

Untersuchungen am Kreislaufsystem  
der Wanderheuschrecke  
(*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.,  
Orthopteroidea) mit besonderer Berücksichtigung  
des Blutdruckes\*

RENATE BAYER

Zoologisches Institut der Universität München

Eingegangen am 3. November 1967

*Investigations into the Circulatory System of the Migratory Locust*  
(*Locusta migratoria migratorioides* R. et F., Orth.)  
with Special Reference to the Blood Pressure

*Summary.* 1. The morphology of the incurrent ostia of the dorsal vessel and also of the circulatory organs of the head are described. The aorta opens into a 'frontal sack'.

2. The blood pressure was measured in the dorsal vessel at 3 points: in the aorta at the region of the neck (Ao), in the heart at the beginning (Ha) and end (He) of the abdomen. The diastolic pressure in the aorta has a mean value of +3.2 cm H<sub>2</sub>O, the pressure amplitude 5.4 cm and the systolic pressure +8.6 cm H<sub>2</sub>O (heart frequency at 22.9° C: 79.5 beats/min). At Ha the diastolic pressure was in general about zero (deviations generally not greater than  $\pm 1$  cm H<sub>2</sub>O), the mean pressure amplitude and the systolic pressure were 9.4 cm H<sub>2</sub>O (heart frequency at 23.1° C: 79.4 beats/min). At He zero pressure generally coincided with the systolic pressure. Often, however, the mean or the diastolic pressure was zero. The mean pressure amplitude at He was 8.5 cm H<sub>2</sub>O (heart frequency at 24.5° C: 85.9 beats/min). The difference in the pressure amplitudes at Ha and He is not significant.

The relationship between heart beat frequency and temperature is described (Fig. 12).

In the abdominal heart there is a positive correlation between heart frequency and pressure amplitude, in the aorta there is no such relation between these quantities.

There occur in the pressure curves for the aorta periods without amplitudes.

Body movements produced in the dorsal vessel extreme pressures of +13.0 (Ha) and -3.9 (He) cm H<sub>2</sub>O.

3. The blood pressure in the hemocoel was measured in several different places close under the integument (cf. Fig. 20 and Table 2). In the pericardial and peri-

---

\* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München. Die Arbeit wurde durch Mittel unterstützt, die Herrn Prof. RENNER durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft zur Verfügung standen.

neural sinuses of the resting animal were found negative pressure levels ( $-2.4$  and  $-3.6$  cm  $H_2O$  respectively in the prone position; the difference is not significant). Positive pressures only occur intermittently during respiratory and other body movements.

The lowest pressure in the hemocoel was found in the space under the metascutellum (dorsal ampullae; circulation in the wings) where a pressure of  $-15.2$  cm  $H_2O$  was measured, the minimum in the remaining hemocoel was  $-8.6$  cm  $H_2O$  (in the perineural sinus, animal supine) and the maximum  $+11.3$  cm  $H_2O$  (v. Thorax).

In the head where the tip of the canula was surrounded by air-sacs the pressure level was effectively zero and no significant variations were observed. A similar result was found in the anterior mesobasisternum.

The pressures in the dorsal and ventral spaces of the femur of the hind leg are described in detail; their range of variation is smaller than, for example, in the abdominal sinuses.

4. Respiratory movements caused a variation with a frequency of  $20 \text{ min}^{-1}$  and an amplitude of about 4 cm  $H_2O$  in the blood pressure in the dorsal vessel and in the hemocoel.

5. In the aorta and at the beginning of the abdominal heart (Ha) the 'minute volumes' transferred in the direction of the head were determined as a function of the static back pressure and the streaming resistance (v. Tables 3, 4, 5). The cardiac output (g · cm/min) was calculated for the minute volume pumped through the aorta in the direction of the head and the total intensity of the circulation is discussed.

6. The blood volume accounted for at least 18.1% of the body weight (at a mean age of 37 hours after the imaginal ecdysis).

Rhythmic movements of the dorsal diaphragm independent of the heart beat were observed in 'intact' animals and in ventral preparations and are described in detail. The frequency of the alary muscle contractions was at a mean experimental temperature of  $23.3^\circ \text{C}$   $2.7 \text{ min}^{-1}$  in the anterior abdominal segments. One contraction cycle of the dorsal diaphragm occupied about 25 heart beats. — The activity of the ventral diaphragm was briefly investigated.

*Zusammenfassung.* 1. Die Morphologie der Einstromostien des Rückengefäßes sowie der Zirkulationsorgane des Kopfes wird dargestellt. Die Aorta mündet in einen „Frontalsack“.

2. Der Blutdruck wurde im Rückengefäß an 3 Stellen gemessen: in der Aorta der Halsregion (Ao), im Herzen am Anfang (Ha) und Ende (He) des Abdomens. Der diastolische Druck der Aorta maß im Mittel  $+3,2$  cm  $H_2O$ , die Druckamplitude 5,4 cm, der systolische Druck somit 8,6 cm  $H_2O$  (Herzfrequenz bei  $22,9^\circ \text{C}$ : 79,5 Schläge/min). Bei Ha lag der diastolische Druck in der Regel bei 0 (Abweichungen gewöhnlich nicht größer als  $\pm 1$  cm), die mittlere Druckamplitude, und damit auch der systolische Druck, betrug 9,4 cm  $H_2O$  (Herzfrequenz bei  $23,1^\circ \text{C}$ : 79,4 Schläge/min). Bei He hingegen gab das Nullniveau überwiegend den systolischen Druck wieder, öfters jedoch auch den mittleren oder selbst den diastolischen Druck. Die Druckamplituden von He betragen im Durchschnitt 8,5 cm  $H_2O$  (Herzfrequenz bei  $24,5^\circ \text{C}$ : 85,9 Schläge/min). Der Unterschied in der Größe der Druckamplituden von Ha und He ist nicht signifikant.

Die Beziehung zwischen Herzfrequenz und Versuchstemperatur wurde dargestellt.

Im abdominalen Herzen besteht eine positive Korrelation zwischen Herzfrequenz und Druckamplitude, in der Aorta zeigte sich keine gegenseitige Abhängigkeit dieser Größen.

In den Druckkurven der Aorta treten periodische Schlagpausen auf. Körperbewegungen erzeugten im Rückengefäß extreme Drucke von  $+13$  (Ha) und  $-3,9$  (He) cm H<sub>2</sub>O.

3. Der Blutdruck in der Leibeshöhle wurde an verschiedenen Körperstellen knapp unter dem Integument gemessen (vgl. Abb. 20 und Tabelle 2). Beim „ruhigen“ Tier herrschten im Perikardial- und Perineuralsinus stets negative Druckniveaus ( $-2,4$  bzw.  $-3,6$  cm H<sub>2</sub>O bei Ventrallage, die Differenz ist zweifelhaft). Positive Drucke traten hier nur kurzfristig während Atembewegungen und Körperanstrengungen auf.

Der niedrigste Druck der Leibeshöhle wurde in dem Raum unter dem Metascutellum (Dorsalampullen; Flügelzirkulation!) mit  $-15,2$  cm H<sub>2</sub>O gemessen, das Minimum im übrigen Hämocöl erreichte  $-8,6$  cm (Perineuralismus, Dorsallage), das Maximum  $+11,3$  cm H<sub>2</sub>O (s. Thorax).

Im Kopf, wo die Kanülenspitze von Luftsäcken umgeben war, konnten weder nennenswert von Null abweichende Druckniveaus noch Druckschwankungen erhalten werden, — ähnlich im vorderen Mesobasisternum.

