute beträgt meist nicht mehr als zwei. Bei der Auswertung wurden die Lufträume nicht mehr gesondert betrachtet; es stellte sich heraus, daß die Ergebnisse nicht von den in Tabelle 2 angeführten abwichen. Ebendasselbe Ergebnis zeigten Messungen der Gaszusammensetzung unter den Verschlussmechanismen von *Helix aspersa*.

c) Messungen der Diffusionsgeschwindigkeit von O₂ und CO₂ durch das isolierte Epiphragma von *Helix pomatia*.

Für die Untersuchungen wurden die Kalkdeckel von den anklebenden Häuten befreit. Die gasdichte Befestigung des Epiphragmas auf die in Abb. 2 beschriebene Apparatur erfolgte teils mit Silikonfett, teils mit Uhu-plus. Bei den späteren Untersuchungen wurde mehr der Klebstoff verwendet, da auf diese Weise nach Versuchsende die aktive Fläche wesentlich besser vermessen werden konnte. Die Abb. 5 gibt Aufschluß über den Verlauf der Diffusion und des Konzentrationsausgleiches.

Diese Untersuchung wurde mit verschiedenen Ausgangskonzentrationen (z. B. 67,4% CO₂ und 5,1% O₂; 24,2% CO₂ und

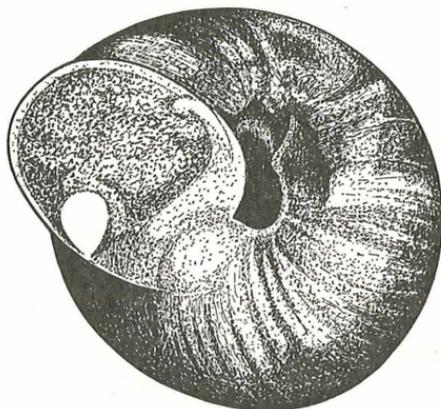


Abb. 6. *Codringtonia codringtonii intusplicata* vom Chelmos (Peloponnes, Griechenland) mit deutlich sichtbarem Kalkfleck.

17,5% O₂. .) durchgeführt. Im allgemeinen kann gesagt werden, daß in jedem Fall in 5 bis 6 Stunden das Konzentrationsgefälle um die Hälfte kleiner wurde. Daß der Gasaustausch nur über das Epiphragma erfolgen konnte, wurde durch Bestreichen dieses mit Silikonfett bewiesen, worauf jegliche Diffusion unterblieb (s. a. KILIAS 1960).

d) Messungen der Diffusionsgeschwindigkeit durch isolierte Trockenhäute von *Helix aspersa* und *Macularia vermiculata*.

Die Untersuchungen wurden an zwei Gruppen (A und B) durchgeführt, weil es herauszufinden galt, in welchem Maß der „Kalkfleck“, Abb. 6, in der Membran für den Gasaustausch von Bedeutung ist. Bei Serie A war das mit Kalk stark inkrustierte Feld in die zu messende Fläche mit einbezogen, bei Serie B wurde nur der Teil ohne Kalkeinlagerung gemessen. Die Untersuchung gestaltete sich hier einigermaßen schwierig, da die Häute recht

brüchig sind. In der Serie B (s. u.) wurde das Meßergebnis durch auftretende Sprünge und Risse oft verfälscht.

1. Serie A: Zu Beginn und am Ende der Versuche wurden die Häute immer mit Stereomikroskop oder Lupe auf eventuelle Risse untersucht. Meist erwies sich nur ein kleiner Teil als fehlerfrei. Die intakten Membranen zeigten untereinander in den Meßergebnissen nur sehr geringe Unterschiede (Abb. 7). Auch unterschieden sich die Meßergebnisse der Trockenhäute von *Helix pomatia* nicht von denen der anderen Arten.

