HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ÜBER DIE HAUTATMUNG BEI DEM SALAMANDER (Mit 2 Textfiguren und 8 Tabellen)
Author(s)	GOTO, Gentaro
Citation	北海道帝國大學理學部紀要, 2(4), 179-195
Issue Date	1934-03
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/26956
Type	departmental bulletin paper
File Information	2(4)_P179-195.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

ÜBER DIE HAUTATMUNG BEI DEM SALAMANDER

VON

Gentaro GOTO

(*Mit 2 Textfiguren und 8 Tabellen*)

I. Einleitung

Abgesehen von der Darmatmung der Schmerle, wird bekanntlich die Atmung der Tiere durch die Lungen, die Kiemen oder die Hautoberfläche veranlasst. Bezüglich der Lungen- oder Kiemenatmung, haben schon viele Forscher mit verschiedenartigen Tieren eingehend gearbeitet, und unsere Kenntnisse davon sind ziemlich umfassend geworden. Hinsichtlich der Hautatmung der Tiere jedoch bestehen noch manche Lücken.

Seit der Entdeckung des lungenlosen Salamanders ist die Bedeutung der Hautatmung des Salamanders als lebenswichtig für das Tier erkannt geworden, wie die Ansicht von WILDER (1894) es zeigte. Die experimentellen Untersuchungen darüber hat zuerst CAMERANO (1894) an italienischen lungenlosen Salamandern (*Salamandra perspicillata* und *Spelerpes fuscus*) angestellt. Er verhinderte die Buccopharyngealatmung bzw. die Lungenatmung entweder durch Verstopfung der Nasenlöcher mit Fett oder Vaseline oder durch Untertauchen der Tiere im Wasser mit Zulassung der Wassererneuerung. In beiden Fällen geraten die Tiere nach kurzer Zeit, z. B. in der Luft nach 7–8 Stunden bei 15–20°C, in den Zustande von Asphyxie. Aus diesen Resultaten schliesst er, dass die Atmung bei diesen Arten sowohl durch die Oberhaut als auch durch die Bucco-pharyngealhöhle ausgeführt wird. Doch war die Hautatmung allein entweder in der Luft

Contribution No. 55 from the Zoological Institute, Faculty of Science, Hokkaido Imperial University.

oder im Wasser zur Erhaltung des Lebens nicht ausreichend. Später hat BETHGE (1896) über die Bedeutung der Hautatmung und der Mundhöhlenatmung bei Urodelen sowohl anatomisch wie mikroskopisch eine Reihe von Versuchen gemacht: er schloss, dass bei *Salamandra maculosa* der Gaswechsel ausser der Lunge, in der Haut, der Mundhöhle, und dem Oesophagus stattfindet, bei *Spelerpes fuscus*, durch den die lungenlosen Tiere bei den Versuchen vertreten waren, in der Haut und der Mundhöhle geschieht, wobei die respiratorische Oberfläche durch die dichte Verbreitung der Kapillaren vergrössert zu werden scheint. Darauf folgt BARROWS (1900), der auch die respiratorische Wichtigkeit des Oesophagus bei *Desmognathus* zeigte, wobei er wieder in der Oesophagealwand ein reiches Kapillarnetz fand.

KROGH (1904) war der erste, der wichtige Versuche in bezug auf die exakte quantitative Bestimmung des Gaswechsels durch die Haut und die Lungen bei den Amphibien anstellte. Die kritisch wiederholten Untersuchungen darüber von DOLK und POSTMA (1926) sind hier auch zu nennen. Aber die drei letztgenannten Forscher beschäftigten sich ausschliesslich mit den Fröschen. Bei der Urodelen dagegen gibt es noch keine speziellen quantitativen Versuche hinsichtlich der Hautatmung, abgesehen von denjenigen von VERNON (1895), HILL (1911), HELF (1927), und BĚLEHRÁDEK und HUXLEY (1927), die bei den Stoffwechselversuchen gelegentlich den gesamten Gasaustausch durch die Haut, die Lungen, die Mundhöhle usw. von einigen Urodelenarten bestimmt haben.

Was die Hautatmung der Tiere im allgemeinen betrifft, so eignen sich Salamander für die Untersuchung besser als Frösche, weil sie eine primitivere Tierart vertreten, die eine Übergangsform vom Wasserleben zum Landleben darstellt.

II. Material

Die Tiere, die mir als Material zur Verfügung gestanden haben, sind unser einheimischer Salamander, d. h. *Hynobius retardatus*

DUNN. Die Lebensweise dieser Tiere ist noch nicht genügend bekannt. Wir konnten eine Anzahl Tiere sammeln, die vor der Laichzeit, gegen Anfang April unter dem Schnee in einem Teiche in der Nähe des Waldes sich finden. Nach dem Laichen bleiben sie noch verhältnismässig lange Zeit (vielleicht einige Tage) im Wasser, dessen Temperatur in diesen Zeit 3°–15°C ist. Die gefangenen Tiere wurden ins Laboratrium gebracht und mit Kalbsleber ernährt. Da genügende Feuchtigkeit für die Tiere lebensnötig ist, so benutzte ich für sie ein Aqua-terrarium, in welchem das Wasser immer fliessen erhalten wurde.