Auf die Drucke in den dorsalen und ventralen Räumen des Hinterfemurs wurde ausführlich eingegangen; ihre Variationsbreite ist geringer als beispielsweise in den abdominalen Sinus.

4. Die im Rückengefäß und in der Leibeshöhle registrierten Atembewegungen besitzen im Mittel eine Frequenz von 20 (min<sup>-1</sup>), die Amplituden der durch sie bewirkten Druckschwankungen betragen ungefähr 4 cm H<sub>2</sub>O.

5. An der Aorta und am Anfang des abdominalen Herzens (Ha) wurden die kranialwärts geförderten „Minutenvolumina“ unter Änderung des statischen Gegendruckes und des Strömungswiderstandes bestimmt (s. Tabelle 3, 4, 5). Die Leistung des Herzens wurde für den über die Aorta kopfwärts geförderten Minutenvolumenanteil berechnet, die Gesamtintensität des Kreislaufes diskutiert.

6. Das Blutvolumen beträgt mindestens 18,1% des Körpergewichtes (middle-res Alter: 37 Std nach der Imaginalhäutung).

7. Rhythmische, vom Herzschlag unabhängige Bewegungen des dorsalen Diaphragmas wurden nach der Beobachtung am „intakten“ und am von ventral präparierten Tier ausführlich beschrieben. Die Frequenz der Flügelmuskelkontraktionen betrug bei einer mittleren Versuchstemperatur von 23,3° C in den vorderen Abdominalsegmenten 2,7 (min<sup>-1</sup>), auf eine Bewegung des dorsalen Diaphragmas entfielen etwa 25 Herzschläge. — Auf die Tätigkeit des ventralen Diaphragmas wird kurz eingegangen.

## I. Einleitung

Die Leistungsfähigkeit des Herzens wurde bei Wirbellosen bisher nur für die Weinbergschnecke, *Helix pomatia*, untersucht (SCHWARTZKOPFF, 1954). Über die Herzleistung der Insekten herrscht noch weitgehend Unklarheit. Da das Insektenherz als Schlauch den ganzen Körper durchzieht und gewöhnlich eine Vielzahl von Öffnungen besitzt, bereitet eine Bestimmung der Fördermenge große Schwierigkeiten. Rückschlüsse auf die Kreislaufintensität lassen sich bisher allein aus der Kenntnis des Blutvolumens und der Umlaufzeit ziehen, zwei Größen, die in einem offenen System schwer exakt zu erfassen sind (vgl. z. B. CRAIG und

OLSON, 1951, und LEE, 1961). — Zu einem Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit sollte die Bestimmung des Druckablaufes im Rückengefäß gemacht werden, wobei unter anderem folgende Fragen zugrunde lagen: Welchen Druck vermag das Herz zu erzeugen, gegen welchen Druck ist noch eine Förderung möglich, kann uns die Kenntnis des Druckablaufes in den einzelnen Teilen des Rückengefäßes einen Einblick in seine Arbeitsweise gewähren?

Der Blutdruck in der Leibeshöhle der Insekten wurde vielfach diskutiert (BROCHER, 1931; FREUDENSTEIN, 1928; MEYER, 1931; GEROULD, 1938; JONES, 1954 u. a.). Die wenigen Blutdruckmessungen, die bisher im Hämocöl durchgeführt wurden, standen jeweils unter speziellen Gesichtspunkten. SHAFER (1923) und insbesondere COTTRELL (1962) untersuchten die mit der Häutung verbundenen hydrostatischen Mechanismen, sie bestimmten also den Blutdruck in einer Entwicklungsphase, wo er die höchsten Werte erreicht. DAVEY und TREHERNE (1964) bringen eine einzelne Druckkurve, die im Hämocöl einer hungrigen Schabe aufgenommen worden ist und diskutieren die mögliche Bedeutung des vorhandenen Unterdruckes für die Funktion des Darmes.

Ziel meiner Druckmessungen in der Leibeshöhle war es, das durchschnittliche Druckniveau sowie die Breite der Druckschwankungen im Hämocöl der imaginalen Heuschrecke bei Ruhe und bei Aktivität zu erfassen. Die Ergebnisse reichen jedoch nicht aus, um eine allgemeine Theorie der Strömungsbahnen in der Leibeshöhle aufzustellen. Hierfür erscheinen empfindliche Simultanmessungen wünschenswert.

Alle Organe, die außer dem Herzen die Zirkulation fortwährend beeinflussen, sind zu berücksichtigen. Die Beteiligung der Flügelmuskeln bzw. des dorsalen Diaphragmas an der Herzarbeit ist vielfach noch weitgehend ungeklärt. Als ein den Kreislauf unterstützendes Organ darf bei *Locusta* auch das gut entwickelte, rhythmisch tätige ventrale Diaphragma betrachtet werden.

Voraussetzung für eine Einsicht in die Tätigkeit des Rückengefäßes ist die Kenntnis seiner Morphologie (S. 84—96). Besondere Aufmerksamkeit haben wir dem Mündungsbereich der Aorta gewidmet. Ihm unmittelbar zugehörig finden sich die Antennenherzen, die einzigen bei den Acridoidea bekannten Nebenherzen. — Ampullenartige Organe, durch die das Blut in Antennengefäße getrieben wird, sind von den meisten Insektenordnungen bekannt. Eine Übersicht über die Literatur gibt PINET (1964). Ergänzend hierzu sei noch auf BROCHER (1922), SELMAN (1965) sowie JONES (in ROCKSTEIN, 1964) verwiesen.

Herrn Prof. Dr. M. RENNER danke ich sehr herzlich für die Stellung des Themas und die stets hilfreiche Unterstützung beim Fortgang der Arbeit, Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM für die Überlassung eines Arbeitsplatzes.

## II. Material und Methoden

Als Versuchstier diente *Locusta migratoria* (gregaria-Phase). Die Zuchten erhielten in 12stündigem Tag-Nacht-Rhythmus Licht und Wärme von elektrischen Birnen; Temperatur untertags: 30—35° C. Das Futter bestand im Sommerhalbjahr nur aus Gras, — vorwiegend *Calamagrostis* spec., — im Winter aus Salat mit einer Zugabe von jungen Weizenrieben und Haferflocken. Der Wassergehalt der Nahrung war im Winter wohl etwas höher als im Sommer (vgl. S. 123).

Die Druck- und Volumenmessungen wurden an Weibchen im Imaginalalter von 1—3 Tagen (in der Regel nahezu 40 Std) durchgeführt, da allein bei derart jungen Tieren ohne ein die Blutgerinnung verhinderndes Mittel gearbeitet werden konnte.

Die morphologischen und histologischen Untersuchungen erfolgten nach Präparationen unter dem Stereomikroskop, an Totalpräparaten einzelner Strukturen sowie Schnittserien [10  $\mu$  Dicke, Antenne auch 7  $\mu$ . — Fixierung: Bouinsche Flüssigkeit; Einbettung: Methylmethacrylat (RATHMAYER, 1962); Färbung: Azan].

Die Präparation der Zirkulationsorgane des Kopfes wird durch Hitzefixierung (1—2 min in 60—70° C heißem Wasser) wesentlich erleichtert. Da sie zudem eine Blutgerinnung verhindert, ist es möglich, durch Injektion von Farblösung (z. B. Methyleneblau) in das thorakale Herz die Hauptblutbahnen des Kopfes sichtbar zu machen.