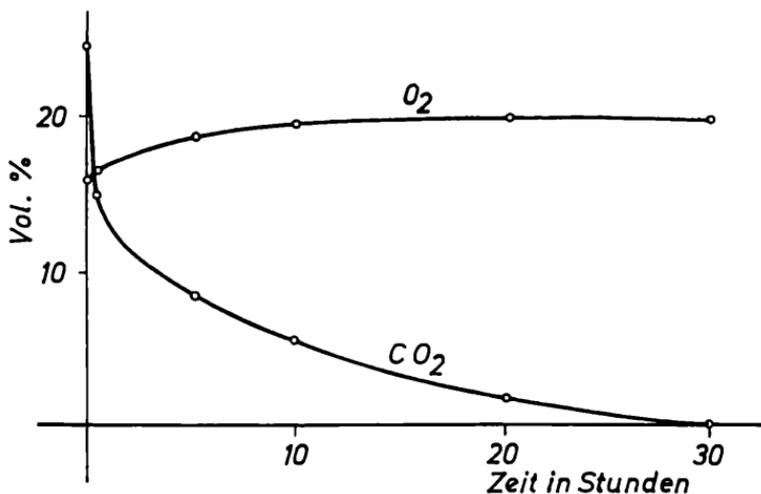


Abb. 7. Konzentrationsausgleich durch eine isolierte Trockenhaut von *Helix aspersa* mit eingeschlossenem Kalkfleck.

2. Serie B: In dieser Versuchsserie wurde streng darauf geachtet, keine Stellen der Trockenhaut in den Versuch mit einzubeziehen, die Kalkeinlagerungen besaßen. Abb. 8 zeigt recht deutlich, daß die unbeschädigte Verschlussmembran an den Stellen ohne Kalkeinlagerungen für den Gasaustausch einen nicht unerheblichen Widerstand bedeutet. Während der Versuche kam es manchmal zu sehr feinen Rissen in den Häuten. Das bewirkte zunächst unverständliche Knicke in der Kurve. In Abb. 8 ist eine solche Kurve dargestellt.

Die rasche Diffusion durch die Trockenhäute ist also weitgehend durch den „Kalkfleck“ ermöglicht.

e) Vergleich der Epiphragmapermeabilität mit dem Sauerstoffverbrauch von *Helix pomatia*.

Bei diesen Versuchen fanden aktive Tiere Verwendung. Nach dem Einsetzen des Versuchstieres in die in Abb. 2 dargestellte Apparatur verursachte die Ventilationstätigkeit des lebhaft umherkriechenden Tieres merkbare Schwankungen der Manometerflüssigkeit; geringfügig machten sich auch unvermeidliche Temperaturschwankungen bemerkbar.

Wenn man bei Betrachtung der Kurve jedoch von den ventilations- und temperaturbedingten Schwankungen absieht, so erkennt man leicht, daß die Manometerflüssigkeit keinen dauer-

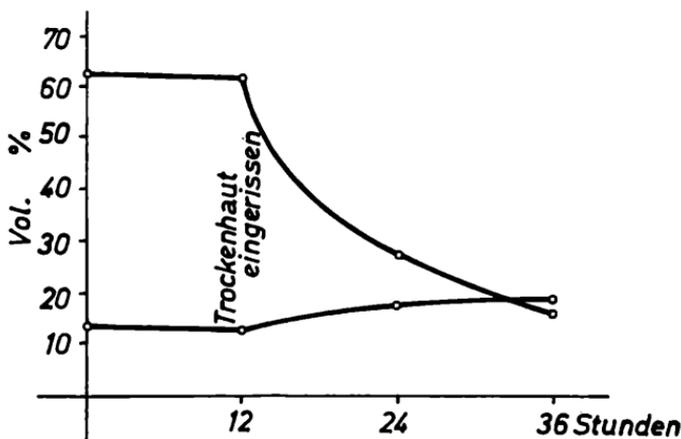


Abb. 8. Konzentrationsausgleich durch eine Trockenhaut unter Ausschluß des Kalkfleckes vor und nach Auftreten von feinen Rissen.

haften Abfall des Druckes im Inneren des Versuchsgefäßes anzeigt, der auf eine Differenz zwischen erforderlichem und gebotemem Sauerstoff hinweist.

Die Untersuchungen der kalkfleckfreien Trockenhäute waren wegen der Brüchigkeit der Häute zu einem großen Prozentsatz verfälscht. Oft sank die Manometerflüssigkeit nach einigen Stunden gleichmäßigen Steigens schnell wieder ab.