Es ist bemerkenswert, dass eine Art aus dem Kuttarsch See in Hokkaido in neotenischer Form gefunden wird, wie es schon von SASAKI (1924) beschrieben wurde, und dadurch als eine lokale Variante von *H. retardatus* DUNN bekannt geworden ist. Es handelt sich hier um ein Tier, das völlig wasserlebend ist und seinen Gasaustausch hauptsächlich der Hautoberfläche und den Kiemen verdankt. Ende Juli 1932 sammelte ich diese Tiere im obengenannten See, in dichten Wasseralgen (*Myriophyllum* sp. und *Nitella* sp.) in der Tiefe von etwa 10 Meter. Lässt man das gleiche Tier in der Luft bleiben, so passt es sich bald dem Luftleben an, indem seine Kiemen allmählich verschwinden. Anderseits können wir auch die normalen Tiere, die schon metamorphosiert sind, eine Zeitlang vollständig im Wasser erhalten. Fassen wir diese Tatsache ins Auge, so können wir erkennen, dass die Hautatmung bei *H. retardatus* ziemlich weitgehend verwertet wird.

III. Versuchsmethodik

Um die Atmung durch die Haut und gleichzeitig durch die Lungen zu bestimmen, habe ich einen Apparat angewandt, der aus zwei gleichartig konstruierten, geschlossenen Räumen besteht. Die Veränderungsvorgänge, welche in der Luft in den beiden Teilen durch die Atmung verursacht werden, können mit dem damit verbundenen Haldane-Gasanalysenapparat untersucht werden. Um die Wirkung

von Kohlensäuregas zu vermeiden, das bekanntlich auf den allgemeinen Gasaustausch der Tiere einen starken Einfluss ausübt, dürfen wir nur für kurze Dauer die Versuche ausführen. Näheres über die Einzelheiten des Apparates ist aus den Figuren zu ersehen wie folgt.

Anordnung des Apparates. Fig. 1 zeigt einen schematischen Begriff des Apparates. In Fig. 2 sieht man eine photographische Abbildung. Der Glaszylinder *H* ist das Hautatmungsgefäss, in welchem man das Versuchstier liegen lässt. Das Lungenatmungsgefäss *L* ist nahezu gleichförmig wie *H* gebaut: beide Gefässe stehen in

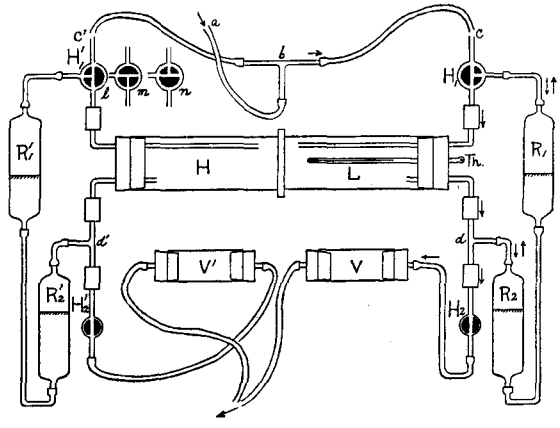

Fig. 1.

dichter Berührung aneinander, nur durch eine Scheidemembran getrennt. Indessen besteht diese Scheideplatte aus drei Schichten, nämlich aus einer in der Mitte befindlichen Aluminiumplatte mit einer runden Öffnung, und zwei an ihren beiden Seiten haftenden Gummimembranen. Die eine von den letzteren hat eine kleinere Öffnung, während die andere eine etwas grössere besitzt. Ist der Kopf des Versuchstieres in die Öffnung gesteckt, so kann die Atmung durch die Lungen vollständig von derjenigen der Haut der übrigen Körperteile ausgeschaltet werden. Das Versuchstier wird auf dem Rücken liegend mit Baumwollfäden auf die Ebonit-Platte gebunden, und um

es an der geeigneten Stelle zu halten, wird ein Festapparat von Aluminium *f* (in Fig. 2) benutzt. Als Ventile dienen die Glaszylinder R_1, R_2, R_1', R_2', welche mit Quecksilber gefüllt sind und leicht beweglich durch abweichendes Spiel des Wagebalkens gehoben und gesenkt werden. R_1, R_1' werden auch als Luftreagens-rezipient angewendet: die Luft strömt daraus durch den Dreiweghahn H_1-*c*, H_1'-*c'*, nach aussen und wird direkt in den Haldane-Gasanalysenapparat geleitet. *V* und *V'* (in Fig. 1) sind Glaszylinder, die für andere Luftvorräte dienen können, deren Bedeutung später erklärt