Für die physiologischen Messungen wurden die mit CO<sub>2</sub> betäubten Heuschrecken auf eine Polystyrolplatte gelegt, sodann die Beine (bei Rückenlage auch die Flügel) zu beiden Seiten des Körpers mit weichen Pappstreifen und Nadeln fixiert. Dabei wurde es soweit als möglich vermieden, einen Druck auf die festgelegten Glieder auszuüben. Die Beine konnten stets noch bequem (passiv) hin und her bewegt werden; auch ein aktives Strampeln in dem vorgegebenen Aktionsradius war meist möglich. Bei Ventrallage des Tieres wurden die Flügel mit Nadeln nur so weit zur Seite gehalten, als es zur Freigabe der Meßstelle nötig war. — Zur Aufnahme der in der Leibeshöhle herrschenden Drucke wurde eine Glaskapillare (s. u.) knapp unter das Integument eingeführt und mit Wachs-Colophonium unter dichtem Abschluß an der Cuticula befestigt. — Der Messung des Druckes im Herzen sowie des geförderten Minutenvolumens ging folgende Operation voraus: In der dorsalen Medianlinie wurde ein kurzer Schnitt im Integument geführt, die Tergiteile durch feine, an Gummi befestigte Häkchen auseinander gezogen und das Herz dorsal so weit als zum Einsetzen der Kapillare notwendig geöffnet. Mit einem Perlonfaden, der unter dem Herzen — im Abdomen nach beidseitiger Durchbohrung des dorsalen Diaphragmas — hindurchgezogen wurde, ließ sich die Kapillarenspitze dicht (Farbstofftest) einbinden. Anschließend wurden die Integumentteile in ihre alte Lage gebracht und rings um die Kapillare mit ringergetränktem Filtrierpapier bedeckt, sodann mit Wachs ein dichter Verschuß von Kapillare und Körperwand erzielt. Beim Einsetzen der Kanüle in die Aorta, kurz hinter dem Kopf in der Halsregion, war es notwendig, den Kopf etwas nach vorne unten zu strecken.

Neben der Aorta (Ao) wurden als weitere Meßstellen Anfang (Ha) und Ende (He) des abdominalen Herzens gewählt, und zwar aus praktischen Gründen die Region zwischen 1. und 2. resp. 8. und 9. (= letztem) abdominalem Einstromostienpaar. Bei Ao und Ha wies die Kapillarenspitze nach kaudal (= gegen den Strom), bei He nach kranial (= in Stromrichtung). Bei den Druckmessungen Ao und Ha wurde also der im Herzen nach vorne gerichtete Strom völlig unterbrochen, während bei He lediglich das am intakten Tier blind geschlossene Herzende durch das Aufnehmersystem ersetzt wurde. Bei den Messungen an Ao und Ha war das Abdomen — mit Ausnahme des bei Ha am Abdomenanfang durch den Kapillareinsatz

gegebenen Fixierungspunktes — völlig frei beweglich, bei He hingegen war das Abdomenende festgelegt.

Die Narkose wurde etwa 10 bis höchstens 15 min aufrechterhalten. Die Präparation selbst dauerte ungefähr 5—7 min. Bis zu Beginn der eigentlichen Messung waren etwa 15—20 min zur Überwindung des Operations-Schocks abzuwarten. Nach Versuchsende wurde die Meßstelle durch eine erneute Präparation überpruft.

Zur Beobachtung der Tätigkeit des dorsalen Diaphragmas wurden die Tiere wie üblich festgelegt, jedoch ohne CO<sub>2</sub>-Narkose. Erfolgte — bei Rückenlage des Tieres — eine Präparation von ventral, so wurden die Sternite über die ganze Abdomenlänge in Form eines Streifens herausgeschnitten, sodann alle ventral des dorsalen Diaphragmas gelegenen Organe entfernt, wobei der Darm als Ganzes (also einschließlich des Pharynx) herausgenommen wurde. Die ventralen Tergitränder wurden — wiederum mit an Gummi befestigten Häkchen — so weit auseinander gehalten, daß sich die Tergitflanken etwa in ihrer „normalen“ Lage befanden. Ein stärkerer seitlicher Zug auf sie wurde vermieden.

Alle Versuche wurden bei Zimmertemperatur (21—25° C) durchgeführt.

Zur Messung des Blutdruckes dienten induktive tastlose Wegaufnehmer vom Typ Tr I der Fa. Hottinger-Baldwin-Meßtechnik<sup>1</sup>: zwei Spulen in Halbbrückenschaltung, die in einem angeschlossenen Trägerfrequenz-Meßverstärker (Hottinger, KWS/II-5) zur vollen Brücke ergänzt werden. Der Blutdruck wurde als Flüssigkeitsdruck auf eine Membran übertragen, die sich gegenüber der Stirnseite einer Spule befand<sup>1</sup>. Die Membran bestand aus einer 7,5  $\mu$  dicken Styroflorfolie (einer beidseitig goldbedampften Kunststoffolie) und besaß einen wirksamen Durchmesser von 0,9 cm. Auf der Spulenseite trug sie ein zentral mit Pattex aufgeklebtes Tonbandplättchen (BASE, 15  $\mu$  dick) mit einem Durchmesser von 0,36 cm. Die verstärkten Meßspannungen wurden an einem Oszillographen durch photographische Einzelaufnahmen von maximal 50 sec Dauer — in rascher Folge oder mit kurzen Pausen — über eine Gesamtmeßzeit von bis zu 3 Std registriert.

Zur Druckentnahme im Tier wurden aus Glasröhrchen von 1,5—1,6 mm äußerem Durchmesser kurze, an einem Ende dünn ausgezogene Kanülen in zwei Größen hergestellt. Das enge, sich gleichmäßig verjüngende Ende der zur Messung in der Leibeshöhle dienenden Kapillaren hatte an der Spitze einen äußeren Durchmesser von 0,62—0,65 mm und einen Innendurchmesser von 0,35—0,39 mm. Die in das Rückengefaß eingeführten Kanülen hingegen waren an ihrem feinen Ende leicht olivenförmig angeschwollen (größter äußerer Durchmesser  $\sim$ 0,43 mm), in der Flamme geglättet und besaßen an der Spitze eine Öffnung von  $0,22 \times 0,26$  mm. Die Länge des engeren Spitzenteiles betrug etwa 6 mm, die Gesamtlänge der Kapillare 12,4 mm.

Während des Versuches waren die Meßkapillaren über einen 2 cm langen, dickwandigen PVC-Schlauch mit einem 1,5 mm weiten Plexiglasrohr verbunden, dessen trichterförmig erweitertes Ende von der Druckmembran abgeschlossen wurde (Abb. 1a, b). Verschiedene Hähne und Seitenkanäle ermöglichten eine Unterbrechung der Druckübertragung vom Tier, eine Vergleichseinstellung der Membran auf atmosphärischen Druck, das Nachfüllen der Röhren mit Wasser. Es wurde stets durch Kochen entlüftetes destilliertes Wasser verwendet.