Die einzelnen Versuche erstreckten sich über 2 bis 5 Tage. Abb. 9 zeigt die Werte der Einzelmessungen von 10 Tieren, von denen jeweils zwei nebeneinander beobachtet wurden. Die mm-Angabe zeigt die Abweichung der Manometerflüssigkeit von ihrer

Grundstellung an. Die Werte für Schwankungen der Manometerflüssigkeit bei Verwendung der Trockenhäute mit eingeschlossenem Kalkfleck sollen hier nicht angeführt werden, da sie kaum Unterschiede gegenüber den in Abb. 9 gezeigten Ergebnissen aufweisen.

Wurde aber sorgfältigst vermieden, daß der Kalkfleck über der Öffnung des Gefäßes zu liegen kam, so konnte ein stetiges Ansteigen der Flüssigkeit im inneren Schenkel des Manometers beobachtet werden.

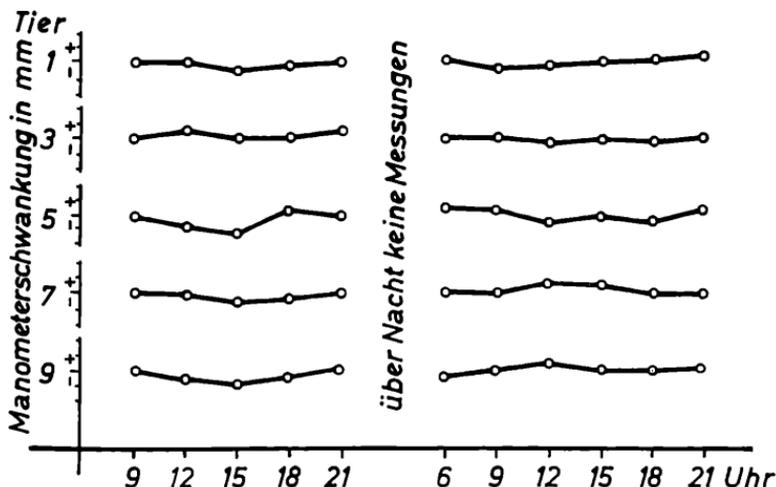


Abb. 9. Manometerschwankungen bei Verwendung von Epiphragmen oder Verschlussmembranen unter Einbeziehung des Kalkfleckes zum Verschluss des Versuchsgefäßes.

IIa) Untersuchung der Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauches von dessen Angebot.

Es galt herauszufinden, inwieweit der O_2 -Partialdruck in der Atemluft den QO_2 beeinflusst.

Die für den Versuch vorbereiteten Tiere wurden im Thermostat 1° bis $20^{\circ}C$ unter der Versuchstemperatur aufbewahrt. Dadurch sollte verhindert werden, daß die Tiere nach dem Einhängen in das Wasserbad auskrochen. Das Auskriechen wird bei trocken-schlafenden Exemplaren im allgemeinen schon durch Absinken der Temperatur um $\frac{1}{2}$ bis $2^{\circ}C$ bewirkt, während eine langsame Temperaturerhöhung jederzeit durchgeführt werden konnte, ohne die Tiere zu stören. 2 bis 3 Stunden nach dem Einhängen der Respirometer konnte mit den Messungen begonnen werden.

Zur Mischung der verwendeten Gaszusammensetzung diente der Gasometer (s. o., Abb. 3). Die Mischungsreihe ging aufsteigend von 5% O₂ bis 100% O₂. Obwohl ein Sauerstoffpartialdruck von über 30% ausgesprochen abiologisch ist, sieht man deutlich, daß auch extrem hohe Sauerstoffwerte einen QO₂ ergeben, der nur unwesentlich von den Werten bei Außenluft abweicht (Abb. 10).