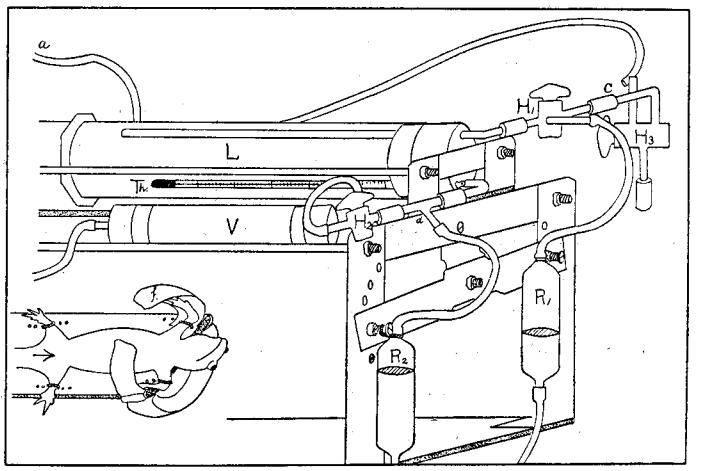

Fig. 2.

werden wird. Zum Festhalten der Teile benutzte ich verhältnismässig dicke Gummischläuche.

Der Rauminhalt des Apparates kann ohne Schwierigkeit gemessen werden, da der Apparat einfach gebaut ist. Das Volumen für die Lungenatmung ist mit H_1-R_1-*L*-R_2-H_2 in der Figur vertreten, für das Hautatmungssystem dagegen durch H_1'-R_1'-*H*-R_2'-H_2'. Füllt man den ganzen Raum des Ventils mit Quecksilber und misst das Gewicht, dann lässt sich das Volumen des Raums berechnen. Die Volumina sowohl des Lungenatmungsgefässes als auch des Haut-

atmungsgefässes zusammen mit denen der zugehörigen Glasröhren wurden wieder leicht berechnet durch Messung des Gewichts von dem Wasser, mit dem man sie gefüllt hatte.

Berechnung des Volumens. Die Resultate der Messungen der Volumina sind gegeben als, $L = 204{,}0$ ccm, H_1-R_1-R_2-$H_2 = 34{,}8$ ccm, $H = 215{,}3$ ccm, H_1'-R_1'-R_2'-$H_2' = 38{,}0$ ccm, Festapparat $= 1{,}0$ ccm. Das Volumen des Tieres ist mit der Ebonit-Platte in dem Messzylinder gemessen.

Ausführung des Experiments. Durch einen Ventilgummiball kann man den Luftstrom in der Richtung a-b-c-H_1-L-d-H_2-$V\rightarrow$ und dann nach aussen passieren lassen, wenn man den Hahn H_1 in die Stellung l und den Hahn H_1' in die Stellung m bringt. Während dieser Zeit wird die Luft in diesem Teil des Apparates durch das Spiel des Wagebalkens des Ventils homogen. Das Gleiche gilt auch für den anderen Teil des Apparates a-b-c'-H_1'-H-d'-H_2'-$V'\rightarrow$.

Alsdann wird das Versuchstier mit Baumwollfäden auf die Ebonit-Platte gebunden und mit dem Festapparat in das Atmungsgefäss eingesetzt, das mit dem Rahmen fest geschlossen wird. Während einiger Minuten lässt man die Luft durch den Ventilgummiball in das Gefäss strömen, und dann wird der Gummischlauch von c getrennt, um die Luft des Gefässes in den Haldane-Gasanalysenapparat zu leiten, ehe man den Hahn H_1 in die Stellung m bringt und den Hahn H_2 schliesst. Erst dann kann man die zeitliche Beobachtung ausführen. Kurz nachdem die Luftanalyse für Lungenatmung endete, macht man sofort die gleiche Behandlung für das Hautatmungssystem. Es braucht nur 15–20 Minuten vom Anfang des ersten Experiments bis zum Beginn des nächsten. Bei der Einführung der Luft von dem Atmungsgefäss in den Gasanalysenapparat tritt die Luft gleichzeitig von dem Luftvorrat V oder V' in das Atmungsgefäss ein; dadurch wird diese verminderte Luft durch gleich zusammengesetzte Luft ergänzt.

Während des Experiments wird der Wagebalken des Ventils erst bisweilen und dann gegen Ende einige Minuten lang in Bewegung gesetzt. Zuletzt leitet man die Luft in das Ventil R_1, um es zu

füllen. Öffnet man den Hahn H_2 und bringt den Hahn H_1 in die Stellung n, dann kann man die in dem R_1 befindliche Luft in den Gasanalysenapparat leiten durch das Spiel des Wagebalkens. Der Versuch dauert gewöhnlich 4 Stunden lang.