Die Eichung der Membranen erfolgte mit Wassermanometern. Zur Bestimmung der Drucke in der Leibeshöhle genügte eine statische Eichung. (Die Methode erlaubte eine Druckmessung bis zu  $\pm 0,5$  cm H<sub>2</sub>O, bezogen auf den atmosphärischen Druck.) Für die Druckermittlung im Rückengefaß (enge Kanülenspitze, s. o.) war jedoch

<sup>1</sup> Herrn J. WEBER von der feinmechanischen Werkstätte des Institutes danke ich für wertvolle technische Hilfe, der Fa. Hottinger (Büro München) für Beratung und Leihgabe eines Meßverstärkers zu Beginn der Arbeit.

eine dynamische Eichung notwendig, da es sich zeigte, daß bei konstantem Druck mit zunehmender Frequenz die Amplitudengröße abnahm. Die Eichpulse wurden durch den Kolben einer Tuberkulinspritze gegeben, dessen Bewegungen mit Hilfe eines stufenlos regelbaren Getriebes auf beliebige Wege und Frequenzen eingestellt werden konnten. Das Manometer bestand bei der dynamischen Eichung aus einem L-förmig gebogenen Glasrohr (lichte Weite: 1 mm), dessen langer Schenkel durch

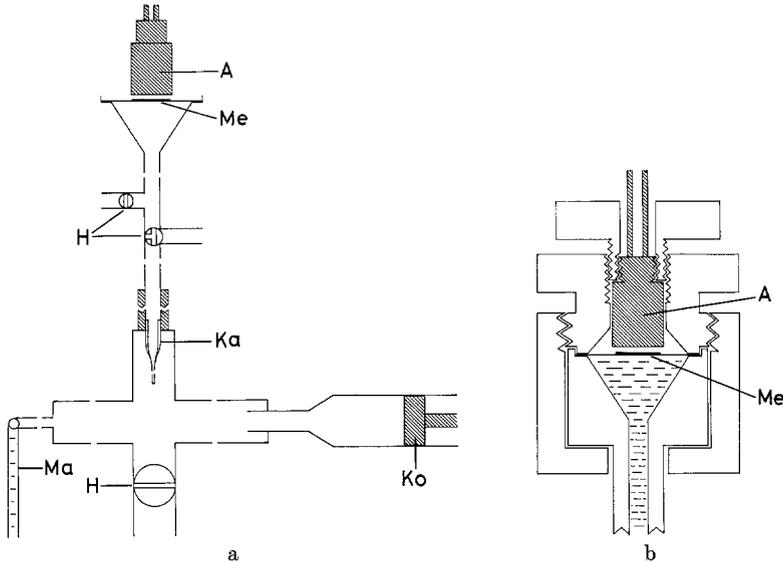


Abb. 1 a u. b. Das Druckaufnehmersystem; a in Verbindung mit der Eichapparatur, b Detail. (Das trichterförmige Endstück des Kanals mit der Membran befindet sich zusammen mit der Aufnehmerspule zum Schutz und zur Abschirmung in einem Gehäuse aus Mu-Metall.) A induktiver Aufnehmer; H Hähne; Ka Kanüle; Ko Kolben einer Spritze; Ma Manometer; Me Membran

Drehung des gesamten Rohres um  $90^\circ$  in senkrechte und waagrechte Lage gebracht werden konnte.

Der dynamischen Eichung lag folgender Gedankengang zugrunde: Wird bei senkrechter Manometerstellung eine Flüssigkeitssäule mit einer bestimmten Frequenz um einen bestimmten Weg ( $h_{x,s}$ ) verschoben, so ist ein Druck  $\Delta P_{h_{x,s}}$  aufzuwenden, der sich aus zwei Komponenten zusammensetzt: einem bekannten Anteil, der durch die Schwere gegeben ist und direkt in mm  $H_2O$  abgelesen werden kann, und einem zunächst unbekanntem Anteil, der zur Überwindung der Oberflächenkräfte und des Strömungswiderstandes nötig ist. Wird anschließend das Manometer in waagrechte Stellung gebracht, — bei gleicher Frequenz und einer Flüssigkeitsverschiebung über den gleichen Weg ( $h_{x,w} = h_{x,s}$ ), — so ist allein die zweite Druckkomponente maßgebend; die Größe der jetzt bestehenden Druckamplituden ( $\Delta P_{h_{x,w}}$ ) ist — da gleiche Strömungsverhältnisse herrschen — gleich dem unbekanntem Druckanteil bei senkrecht stehendem Manometer<sup>2</sup>. Wir

<sup>2</sup> Auf Grund der Kapillarkräfte des Manometers waren — bei gleichgroßen Amplituden — die absoluten Höhen der Druckamplituden bei senkrechter und waagrechter Manometerstellung nicht stets gleich groß. Dies darf jedoch unberücksichtigt bleiben, da die statischen Eichkurven in dem Bereich der Druckamplituden der dynamischen Eichung einen linearen Verlauf zeigen.

schreiben daher für die gesamte Druckdifferenz ( $\Delta P_{h_x, s}$ ), die bei der gegebenen Frequenz und bei senkrechter Flüssigkeitsverschiebung um den Weg  $h_x$  ( $h_x = h_{x, s} = h_{x, w}$ ) herrscht:

$$\Delta P_{h_x, s} = h_x \cdot \gamma + \Delta P_{h_x, w}. \quad (1)$$

$\gamma$  bezeichnet das Raumgewicht der Volumeneinheit; die der Schwere zugehörige Druckkomponente  $h_x \cdot \gamma$  ist aus der Manometerablesung bekannt.  $\Delta P_{h_x, w}$  kann andererseits auch derjenigen Druckdifferenz gleichgesetzt werden, die bei senkrechter Manometerstellung (und bei gleicher Frequenz) sich auf dem Oszillographenschirm durch eine gleichgroße Amplitudenhöhe wie  $\Delta P_{h_x, w}$  zu erkennen gibt:

$$\Delta P_{h_x, w} = \Delta P_{h_{x_1}, s} \quad \text{wobei} \quad h_{x_1} < h_x \quad (2)$$

Nach (1) gilt wiederum:  $\Delta P_{h_{x_1}, s} = h_{x_1} \cdot \gamma + \Delta P_{h_{x_1}, w}$ .

$h_{x_1}$  wird am Manometer abgelesen, für  $\Delta P_{h_{x_1}, w}$  läßt sich wieder die gleiche Überlegung wie für  $\Delta P_{h_x, w}$  anstellen. Schließlich erhalten wir für die anfangs gesuchte Druckdifferenz:

$$\Delta P_{h_x, s} = h_x \cdot \gamma + h_{x_1} \cdot \gamma + \dots + h_{x_n} \cdot \gamma + \Delta P_{h_{x_n}, w} \quad (3)$$

Wie  $h \cdot \gamma$  so geht auch  $\Delta P_{h_w} \rightarrow 0$  und kann schließlich vernachlässigt werden. — Die kleinen Werte, die unter der Meßmöglichkeit lagen, wurden aus nach Null durchgezogenen Kurvenabschnitten entnommen.

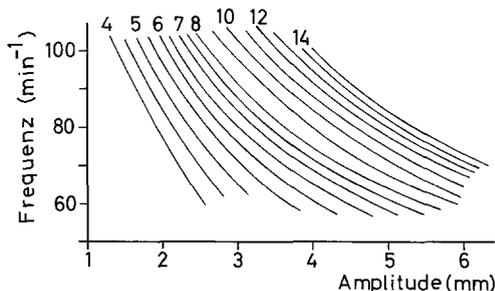


Abb. 2. Eichkurven. Membranantwort (Amplitude) in Abhängigkeit von der Frequenz für konstante Druckpulse (4—15 cm H<sub>2</sub>O)

Die Eichung erfolgte für 5 Frequenzen ( $F = 63; 72; 79,5; 90,4; 102 \text{ min}^{-1}$ ). Abb. 2 zeigt die Eichkurven. (Weitere Angaben bei BAYER, 1967.)