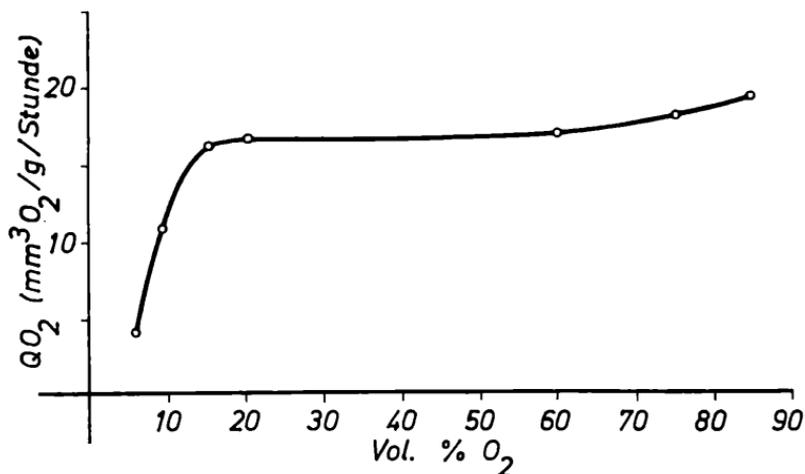


Abb. 10. Abhängigkeit des QO₂ vom Sauerstoffpartialdruck.

Dieses Diagramm zeigt sehr deutlich, daß die Versuchstiere in einem sehr großen Bereich ausgezeichnet regulieren können. Ebenso bleibt der QO₂ von Temperaturänderungen in einem weiten Bereich unbeeinflusst (Nopp 1964). Bei 5% bis 10% O₂ sinkt die Regulationsfähigkeit rapid ab, und im gegenüberliegenden extremen Teil der Kurve finden wir bei über 60% O₂ voneinander stärker abweichende Werte. Das heißt, die Einzelmessungen zeigen größere individuelle Unterschiede. Bei Annäherung an die 100%-Grenze ist ein deutliches Ansteigen des QO₂ bemerkbar.

Auffällig ist bei den bisher erwähnten und auch den im nächsten Absatz geschilderten Versuchen, daß der O₂-Verbrauch bei 100% Sauerstoffsättigung zwar sehr rasch ansteigt, aber nach dem Zurückgehen der O₂-Konzentration sehr lange auf höherem Niveau bleibt. Da es sich bei Zufuhr von reinem O₂ um eine ausgesprochen unbiologische Situation handelt, wurde nicht der Versuch unternommen, diese Erscheinung genauer zu untersuchen.

Im folgenden wurde die Untersuchung zur Abhängigkeit vom Partialdruck mit eingedeckelten Exemplaren von *Helix pomatia* durchgeführt. Dabei zeigte sich, daß sich im Gegensatz zu trockenschlafenden Weinbergschnecken, die ebenso wie die untersuchten Exemplare von *Macularia vermiculata* (siehe Abb. 10) eine geringere Abhängigkeit vom Sauerstoffpartialdruck zeigen, bei den eingedeckelten und winterschlafenden Tieren eine recht deutliche Beziehung des QO_2 zum gebotenen Sauerstoff besteht. Abb. 11 zeigt sehr deutlich durch ihren flachen Kurvenverlauf die geringe Regulationsfähigkeit der untersuchten Wintertiere.

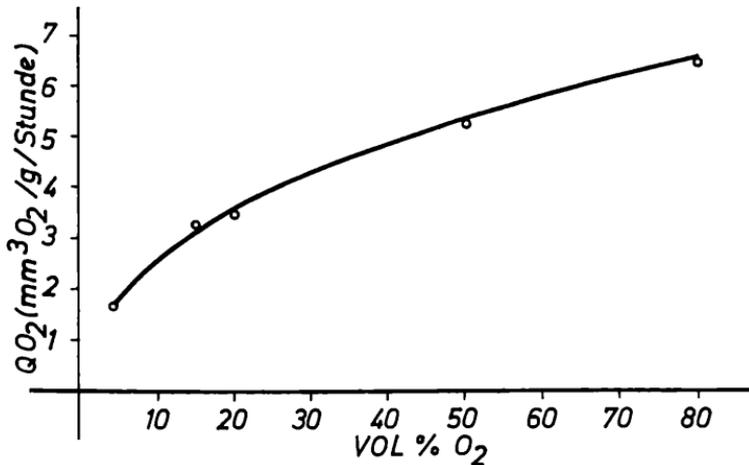


Abb. 11. Abhängigkeit des QO_2 vom Sauerstoffpartialdruck bei eingedeckelten Wintertieren.