IV. Die Resultate der Experimente

Die Atmung bei normalen Tieren. Die Versuche wurden in den Sommermonaten ausgeführt. Aus den Resultaten dieser Experimente können wir kurz darauf schliessen, dass beim Salamander die Haut ein gleich wichtiges Respirationsorgan wie die Lungen ist. Die Resultate der ganzen Experimente sind in der untenstehenden Tabelle wiedergegeben (Tabelle 1). Im ersten Teil der Tabelle hat man die Zahlen aus den direkten Beobachtungen gegeben, während der zweite Abschnitt die für 1 kg des Körpergewichts umgerechnete Zahl gezeigt. (s. Tabelle 1.)

O_2-Aufnahme bzw. CO_2-Abgabe des Tieres sind natürlich leicht beeinflusst durch die Nahrungsaufnahme. Dadurch wird aber das Mengenverhältnis der Hautatmung zu der Lungenatmung nicht verändert. Durch die Übersicht auf der Tabelle bemerkt man erstens, dass die O_2-Aufnahme der Haut meistens grösser als diejenige der Lungen ist: die erstere beträgt nämlich 54 von 100, während die letztere 46 von 100 der gesamten O_2-Menge ausmacht. Zweitens zeigt sich, dass die CO_2-Abgabe durch die Haut immer grösser ist als die durch die Lungen des Tieres abgesonderte Kohlensäuremenge, d. h. 62 Proz. für die Haut und 38 Proz. für die Lungen.

Bemerkenswert ist, dass bei der Hautatmung die abgegebene CO_2-Menge öfters die des aufgenommenen O_2 übertrifft, was bei der Lungenatmung nicht der Fall ist. Was den respiratorischen Quotient betrifft, so ist er viel grösser bei der Hautatmung als bei der Lungenatmung, indem derselbe bei der ersteren durchschnittlich 0,96, bei der letztere 0,68 ist. Daraus können wir schliessen, dass die Lungen verhältnismässig als O_2-aufnehmende Organe dienen, dagegen beteiligt sich die Haut mehr an der CO_2-Abgabe.

TABELLE 1. Haut- und Lungenatmung in der Luft bei normalen

Nr.	Datum	Temp.	Gew. (gr.)	Gesch.	1. Teil, pro Tier u. Haut		Lunge	
					O_2	CO_2	O_2	CO_2
1.	16. VI.	21.0°	7.9	♀	0.68	0.71	0.49	0.33
2.	17. VI.	21.0°	7.7	♂	0.73	0.73	0.63	0.31
3.	4. VII.	20.0°	7.3	♂	0.36	0.41	0.40	0.23
4.	5. VII.	21.0°	7.0	♀	0.62	0.53	0.56	0.49
5.	6. VII.	21.0°	8.6	♀	0.73	0.52	0.25	0.23
6.	7. VII.	21.5°	9.1	♂	0.85	0.82	0.80	0.47
7.	8. VII.	22.0°	7.4	♀	0.67	0.61	0.69	0.57
8.	9. VII.	22.0°	9.0	♂	0.63	0.70	0.84	0.52
9.	11. VII.	20.5°	7.3	♀	0.69	0.63	0.46	0.35
10.	12. VII.	20.5°	7.7	♂	0.41	0.47	0.30	0.18
durchschn.		21.0°	7.9		0.64	0.61	0.54	0.37

Um den geschlechtlichen Unterschied der Gaswechselmenge zu suchen, werden die durchschnittlichen Werte aus 5 männlichen und 5 weiblichen Exemplaren in der oberen Tabelle berechnet wie folgt:

	pro Tier gesamt		pro kg gesamt		R.Q.
	O_2	CO_2	O_2	CO_2	
Männchen	1.19	0.97	143.9	117.1	0.81
Weibchen	1.17	0.99	154.6	131.8	0.84

Wir können also keinen grossen geschlechtlichen Unterschied in bezug auf die Gaswechselmenge bemerken.

V. Die Atmung bei narkotisierten Tieren

Wie schon erwähnt, enthält das oben genannte Lungenatmungs-

Tieren. Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabgabe in ccm.