Bei der Eichung enthielten alle Rohrteile entlüftetes, destilliertes Wasser. Vor jedem Versuch wurde die Meßkanüle sowie das PVC-Verbindungsstück (s. o.) mit Arthropodenringer (6,5 g NaCl + 0,3 g KCl auf 1 l H<sub>2</sub>O) gefüllt, während in dem anschließenden Kanal bis zur Membran sich zu Beginn jeder Messung reines Wasser befand.

Zur Messung des vom Herzen geförderten Volumens wurden an die in das Rückengefäß (Ao und Ha) eingebundene Kanüle verschieden lange, dickwandige, also „starre“ PVC-Schläuche mit einem Innendurchmesser von 1,5 mm angeschlossen. Das distale Auslaufende des Schlauches konnte auf verschiedene Höhen eingestellt werden. Es tauchte während der Messung in reines dickflüssiges Paraffinöl so weit ein, daß der untere Rand der Öffnung des nahezu horizontal liegenden Schlauchendes sich etwa im Niveau der Öberfläche befand. Die herausgepumpte Flüssigkeit blieb somit vor der Verdunstung geschützt.

Als Auffanggefäß diente ein Behälter aus Polyäthylen. Anschließend wurde die Meßflüssigkeit über eine Glaskapillare aufgesaugt und das Wandern einer

Luftblase in einer Mikropipette abgelesen. — Die Länge des PVC-Schlauches war in der Regel so bemessen, daß nur herausgepumpter Ringer, nicht dagegen das leicht gerinnende Blut gemessen werden mußte.

Mit den im folgenden gebrauchten Bezeichnungen schließen wir uns SCHWARTZKOPFF (1954) an. — Dem in der Zeiteinheit geförderten Volumen ( $V/t$ ) wirkt der Druck  $P$  entgegen: Er enthält zwei Komponenten, eine statische  $P_s$  und eine dynamische  $P_w$ , die dem Strömungswiderstand  $W$  zuzuordnen ist. Für  $W$  gilt:  $W = P_w/S$ , wobei der Strom  $S = V/t$ . Meßkanülen und angeschlossene Schläuche lassen sich hinsichtlich ihres Widerstandes eichen, indem für verschiedene Drucke der Strom — von destilliertem Wasser — gemessen wird. Ein kontinuierlicher Strom setzte bei der Eichung erst bei einem Druck von rund 1,4 cm H<sub>2</sub>O ein, es ist der Druck, der zur Überwindung der Oberflächenkräfte notwendig ist. Eine weitere Erhöhung des Druckes um je 1 mm H<sub>2</sub>O führte bereits zu deutlichen Unterschieden der Ausstrommengen. (Der Widerstand von Kanüle und PVC-Schlauch wurde in jedem Falle für je drei Drucke, nämlich 13,8, 14,8 und 15,8 mm H<sub>2</sub>O berechnet.) Es zeigte sich, daß bei dem Eichdruck, bei dem ein Strom zu fließen beginnt, mehr auströmt, als im Versuch bei Verwendung der gleichen Kanüle vom Herzen gefördert werden kann. Daher war es nicht möglich, für die verschiedenen Meßvolumina der Versuche aus Eichkurven den Druck  $P_w$  zur Berechnung des überwundenen Widerstandes zu entnehmen (vgl. SCHWARTZKOPFF). Die bei den Ergebnissen angegebenen Widerstandswerte sind jeweils für einen Druck von  $P_w = 13,8$  mm H<sub>2</sub>O berechnet. Der Einfluß der Schlauchlänge macht sich unterhalb von 1 m nicht bemerkbar. Sie maß bei den Versuchen mit konstantem Widerstand der Leitung (Kanüle + Schlauch) 0,5 m (nur bei den Versuchen mit Salatfütterung auch weniger), bei den Versuchen mit konstantem  $P_s$  ( $P_s = 0$ ) variierte sie zwischen 0,5 m, 10 m und 25 m.

### III. Anatomische und histologische Untersuchungen

Eine Darstellung der Morphologie des Rückengefäßes und der ihm anhängenden Organe der Wanderheuschrecke findet sich bei ALBRECHT (1953) und, wesentlich vollständiger, bei NÜTTING (1951). Die von NÜTTING gegebene Beschreibung für die Verhältnisse bei den Acridiern, insbesondere die beiden Abbildungen von *Schistocerca*, treffen auch für *Locusta* zu. Hier wird auf die Zirkulationsorgane im Kopf sowie auf die Einstromostien des Herzens näher eingegangen werden.

Der mit Ostien versehene Teil des Rückengefäßes wird im folgenden als Herz bezeichnet. Die Aorta beginnt vor dem vordersten Ostienpaar, bei *Locusta* also im Prothorax.

#### 1. Das Herz

Das hintere Ende des Herzens ist blind geschlossen und durch ein Bindegewebsligament am 10. Tergit angeheftet. Das Herz besitzt 12 dorsale Einstromostienpaare, je eines in den drei Thoraxsegmenten und den Abdominalsegmenten I mit IX. Hinzu kommen insgesamt 7 ventrale Ausstromostienpaare, die in Meso- und Metathorax sowie den Abdominalsegmenten I mit V liegen, und zwar im Thorax kurz vor den Einstromostien, im Abdomen dagegen kurz hinter ihnen. Die Tätigkeit der ventralen Ausstromostien, durch die das Blut direkt in den Perivisceralsinus bzw. die thorakale Leibeshöhle gepumpt wird, ließ sich am lebenden Tier sehr deutlich beobachten.

Beim Freilegen des dorsalen Herzendes am lebenden Tier, wie es zur Druckmessung notwendig war, entstand des öfteren der Eindruck, daß auch aus dem letzten „Einstrom“-Ostienpaar Blut herausgepumpt werden kann. An 16 Tieren wurde daraufhin das Ostienpaar IX von dorsal freipräpariert — die dorsale Herzaufhängung in diesem Bereich also zerstört — und unter leichter  $\text{CO}_2$ -Narkose beobachtet<sup>3</sup>. Bei der über-

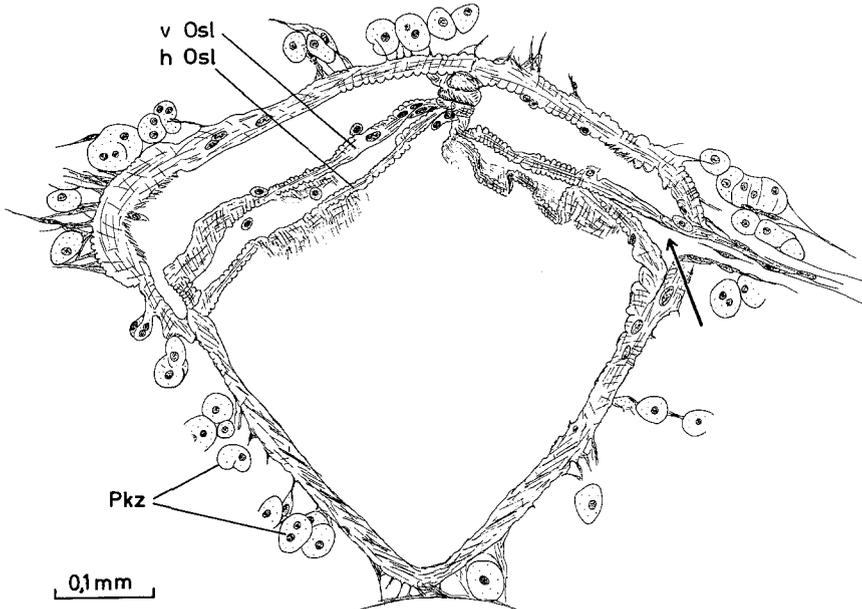


Abb. 3. Querschnitt durch den Einstromostien-Bereich des Herzens im 3. Abdominalsegment; links: vor der Ostienöffnung, beide Ostienlippen durchziehen das Herzlumen, — rechts: bereits der vordere, untere Beginn der Öffnung getroffen (Pfeil); *v Osl*, *h Osl* vordere und hintere Ostienlippe, *Pkz* Perikardialzellen

wiegenden Mehrzahl der Tiere erfolgte eindeutig ein Blutausstrom aus dem letzten Ostienpaar, jedoch nie kontinuierlich, sondern in periodischem Wechsel mit „normalen“ Herzkontraktionen. Während des Ausstroms erschien die betreffende Herzregion in der Regel weit und angeschwollen; auch die Ostien selbst erschienen meist weit und groß (s. auch S. 128).