Außerdem zeigt die Respirationsmessung an den eingedeckelten Tieren sehr deutlich, daß das Epiphragma und die darunter ausgebildeten Häute einen guten Gasaustausch erlauben.

b) Abhängigkeit der Herzschlagrate von *Macularia vermiculata* vom Sauerstoffpartialdruck.

Bei der Verwendung von Jungtieren von *Macularia vermiculata*, einer Größe von unter 10 bis 15 mm, findet man eine noch sehr schwach ausgeprägte Regulationsfähigkeit; außerdem schwanken die Meßergebnisse auch bei gleichen äußeren Bedingungen recht auffällig. Tiere zwischen 20 und 30 mm Durchmesser zeigten sich am geeignetsten, sowohl im Hinblick auf die Durchsichtigkeit der Schale als auch wegen ihres gleichmäßigen Herzschlagrhythmus.

Die Versuchstiere zeigten auch bei sehr unterschiedlichen O_2 -Konzentrationen eine recht ähnliche Herzschlagfrequenz (YSELING 1931), wobei die Streuung der Einzelergebnisse sowohl bei extrem niedrigem als auch hohem O_2 -Partialdruck größer wurde.

Bei geringerem O_2 -Partialdruck (ca. 5 bis 10% und erhöhtem N_2 -Gehalt, ca. 90%) wird die Herzschlagrate nur unbedeutend erhöht. Daneben tritt aber ein vermehrtes Öffnen der Atemöffnung auf — „Keuchreaktion“ — (YSELING 1931). Wird jedoch der Sauerstoffgehalt in der Beobachtungskammer stark erhöht (80 bis 95%), so tritt zwar auch eine geringe Veränderung in der Frequenz des Herzschlages auf — die Schlagfolge wird geringer —, aber parallel dazu ist ein deutliches Abnehmen des „Herzschlagvolumens“ (siehe auch SCHWARZKOPF 1953) zu bemerken. Die Pumpbewegung wird so flach, daß man oft gar nicht feststellen kann, wann die Kontraktionsphase oder die Erholungsphase zu Ende ist (NOPP 1971).

Diskussion

Da nach den dargelegten Versuchen die weitgehende Permeabilität der Verschlusmechanismen als bewiesen betrachtet werden kann, muß das Ergebnis der GASPARDschen Gasuntersuchung unter dem Kalkdeckel wie folgt gedeutet werden: Nicht die totale Anaerobiose der winterschlafenden Tiere bewirkt das Vorhandensein von O_2 unter den Epiphragmen im reichlichen Maße, sondern dessen Gasdurchlässigkeit. Eine passive CO_2 -Narkose während des Winterschlafes erscheint nach dem oben Gesagten nicht wahrscheinlich. Ein Ansteigen des CO_2 - und Sinken des O_2 -Gehaltes der Atemluft führt im Gegenteil zu einem Unterbrechen der Winterruhe (GASPARD 1823, KILIAS 1960). Auch bei aktiven Tieren tritt bei 9 bis 11% O_2 eine deutliche Aktivierung der Ventilationsatmung („Keuchreaktion“) ein (YSELING 1931). Dadurch kommt es zu einer beschleunigten Herztätigkeit (MENG 1960, 1962) sowie zu einem beschleunigten Kreislauf und als Folge davon zu einer weitgehenden Aktivierung des Tieres.

Das Epiphragma bildet ohne Zweifel für das im Winterschlaf befindliche Tier Schutz gegen Störungen. Sowohl der Kalkdeckel als auch vor allem die beim Zurückziehen ins Gehäuse gebildeten Trockenhäute spielen bei der Regulierung des Wasserhaushaltes eine gewisse Rolle (KÜNKEL 1916, MACHIN 1964 bis 1968, NOPP 1970).