Stunde		2. Teil, pro Kilogramm u. Stunde						R.Q.
gesamt		Haut		Lunge		gesamt		
O_2	CO_2	O_2	CO_2	O_2	CO_2	O_2	CO_2	
1.17	1.04	86.3	89.2	61.7	42.2	148.0	131.4	0.88
1.36	1.04	94.6	94.6	82.4	41.2	177.0	135.8	0.76
0.76	0.64	49.9	56.3	55.4	31.0	105.3	87.3	0.82
1.18	1.02	88.1	75.5	80.7	70.5	168.8	146.0	0.86
0.98	0.75	84.7	60.9	29.7	26.3	114.4	87.2	0.76
1.65	1.29	93.8	90.3	88.2	51.7	182.0	142.0	0.78
1.36	1.18	90.8	82.9	93.4	76.4	184.2	159.3	0.86
1.47	1.22	70.2	78.0	93.2	58.2	163.4	136.2	0.83
1.15	0.98	94.1	86.1	63.6	48.9	157.7	135.0	0.85
0.71	0.65	53.2	60.8	38.6	23.2	91.8	84.0	0.91
1.18	0.98	80.6	77.4	68.7	47.0	149.3	124.4	0.83

produkt auch dasjenige aus der Haut des Kopfteils, der in den Lungenatmungsraum gesteckt ist, und um deshalb die Lungen- und Bucco-pharyngealatmung von derjenige der Haut auszuschalten, unternahm ich ein Experiment, in welchem die erstere durch Narkose stillgelegt wurde.

Vor dem Versuche wird das Tier in 0.1 Proz. Chloreton-Lösung getaucht bis es unbeweglich wird, dabei schlägt das Herz doch periodisch. Die Wirkungsdauer der narkotischen Lösung ist bei jedem Tier verschieden; wahrscheinlich wirkt sie umso schneller, je kleiner das Tier ist. Bei den narkotisierten Tieren steht die Oscillation der Buccopharyngeal- bzw. Lungenatmung vollständig still, und dazu kommt, dass der gesamte Gasaustausch des Tieres sich ziemlich vermindert. Trotzdem können wir dadurch das Verhältnis des Gaswechsels durch die Kopfhaut zu dem durch die übrige Körperhaut erkennen. In der Tabelle 2 wird das Resultat gegeben:

TABELLE 2. Haut-atmung in der Luft bei narkotisierten

Nr.	Datum	Temp.	Gew. (gr.)	Geschl.	nark. Dau. in Min.	1. Teil pro Tier u.			
						Körperteil		Kopfteil	
						O_2	CO_2	O_2	CO_2
1.	14. VII.	21.0°	7.2	♂	10	0.55	0.37	0.10	0.10
2.	15. VII.	21.0°	7.4	♂	15	0.14	0.10	0.08	0.06
3.	16. VII.	21.5°	6.6	♂	8	0.46	0.30	0.10	0.07
4.	18. VII.	20.5°	7.2	♀	15	0.50	0.34	0.02	0.05
5.	19. VII.	21.0°	9.0	♂	15	0.57	0.44	0.12	0.09
durschn.		21.0°	7.5		13	0.46	0.31	0.09	0.07

Die O_2-Aufnahme und die CO_2-Abgabe durch die Haut sind in diesem Fall ziemlich herabgesetzt im Vergleich mit den normalen Tieren. Das Prozentverhältnis des Gaswechsels von der Kopfhaut zu der übrigen Körperhaut wird aus der Tabelle leicht berechnet. Durchschnittlicher Wert zeigt, dass die Kopfhaut 18 Proz. Sauerstoff und 23 Proz. Kohlensäure von den durch die übrige Körperhaut ausgewechselten Gasen austauscht. Hier erkennt man die echten Mengen des Gaswechsels durch die Lungen, wenn man diese Werte von den in der Tabelle 1 gegebenen Zahlen subtrahiert. Dementsprechend sind die Werte für die Hautatmung, die vorher gegeben sind, etwas zu vergrössern. Die Resultate der Rechnung sind in der Tabelle 3 gezeigt:

TABELLE 3.

	Pro Tier u. Stunde				pro Kilogramm u. Stunde			
	Haut		Lunge		Haut		Lunge	
	O_2	CO_2	O_2	CO_2	O_2	CO_2	O_2	CO_2
durchschnittlich	0.75	0.75	0.43	0.23	95.1	95.2	54.2	29.2

Tieren. Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabgabe in ccm.

Stunde		2. Teil pro Kilogramm u. Stunde						R.Q.
gesamt		Körperteil		Kopfteil		gesamt		
O_2	CO_2	O_2	CO_2	O_2	CO_2	O_2	CO_2	
0.65	0.47	76.2	50.8	14.0	14.4	90.2	65.2	0.72
0.22	0.16	19.1	14.3	11.2	8.0	30.3	22.3	0.73
0.56	0.37	70.0	44.9	15.3	10.8	85.3	55.7	0.65
0.52	0.39	69.6	47.5	2.5	6.6	27.1	54.1	0.75
0.79	0.53	75.1	48.9	13.2	9.9	88.3	58.8	0.66
0.55	0.38	62.0	41.3	11.2	9.9	73.2	51.2	0.70

Das Verhältnis des Sauerstoffes, der durch die Lungen und die Bucco-pharyngealhöhle absorbiert wird, zu dem durch die ganze Körperhaut absorbierten variiert von 1:1,02 bis 1:6,90, im Mittel 1:1,75, nämlich 64 Proz. des ganzen Sauerstoffes, jenes der Kohlensäure von 1:1,77 bis 1:8,13, im Mittel 1:3,26, d. h. 76 Proz. des gesamten Kohlensäuregases. Dabei ist der respiratorische Quotient der Hautatmung von 1,19 bis 0,75, durchschnittlich 1,00, und derjenige der Lungenatmung (zusammen mit der Bucco-pharyngealatmung) von 0,84 bis 0,29, durchschnittlich 0,54, was die oben erwähnte Tatsache noch klarer zeigt.