Das Herz der vorderen Abdomenhälfte zeigte unter entsprechenden Bedingungen nie ein derartiges Verhalten. Ein histologischer Vergleich

<sup>3</sup> Ohne  $\text{CO}_2$  ist es infolge von Körper- und Atembewegungen, sowie der damit verbundenen starken Blutumspülung nicht möglich, einen Ausstrom einwandfrei festzustellen, reichliche Farbstoffzugabe hingegen führt zu einer sofortigen Schließreaktion der Ostien. Bei einem mäßigen  $\text{CO}_2$ -Strom ist ein regelmäßiger Herzschlag nicht selten.

von Querschnitten der abdominalen Einstromostien des 4. und 5. Segmentes mit denen des 9. Segmentes ließ jedoch im Bau der Klappen keinen prinzipiellen Unterschied erkennen.

Die spaltenförmigen Einstromostien öffnen sich nach dorsolateral, sie sind senkrecht zur Herzlängsachse orientiert. Die beiden Ostienlippen setzen sich als Klappen nach innen und vorne ins Lumen fort, wobei ihre mediodorsalen und ventrolateralen Ränder an einer gemeinsamen Ansatzlinie mit der Herzwand verwachsen bleiben. Dorsal hängen sie an einem medianen, leistenförmig ins Herzinnere vorragenden Längsmuskelstrang, ventrolateral sind die Enden etwas weiter nach vorne, leicht zipfelförmig, ausgezogen (Abb. 3). Die Klappen verhindern nicht den Rückstrom innerhalb des Herzens.

Die Ostien des Pterothorax sind im wesentlichen gleich denen des Abdomens gebaut. Sie liegen in den sog. „Dorsalampullen“, je einem erweiterten Herzabschnitt unterhalb des Meso- und des Metascutellum. Im Bereich jeder Ampulle setzt sich die hier sehr muskelkräftige dorsale Herzwand in eine Muskel- und Bindegewebsschicht fort, die sich rings an der Basis der Scutellarhöhle anheftet und somit diese nach ventral von der übrigen thorakalen Leibeshöhle abkammert. Die beiden großen Einstromostien öffnen sich nach dorsal, — also in den Scutellarraum, — die Ausstromostien dagegen ventrolateral nach vorne, nahe dem vorderen Ende des Scutellum.

Der Zufluß in die Scutellarhöhle erfolgt vor allem über die Scutellararme, in die das Blut aus den hinteren Flügelbezirken einströmt. Die übrige thorakale Leibeshöhle von *Locusta* steht lediglich im Bereich der hinteren seitlichen Scutumteile über ein Netz sehr feiner Kanäle mit dem hinteren Scutellarraum und den Scutellararmen in Verbindung.

Das vorderste Einstromostienpaar liegt am Hinterrand des Prothorax, wo Bindegewebsmembranen das Herz dorsal aufhängen. Infolge seiner geringen Größe ist es schwer zu finden, seine Tätigkeit konnte nicht beobachtet werden. Während im Abdomen im Bereich der größten intrakardialen Klappenausdehnung die Ostialregion etwa  $\frac{6}{10}$  des Herzumfanges ausmacht, ist sie im Prothorax auf etwa  $\frac{3}{10}$  beschränkt. Zum Unterschied gegenüber den abdominalen Ostien ragt nur die hintere Ostienlippe als Klappe nach innen und vorne weiter ins Lumen hinein. Sie ist wiederum seitwärts nach vorn ausgezogen und in ihrem ganzen Verlauf lateral an der Herzwand angeheftet, während sie mediodorsal einem Längsmuskelstrang ansitzt, der — im Querschnitt etwa klöppelförmig — ins Innere hineinhängt. Zwischen Ostienklappe und dorsaler Herzwand ist auf den Schnitten stets nur ein schmaler Spalt zu erkennen. Beide Wände zeigen eine kräftige Muskelschicht, mit blasenartig aufgetriebenen Wandabschnitten. — Über dem Ostienbereich begrenzen die dorsalen Aufhängungsmembranen einen Blutsinus.

Im Verlauf der Präparationen fiel auf, daß bei Weibchen, die bereits mit der Eiablage begonnen hatten, im Bereich des 6. und 5., z.T. auch 4. Abdominalsegmentes, das Herz deutlich vergrößert war und seine Wand offensichtlich eine wesentlich kräftigere Muskelschicht besaß. So erfährt also auch das Herz — wie andere Organe des Abdomens (s. UVAROV, 1966) — im Zusammenhang mit der starken Streckung des Hinterleibes während der Eiablage eine besondere Ausgestaltung.

2. Die Aorta und die Antennenorgane

Nach ihrem Eintritt in den Kopf ist die Aorta zunächst an der Ventralseite des großen Kopfluftsackes angeheftet, davor — im Bereich der Corpora cardiaca — an Bindegewebsmembranen aufgehängt: einmal an einem nach dorsal zu einem Luftsack ziehenden Strang, ferner an je zwei nach lateral ziehenden Membranen, die gemeinsam mit dem dorsalen Strang an der Aorta ihren Ursprung nehmen,

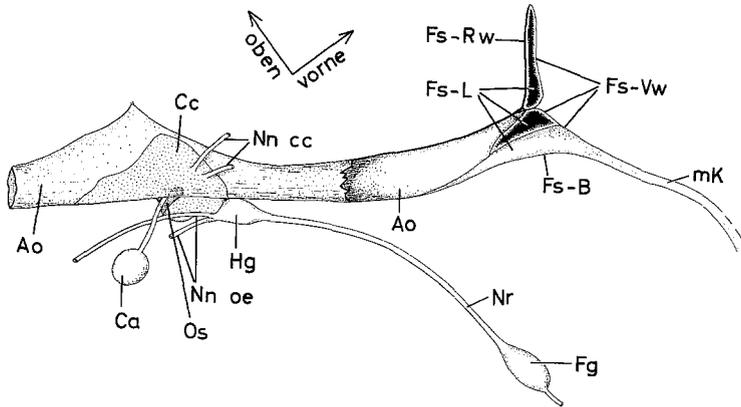


Abb. 4. Die Aorta im Bereich der Corpora cardiaca und ihre Mündung in den Frontalsack. Ansicht von rechts bzw. Sagittalschnitt; Nerv des *Ca* leicht nach hinten gezogen. *Ao* Aorta, *Ca* Corpus allatum, *Cc* Corpora cardiaca, *Fg* Frontalganglion, *Fs-B* Frontalsack-Boden, *Fs-L* Fs-Lumen, *Fs-Rw* Fs-Rückwand, *Fs-Vw* Fs-Vorderwand, *Hg* Hypocerebralganglion, *mK* medianer Blutkanal, *Nn cc* Nervi corp. card., *Nn oe* Oesophagealnerven, *Nr* Nervus recurrens, *Os* seitliche Öffnung der Aorta

jedoch auch seitlich an ihr ansitzen. In Dorsalansicht haben die 4 lateralen Membranen etwa das Aussehen eines flachen *x*. Die beiden hinteren Membranen ziehen zu den inneren Mandibelsehnen, die beiden vorderen zu den die Lobi optici umgebenden Geweben.