Wird der Winterdeckel von einem winterschlafenden Exemplar entfernt, so steigt die Atmung auf den doppelten Wert an (SCHUURMANS-STEKHOVEN 1920, WEISCHER 1965). Die Atmung

aktiver Tiere liegt aber ca. viermal so hoch, die O_2 -Verbrauchsrate ist also vom winterschlafenden Tier aktiv und autonom gedrosselt. Für die Erklärung des Atmungsanstieges beim Entfernen des Winterdeckels scheint es nicht bedeutungslos zu sein, daß das Tier einerseits erschüttert wird, was nach NOPP (1964) die Herzfrequenz merklich erhöht und andererseits der Wasserverlust verändert wird, da die wenn auch geringfügige Störung eine Änderung der Wasserregulationsmechanismen hervorruft (z. B. MACHIN 1966, NOPP 1971).

Betrachtet man weiters das Ergebnis der Versuche, bei denen der O_2 -Bedarf durch ein isoliertes Epiphragma hindurch gedeckt wurde (Kapitel I, e), so erscheint eine passive Reduktion des Stoffwechsels durch Sauerstoffmangel oder CO_2 -Überschuß vollkommen ausgeschlossen.

Im Anschluß an die Arbeit von YSSELING (1931), die hauptsächlich die Beeinflussung der äußeren Atmung von der Atemluftzusammensetzung behandelt, sollte hier die Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauches von der Zusammensetzung der Atemluft untersucht werden.

YSSELING (1941) fand, wie schon erwähnt, ein Einsetzen der Atembewegung bei Sinken des O_2 -Gehaltes des Lungenvorrates unter 9—11%; hat nun die Umgebungsluft einen so niedrigen Sauerstoffpartialdruck, so kommt es zur „Keuchreaktion“. Dabei hebt und senkt sich der Lungenboden besonders kräftig, außerdem wird die Atemöffnung außergewöhnlich weit geöffnet. Ebenso tritt bei Wasserpulmonaten bei weniger als 10% O_2 das Atemholen auf (BRAND, MEHLMANN 1953).

Bei den eigenen Untersuchungen zeigte sich eine interessante Übereinstimmung mit dem oben Erwähnten. Bei einem Sauerstoffangebot von ca. 12 bis ca. 65% war kaum eine Änderung des Sauerstoffkonsums der Versuchstiere zu erkennen, sie sind in diesem Konzentrationsbereich als „Regulators“ nach PROSSER (1961) anzusprechen.

Bei einer unbiologisch hohen Sauerstoffkonzentration von 95—100% waren die Ergebnisse uneinheitlich, meist aber höher als der Normalwert. Sank aber der O_2 -Gehalt unter 10%, und das ist für diese Betrachtung wichtig, so sank auch der Sauerstoffverbrauch hart unter den Normalverbrauchswert („Conformers“ nach PROSSER). Bis 10% ist es dem Tier also möglich, den normalen Stoffwechsel aufrechtzuerhalten; wird dieser kritische Wert aber unterschritten, wird zunächst durch überstarke Ventilation eine größere Luftmenge in der Lunge erneuert. Ist dadurch

keine Besserstellung der O₂-Versorgung zu bewirken, sinkt der Sauerstoffverbrauch stark ab.

Die erwähnten Zusammenhänge zwischen Lungenbewegungen und der Herzstätigkeit einerseits und dem Gasangebot andererseits ließen es als untersuchenswert erscheinen, die Herzschlagrate bei verschiedenem Sauerstoffangebot genau zu untersuchen. Im Gegensatz zu den meisten Versuchen, die am freigelegten oder isolierten Herz durchgeführt wurden (MENG 1960), wurde bei dieser Arbeit darauf geachtet, daß die Tiere während der Beobachtungen in ihrem Lebensprozeß nicht besonders gestört wurden. Daher mußte auch von der bewährten Methode der Schalenfensterung abgegangen und zur Beobachtung Jungtiere herangezogen werden, die eine Untersuchung durch die intakte Schale hindurch gestatten.