VI. Die Atmung im Wasser

Versuchsmethodik. Zur Ausführung des Experiments habe ich einen Apparat benutzt, der bereits von Vernon (1895) auf die Meeresinvertebraten angewendet wurde. Das Volumen des Respirationsbehälters, der mit Wasser gefüllt wird, beträgt 551,0 ccm. Der Sauerstoffgehalt des Wassers wurde nach der Winklerschen Methode gemessen, wobei, um die genaueren Resultate zu gewinnen, 1/100 n. Na-Thiosulfatlösung nötig war. Für die Bestimmung der Kohlensäure wurde das Wasser mit $BaCl_2$ und der bekannten Menge von

1/100 n. Ba $(OH)_2$ behandelt, dessen Überfluss mit 1/100 n. Oxalsäure titriert wurde.

Die Resultate der Experimente. Die Versuchstiere können den Gasaustausch nur durch die Haut und wahrscheinlich etwas durch die Mundschleimhaut erfolgen lassen. Beim langen Aufenthalt im Wasser wurden die Tiere in allen Experimenten ausnahmslos dyspnoisch, was im kalten Wasser mit reichlich gelöstem Sauerstoff nicht der Fall war. Die Zeitdauer war in der Regel 1 Stunde. Die im Experiment gewonnenen Resultate sind in den folgenden Tabellen dargestellt:

TABELLE 4. Gasaustausch im Wasser. Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabgabe in ccm.

Nr.	Datum	Temp.	Gew. (gr.)	Gesch.	pro Tier u. Stunde		pro Kilo. u. Stunde		R.Q.
					O_2	CO_2	O_2	CO_2	
1.	10. VIII.	22.0°	7.8	♀	0.55	0.51	70.4	65.8	0.93
2.	10. VIII.	22.5°	9.0	♂	0.65	0.66	72.0	73.6	1.02
3.	11. VIII.	22.5°	9.1	♀	0.57	0.54	62.6	59.6	0.95
4.	11. VIII.	22.5°	9.4	♂	0.67	0.61	70.9	64.6	0.91
5.	11. VIII.	23.0°	8.8	♀	0.61	0.57	69.8	65.0	0.93
6.	11. VIII.	23.5°	10.1	♂	0.65	0.69	64.0	68.4	1.06
7.	12. VIII.	23.0°	7.0	♂	0.48	0.45	68.9	64.7	0.94
8.	12. VIII.	24.0°	9.2	♂	0.63	0.75	68.0	81.8	1.20
9.	13. VIII.	23.5°	10.9	♂	0.77	0.72	71.0	66.0	0.93
10.	13. VIII.	24.0°	8.9	♀	0.65	0.66	73.5	74.4	1.01
durchschnit.		23.0°	9.0		0.62	0.62	69.1	68.4	0.98

TABELLE 5. Gaswechsel im Wasser. O_2 und CO_2 pro Kilogramm und Stunde in ccm. 23.0° (dursch.). 7.6 gr. ♀

Zeitdauer	O_2	CO_2	R.Q.	Bemerkungen
1 St.	62.2	55.4	0.89	mühsam
2 St.	61.5	51.5	0.83	schwach werden
3 St.	53.3	42.2	0.79	Asphyxie

Wir wissen aus den oben gezeigten Tabellen, dass der Gasaustausch in dem Wasser im Vergleich mit dem in der Luft wesentlich abnimmt. Tabelle 6 zeigt den Vergleich.

TABELLE 6.

	in der Luft : im Wasser, (gesamt)	in der Luft : im Wasser (durch Haut)
Sauerstoff	1 : 0,46	1 : 0,72
Kohlensäure	1 : 0,55	1 : 0,71

Die Mengen sowohl von aufgenommenem Sauerstoff als auch von abgegebener Kohlensäure sind in diesem Fall viel geringer als diejenigen in der Luft, und auch weniger als die Mengen, die bloss durch die Haut in der Luft ausgetauscht werden. Die ausgetauschte Gasmenge ist nicht genug für das normale Leben des Tieres bei dieser Temperatur, und zwar wird das Tier nach 3 stündigem Aufenthalt im Wasser vollständig asphyxiert, wie in der Tabelle 5 bezeigt ist. Das Tier ist also nicht fähig, in diesem Zustande nur durch die Haut den für das Leben genügenden Gasaustausch auszuführen. Man beobachtet öfters, dass das im Wasser gehaltene Tier häufig zur Wasseroberfläche herauskommt, um die Luft in die Lungen einzunehmen, dadurch wird der unzulängliche Sauerstoff ergänzt.