Die Corpora cardiaca (C.c.) treten in sehr enge Beziehung zur Aorta (Abb. 4). Sie bilden z.T. die Aortenwand selbst, wenigstens läßt sich an diesen Stellen an der Innenfläche der Drüsen keine eigene Gefäßwand erkennen. (Auf der Außenseite der C.c. wird im vorderen lateralen Bereich eine Fortsetzung der Aortenwand sichtbar.) — Unmittelbar hinter der Abzweigungsstelle der C. allat.-Nerven biegt die ventrale Aortenwand nach unten um und schließt so den Raum zwischen den beiden unteren C.c.-Loben nach hinten ab. Vor den Austrittsstellen der

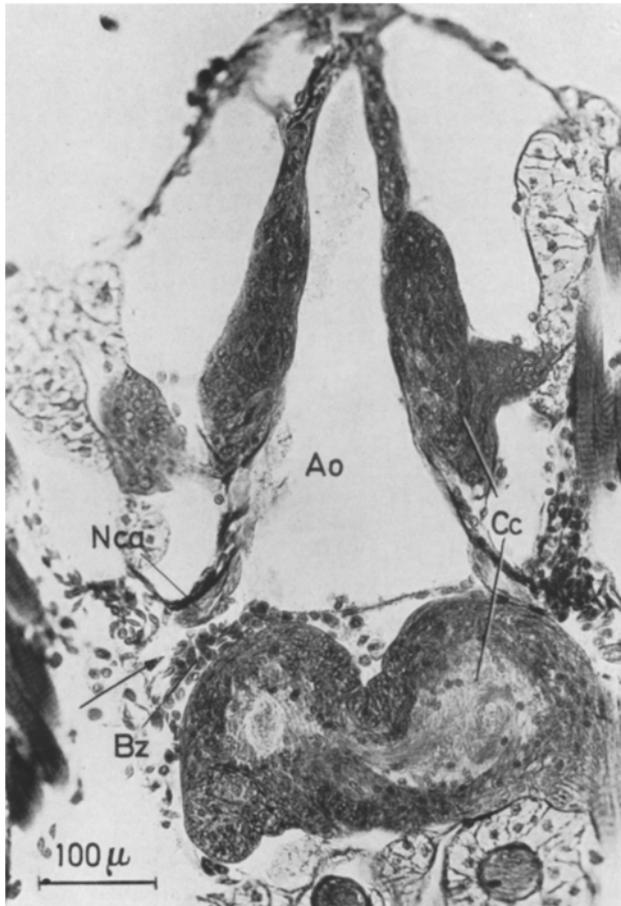


Abb. 5. Transversalschnitt im Bereich der Corpora cardiaca; Azan, 10  $\mu$ . Links seitliche Öffnung der Aorta getroffen (Pfeil). Ao Aorta, Bz Blutzellen, Cc Corpora cardiaca, Nca Nervus corporis allati

C. allat.-Nerven besitzt die Aorta zwei schmale nach vorne unten gerichtete Öffnungen (Abb. 4 und 5).

Über dem Hypocerebralganglion hat die Aorta bereits wieder eine vollständige, eigene Wand, deren dorsale und ventrale Teile sich allerdings in dem nach vorne folgenden Gefäßabschnitt bis zur Mündung deutlich voneinander unterscheiden: Die gewölbte Dorsalwand ist durch eine dichte Lage von Längsmuskelfasern gekennzeichnet, während die meist flach auf Fettgewebe ruhende ventrale Wand nur eine äußerst zarte Struktur und nur spärlich Muskelfasern aufweist, die vorwiegend in den Randpartien zu finden sind.

In Analogie zu den Verhältnissen manch anderer Insekten (vgl. etwa SCHNEIDER und KAISLING, 1959) mündet die Aorta in einen Frontalsinus oder *Frontalsack* (*Fs.*). Er steht mit den beiden Antennenampullen in Verbindung, die aus diesem Raum die Hämolymphe aufnehmen (Abb. 6).

Die Abb. 7 und 8 geben die Ansichten wieder, die man bei Präparation von vorne erhält (vgl. auch Abb. 4). Unmittelbar unter der Hypodermis liegt eine zusammenhängende Schicht von Luftsäcken; sie wurden bis auf die beiden großen lateralen Säcke (*Lsl* in Abb. 7) entfernt.

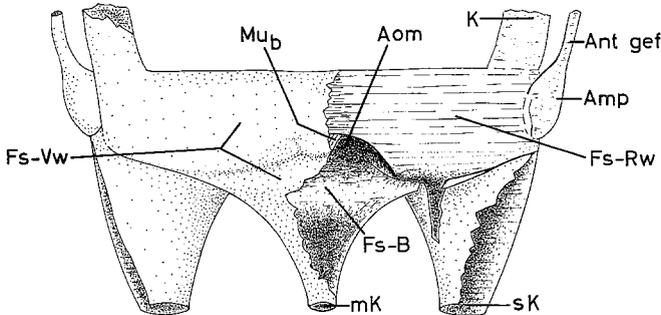


Abb. 6. Schema des Frontalsackes (*Fs*) und der ihn verlassenden Kanäle; nicht maßstabgetreu, s. hierzu Abb. 7 und 8. *Amp* Antennenampulle, *Ant gef* Antennengefäß, *Aom* Aortenmündung, *Fs-B* Frontalsack-Boden, *Fs-Rw* *Fs*-Rückwand, *Fs-Vw* *Fs*-Vorderwand, *K* Blutkanal, *mK* medianer Kanal, *Mu<sub>b</sub>* Muskelfasern, *sK* Seitenkanal

An der Mündungsstelle des Aortenrohres biegt dessen dorsale Wand nach oben um und weitet sich nach beiden Seiten zu der transversal ausgespannten Rückwand des Frontalsackes (*Fs-Rw* Abb. 6—8). Ihre Muskelfasern verbinden vorzugsweise die beiden Ampullen miteinander (*Mu<sub>1</sub>*, Abb. 8), ferner ziehen Fasern (*Mu<sub>2</sub>*) von den Ampullen nach ventral zum Pharynx.

Der Boden des Frontalsackes (*Fs-B*, Abb. 6—8) geht aus der Fortsetzung der ventralen Aortenwand hervor, die sich zunächst horizontal ausbreitet, etwa in Form eines Dreieckes, dessen Grundfläche nach vorne weist. Seine Seiten biegen aber vorne nach außen und nach ventral um (vgl. *S-Fs*, Abb. 8) und bilden zusammen mit den nach unten ziehenden Schenkeln der Rückwand des Frontalsackes je einen Kanal. Die beiden Kanäle führen also an der Außenseite der Muskeln 36 und 38 (Nummern nach ALBRECHT) und der Außenseite der zwischen diesen Muskeln liegenden Luftsäcke nach vorne-unten, zu den Pharynxseiten (s. Abb. 6, *sK*, und 8).