Es zeigte sich, daß auch eine Erhöhung des O₂-Partialdruckes innerhalb weiter Grenzen keine Herzschlagveränderung bewirkte. Das läßt vermuten, daß der Herzschlag normalerweise einer straffen endogenen Kontrolle unterliegt. Betrachtet man die Angaben über den Sauerstoffverbrauch, so kann man die Verhältnisse dort ähnlich beurteilen. In Anbetracht der guten O₂- und CO₂-Durchlässigkeit der Verschlüßmembranen und des Epiphragmas und der weitgehenden Unabhängigkeit der Sauerstoffaufnahme vom Partialdruck muß die Atmung der untersuchten Landpulmonaten als von äußeren Faktoren zwar ausgelöst, in der tatsächlichen Höhe aber vom Tier endogen eingestellt betrachtet werden.

Der Gesamteindruck ist folgender: Die endogen festgesetzte Reaktionsnorm ist nur beschränkt wirksam. Die Außenwelt muß Reize setzen, die dem endogenen „Muster“ entsprechen. Damit wären viele Schwierigkeiten, die sich beim Halten der Tiere ergeben, erklärt. Ein Tier, dem das Eindeckeln und der Winterschlaf verwehrt wird (durch Wärme und Feuchtigkeit), kann meist nicht lange am Leben erhalten werden. Das Tier stellt also an seine Umwelt die Forderung, daß ein ähnlicher Rhythmus geboten wird, wie er im Individuum endogen festgesetzt ist.

Literaturverzeichnis

- BLAZKA, P.: Temperaturadaptation des Gesamtmetabolismus bei der Weinbergsschnecke *Helix pomatia* L. Zool. Jb., Allg. Zool. Physiol 65: 430 bis 438. 1955.
- BIEDERMANN, W.: Über das Herz von *Helix pomatia*. Sitzgber. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Klasse III, 89, 19; 1884.

- BRAND, T.: Anaerobiosis in Invertebrates. *Biodynamica*, Normandy 21, Missouri 1946.
- BRAND, T. V. und H. MEHLMANN: Relations between pre and postanaerobic oxygen consumption and oxygen tension in some freshwatersnails. *Biol. Bull. Woodshole* 104; 1953.
- EICHLER, W.: Untersuchungen über das Kreislaufsystem bei den Weichtieren IV. *Z. vergl. Physiol.* 10: 78. 1929.
- GASPARD, B.: Beiträge zur Physiologie der Gartenschnecke *Helix pomatia* L. *Deutsches Archiv f. d. Physiologie*, hrsg. v. Meckel. Bd. VIII. 243 bis 269. 1823.
- GERSCH, M. und R. DEUSE: Über herzaktive Faktoren aus dem Nervensystem von *Aplysia*. *Zool. Jb., Allg. Zool. Physiol.* 68: 519—534. 1960.
- JULLIEN, A., J. RIPPLINGER, J. CARDOT und M. JOLY: Sur les corrélations existant entre la teneur en eau du myocarde d'*Helix pomatia* immergé dans des solutions á un seul cation. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* 153: 1046 bis 1049. 1959.
- KERKUT, G. A., R. M. A. P. RIDGE: The effect of temperature changes on the activity of the snail *Helix aspersa*. *Comp. Biochem. Physiol.* 5: 283—295. 1962.
- KERKUT, G. A. und M. S. LAVERACK: A cardio-accelerator present in tissue extracts of the snail *Helix aspersa*. *Comp. Biochem. Physiol.* 1: 62—71. 1960.
- KILIAS, R.: *Weinbergschnecken*. VEB G. Fischer Verlag Jena 1960.
- KIRBERGER, C.: Die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei verschiedenen Wirbellosen. *Z. vergl. Physiol.* 35 B: 175. 1953.
- KÜNKEL, K.: *Biologie der Lungenschnecken*. Heidelberg 1916.
- LIEBSCH, W.: Über die Atmung einiger Heliciden. *Zool. Jb., Allg. Zool. Physiol.* 46: 161—208. 1929.
- MAAS, J. A.: Über die Atmung von *Helix pomatia* L. *Z. Vergl. Physiol.* 26: 605—610. 1939.
- MACHIN, J.: The evaporation of water from *Helix aspersa*. I bis III. *J. Exper. Biol.* 41 (4): 759—783. 1964.
- Cutaneous regulation of evaporative water loss in the common garden snail *Helix aspersa*. *Naturwissenschaften* 52: 18. 1965.
- The evaporation of water from *Helix aspersa*. IV. *J. Exper. Biol.* 45 (2): 269—278. 1966.
- The Permeability of the Epiphragm of terrestrial snails to water vapor. *Biol. Bull., Vol. 1*: 87—95. 1968.
- MENG, K.: Zur Verknüpfung von Atmung und Kreislauf bei *Helix pomatia* L. *Zool. Jb. Allgem. Zool. Physiol.* 69 (4): 599—608. 1962.
- Untersuchungen zur Steuerung der Herzstätigkeit bei *Helix pomatia* L. *Zool. Jb., Allg. Zool. Physiol.* 68: 539—566. 1960.
- Beeinflussung der Tätigkeit des Helix-Herzens durch das extrakardiale Nervensystem. *Zool. Jb., Allg. Zool. Physiol.* 68: 567—576. 1960.
- NOPP, H.: Temperaturbezogene Regulationen des Sauerstoffverbrauchs und der Herzschlagrate bei einigen Landpulmonaten. *Diss., phil. Fak. Univ. Wien*. 1964.