VII. Schlussbetrachtung

Das Gesetz von GAGE (1892), dass bei gemischter Wasser- und Luftatmung der Luft-Teil hauptsächlich der O_2-Zufuhr und der Wasser-Teil hauptsächlich der CO_2-Abgebe dient, stimmt mit den Experimenten von KROGH (1904) überein, bei welchen der respiratorische Quotient von *Rana esculenta* im Wasser 3,23 und 3,29 war. Nach KROGH ist der respiratorische Quotient der Hautatmung von diesem Tiere in der Luft durchschnittlich 1,92. In meinen Experimenten ist der respiratorische Quotient der Hautatmung von *Hynobius retardatus* in der Luft 1,00, und jener im Wasser 0,98, und daraus schliessen wir, dass bei diesem Salamander die Fähigkeit der

Absorption des Sauerstoffes durch die Haut viel stärker als beim Frosch ist. Um die Tatsache noch klarer zu machen, unternahm ich einige Experimente, die in der Tabelle 5 dargestellt sind. Sie zeigen, dass der respiratorische Quotient mit der zunehmenden Zeitdauer doch nicht steigt.

BASTERT (1929) behauptete den Verbrauch des Reservesauerstoffes in der Lunge des Frosches im Wasser, und später stellte WEISS (1930) die Ausscheidung der Kohlensäure in reinem Wasserstoffgase und dadurch den Verbrauch des Reservesauerstoffes fest. Zusammen mit dieser Tatsache ist es aber klar, dass der hohe respiratorische Quotient beim Frosch nicht nur von dem Reservesauerstoffe sondern auch beträchtlich von der Eigenschaft der Haut abhängig ist. Die untenstehende Tabelle ist interessant von vergleichendem sowie ökologischem Standpunkte. Es scheint wertvoll, von dem phylogenetischen Gesichtspunkte aus meine Resultate mit den bisherigen von anderen Autoren gefundenen zu vergleichen. Da das Verhältnis der Lungenatmung zu der Hautatmung von der Jahreszeiten abhängig ist, muss man für die Experimente immer dieselbe Zeit wählen. Es ist sehr bedauerlich, dass die in Sommermonaten ausgeführten Versuche sehr selten sind; jedoch nachfolgende Tabellen, in den ich die Resultate aus verschiedenen Ergebnissen von anderen Autoren zusammengestellt habe, geben uns einen vergleichenden Begriff.

TABELLE 7.

Autor	Tierarten	Temp.	Respiratorischer Quotient	
			Haut (in d. Luft)	im Wasser
KROGH	*Rana fusca* (durchschn.)	20,0	2,48	—
,,	*R. esculenta* (durchschn.)	—	1,92	—
,,	,,	25,0	—	3,23
,,	,,	20,0	—	3,92
,,	*Bufo vulgaris*	22,0	1,53	—
,,	,,	21,0	2,84	—
DOLK u. POSTMA	*R. temporaria* (durchschn.)	24,7	1,52	—
der Verfasser	*H. retardatus* (durchschn.)	21,0	1,00	—
,,	,,	23,0	—	0,98

TABELLE 8.

Autor	Tierarten	Datum	Temp.	Sauerstoff Lunge : Haut	Kohlensäure Lunge : Haut
KROGH	*R. fusca*	24. VIII.	20,0	1 : 0,56	1 : 2,40
,,	,,	7. X.	20,0	1 : 1,06	1 : 6,13
,,	*R. esculenta*	15. VI.	18,0	1 : 0,97	1 : 0,96
,,	,,	29. VII.	25,0	1 : 0,96	1 : 10,20
,,	*B. vulgaris*	29. IX.	22,0	1 : 0,73	1 : 6,00
DOLK u. POSTMA	*R. temporaria*	21. V.	24,6	1 : 0,64	1 : 1,30
der Verfasser	*H. retardatus*	16. VI.–12. VII. (durchschn.)	21,0	1 : 1,75	1 : 3,62

Die Sauerstoffaufnahme des Salamanders durch die Haut ist bedeutender als jene des Frosches. In Rücksicht darauf, dass die Lunge dieses Salamanders verhältnismässig klein und unialveolär d. h. einfach gebaut ist, scheint die obenbeschriebene Tatsache erklärlich zu sein. Die Haut von *Hynobius retardatus* ist im Vergleich mit jener von *Rana temporaria* oder *Bufo vulgaris*, reichlich mit Blutgefässen versehen, eine grosse Menge von Kapillaren direkt unter dem Epithel verbreitend. Die leichte Durchlässigkeit der Haut für Sauerstoff ist durch diese Struktur veranlasst, was dementsprechend von der Lebensweise dieses Tieres abhängig zu sein scheint. *Hynobius retardatus* absorbiert viel mehr Sauerstoff durch die Haut als *Rana esculenta*, die vorwiegend aquatisch ist und ihrerseits wiederum mehr Sauerstoff durch die Haut aufnimmt als *Rana temporaria*, *Rana fusca*, oder *Bufo vulgaris* (Tabelle 8).