- NOFF, H.: Zur Bedeutung der Schutzhäute für den Wasserhaushalt trocken-schlafender Landschnecken. Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Sitzung vom 13. Nov. 1970.
- Diskontinuität von Stoffwechsel, Atmung und Kreislauf bei trocken-schlafenden Heliciden. Sitzungsber. Öst. Akad. Wiss., Math.-naturw. Sitzung. 1971.
- PRECHT, H., J. CHRISTOPHERSEN und H. HENSEL: Temperatur und Leben. Heidelberg 1955.
- PROSSER-BROWN: Comparative Animal Physiology. W. B. Saunders Company Philadelphia - London. 1962.
- RIPPLINGER, J., M. JOLY, J. P. HEROLD und M. BRIDE: Sur les rapports existant entre les échanges respiratoires et l'activité mécanique du myocarde de *Helix pomatia*. C. R. Acad. Sci. (Paris) 256: 4281 - 4283. 1963.
- SCHOLANDER, P. F. & Mitarbeiter: Microvolume tric respirometry. J. gen. Physiol. 35: 375 - 395. 1952.
- Microgasometric determination of dissolved oxygen and nitrogen. Biol. Bull. 109: 328 - 334. 1955.
- SCHUURMANS-STEKHOVEN: Über die Atmung der Schnecken *Limax agrestis* und *Helix pomatia*. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2) Vol. 18. 1922.
- SEGAL, E.: Initial response of the heart-rate of a gastropod *Acmaea limatula*, to abrupt changes in temperature. Nature (London) 195: 674 - 675. 1962.
- SCHWARTZKOFF, J.: Beitrag zum Problem der Blutgerinnung bei Schnecken. Z. Naturforsch. 9b: 155. 1954.
- SCHWARTZKOFF, J. und H. WESEMEIER: Zur Frage des Sauerstoffverbrauchs vom Körpergewicht bei Gastropoden und *Bivalvia*. Naturw. 46: 272 bis 273. 1959.
- VERNON, H. M.: The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature II. J. Physiol. 21: 443 - 496. 1887.
- WEISCHER, M. L.: Stoffwechselphysiologische Untersuchungen zur Bedeutung des Haemozyanins bei *Helix pomatia* L. Zool. Beitr. NF 11 (3): 517 - 540. 1965.
- WESEMEIER, H.: Untersuchungen über die Stoffwechselreduktion. Ein intra- und interspezifischer Vergleich an 17 Molluskenarten. Z. vergl. Physiol. 43: 1 - 28. 1960.
- YSSELING, M. A.: Über die Atmung der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*). Z. vergl. Physiol. 13: 1 - 60. 1931.

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: 1972

Band/Volume: [180](#)

Autor(en)/Author(s): Picher O.

Artikel/Article: [Atmung und Herzschlag einiger Landpulmonaten in Abhängigkeit von der Sauerstoffversorgung. 195-215](#)