Hinsichtlich der Abgabe der Kohlensäure durch die Haut, sind die Ergebnisse ganz variabel (Tabelle 8). Die von LILJESTRAND und SAHLSTEDT (1924, 1925) gezeigte Tatsache, dass Kohlensäure durch die Froschlungenmembran bei Zimmertemperatur etwa 40 mal so schnell wie Sauerstoff diffundiert, ist wahrscheinlich in gewissen Grenzen auch auf die Froschhaut anwendbar. Der unbestimmte Grad der Kohlensäureabgabe durch die Haut steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Eigenschaft der Haut, die eine eigentümlich grosse Permeabilität für dieses Gas hat.

Zum Schluss sage ich Herrn Prof. Dr. INUKAI meinen besten Dank für die Anregung zu dieser Untersuchung und für die Leitung bei deren Ausführung. Ebenso spreche ich hier auch Herrn AOKI, der mir fortwährend praktische Ratschläge gab, herzlichsten Dank aus.

Literatur

BARROWS, A. I. 1900. Respiration of *Desmognathus*. Anat. Anz., Bd. 18, s. 461–464.

BASTERT, CHR. 1929. Ueber die Regulierung des Sauerstoffverbrauches aus der Lunge der Frösche, im Hinblick auf ihre Tauchvermögen. (*Rana esculenta* und *Rana temporaria*). Zeitschr. f. vergl. Physiol., Bd. 9, s. 212–258.

BĚLEHRÁDEK, J. & J. S. HUXLEY, 1927. Changes in Oxygen Consumption during Metamorphosis induced by Thyroid Administration in the Axolotl. Journ. Physiol., Vol. 64, p. 267–278.

BETHGE, E. 1896. Das Blutgefässsystem von *Salamandra maculosa*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*, mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen *Spelerpes fuscus*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, s. 680–707.

CAMERANO, L. 1894. Ricerche anatomo-figiologiche intorno agli Salamandridi normalmente apneumoni. Anat. Anz., Bd. 9, s. 676–678.

DOLK, H. E. & N. POSTMA, 1926. Ueber die Haut- und Lungenatmung von *Rana temporaria*. Zeitschr. f. vergl. Physiol., Bd. 5, s. 417–444.

GAGE, S. H. 1892. The Comparative Physiology of Respiration. Nature Vol. 46, p. 598–601.

HELFF, O. M. 1927. The Rate of Oxygen Consumption in five Species of *Amblystoma* Larvae. Journ. Exp. Zoöl., Vol. 49, p. 353–361.

HILL, A. V. 1911. The Total Energy Exchange of Intact Cold Blooded Animals at Rest. Journ. Physiol., Vol. 43, p. 379–394.

KLUG, FERD. 1884. Hautatmung des Frosches. Arch. f. Anat. u. Physiol. Abt. Physiol. s. 183–190.

KROGH, A. 1904. On the Cutaneous and Pulmonary Respiration of the Frog. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 15, s. 327–419.

LILJESTRAND, G. & A. V. SAHLSTEDT, 1924. Versuche über die Gasdiffusion durch die Froschlunge. Ebenda, Bd. 46, s. 324.

Dies. 1925. Gas Diffusion through the Frogs Lung. Journ. Physiol., Vol. 60, xxxi.

SASAKI, M. 1924. On a Japanese Salamander, in Lake Kuttarush, which propagates like the Axolotl. Jorn. Coll. Agr. Hokkaido Imp. Univ., Vol. 15, pt. 1.

VERNON, H. M. 1895. The Respiratory Exchange of the Lower Marine Invertebrates. Journ. Physiol., Vol. 19, p. 18–70.

Ders. 1895. The Relation of the Respiratory Exchange of Cold Blooded Animals to Temperature. Ebenda, Vol. 21, p. 443–496.

WEISS, G. 1930. Sur les echanges gazeux de *Rana temporaria* dans l'air et dans l'hydrogène. Compt. rend. Soc. Biol. T. 105, p. 956–958.

WILDER, H. H. 1894. Lungenlose Salamandriden. Anat. Anz., Bd. 9, s. 216–220.