Die Vorderwand des Frontalsackes (*Fs-Vw*, Abb. 6—7) besteht aus einer Membran, die dorsal am oberen Rückwandrand ansitzt, lateral

an der Vorderfläche der Ampullen und der oberen Grenze der darunter befindlichen Muskelursprungsstellen (2, 3, 36, 38) entlangzieht und vorne ventral auf den beiden Luftsäcken (*Lsl*) mit dem ebenfalls hier ansitzenden Boden des Frontalsackes in Verbindung tritt. Hier bleibt jedoch in der Mitte eine Öffnung frei: Der Frontalsack verengt sich trichterförmig zwischen den beiden *Lsl* zu einem kurzen Kanal, der nach vorne

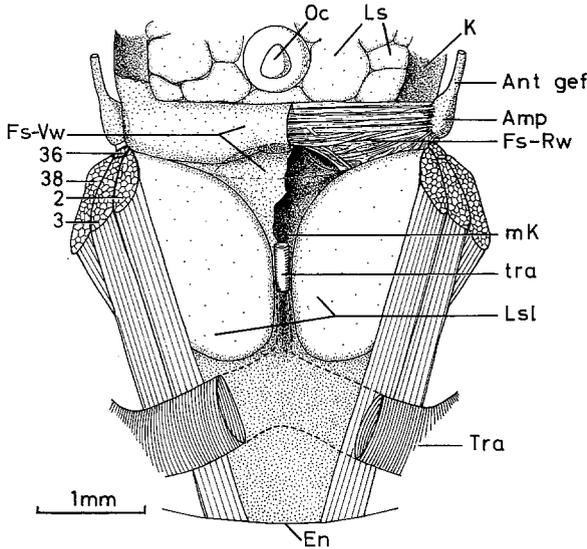


Abb. 7. Aortenmündung und Frontalsack (*Fs*), Ansicht von vorne nach dem Entfernen des Integumentes und der Tracheensäcke, einschließlich des großen medianen, vor dem *Fs* gelegenen Tracheensäckes, der sich dorsal an die kurze Trachee (*tra*) anschloß. *En* Epistomalnaht, *Ls*, *Lsl* Luftsäcke, *Oc* Ocellus, *tra*, *Tra* Tracheen. Nummern der Muskeln nach ALBRECHT (1953): 2 und 3 sind Retraktoren des Labrum, 36 ist ein Dilator des Pharynx, 38 inseriert am Hypopharynx (s. auch Legende zu Abb. 6; vgl. Abb. 4)

unten umbiegt, sich ventral der *Lsl* aber wiederum nach unten und den Seiten weit öffnet (*mK*, Abb. 6—7). Die vordere Wand des — noch engen Kanals — legt sich dem davor liegenden kurzen Tracheenstück (*tra*, Abb. 7) und, mehr oder minder weit, dem großen horizontalen Tracheenstamm (*Tra*) an, aus dem die kurze Trachee entspringt. Die hintere Wand des Kanals (d. h. die Fortsetzung des *Fs*-Bodens) setzt sich in eine Membran fort, die sich über Luftsäcke legt und sich an den Retraktormuskeln des Labrums (Nr. 2) anheftet.

Schließlich ist die Vorderwand des *Fs* unmittelbar über der Mündung des eigentlichen Aortenschlauches mit Muskelfasern verwachsen, die — eine kurze schmale Brücke bildend — eine nach vorne gerichtete Fortsetzung der dorsalen Aortenwand darstellen (Abb. 6, *Mu<sub>b</sub>*, 4 und 7).

Unmittelbar median vom oberen Rand der Antennenampullen führt aus dem Frontalsack auf jeder Seite ein röhrenförmiger Kanal (*K*, Abb. 6 und 7) nach dorsal: Der Blutstrom zieht von hier aus an den „Antennenfenstern“ (*Af*, Abb. 9) — dünnen Cuticularbezirken, an denen die Endocuticula fehlt — vorbei zu den Augen und teilt sich hinter den lateralen Ocellen weiter auf. Mit Ausnahme der Integumentseite werden die Kanäle

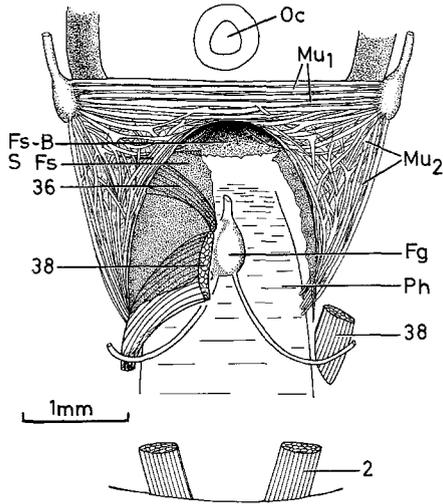


Abb. 8. Ansicht der gesamten Frontalsack-Rückwand von vorne. Die Muskeln 36 und 38 sowie die ihnen lateral anliegende, mediale Wand des Seitenkanals (*S-Fs* ventrolaterale Fortsetzung des *Fs*-Bodens) auf der linken Seite der Abbildung nach innen geklappt; rechts Präparation noch weiter fortgeschritten. *Fg* Frontalganglion, *Fs-B* Frontalsack-Boden, *Mu*<sub>1,2</sub> Muskelfasern der *Fs-Rw*, *Ph* Pharynx; s. auch Legende zu Abb. 7

von Luftsäcken und Fettkörper umgeben; vorne werden sie zunächst von einer Fortsetzung der *Fs*-Vorderwand begrenzt. Nach median ist kein dichter Abschluß vorhanden, so daß stets etwas Blut auch zur Mitte (Frons und Vertex) hin ausströmt. Beachtenswert erscheint der weite Blutkanal auf der Innenseite der — ihrer Funktion nach unbekannt (s. MAKINGS, 1964) — Antennenfenster. Sie zeigen nach Injektion mit Farblösung ins thorakale Herz stets sofort eine intensive Färbung.

Die Wandungen des Frontalsackes bestehen — mit Ausnahme der Rückwand — aus äußerst zarten Membranen. Sie sind in der Regel mit Fettkörperschichten bedeckt und daher nur schwer zu erkennen und zu präparieren. Weitere Bindegewebsmembranen, die an die beschriebenen Membranen anschließen, oder sie an den umgebenden Geweben anheften, wurden nicht verfolgt. — Insgesamt fällt auf, daß im Kopf

von *Locusta* ein wohl ausgebildetes, reiches System von Bindegewebsmembranen entwickelt ist.

Am Integument der Frons ist lateral — unterhalb der vorderen Antennenbasis und etwas tiefer als der untere Rand des medianen Ocellus — eine kurze, horizontale Naht zu erkennen (s. Abb. 9: *j*; Buchstabe nach ALBRECHT). Von ihr ragt nach innen ein Apodem vor. Ventral davon erstreckt sich eine Fläche mit deutlich dunklerer Färbung des Integumentes:

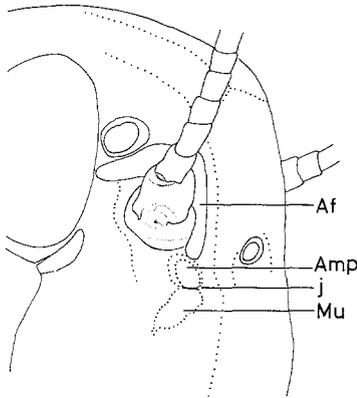


Abb. 9. Teilansicht des Kopfes von *Locusta*. *Af* Antennenfenster; *Amp* Integumentbezirk, der die Antennenampulle überdeckt; *j* äußere Naht eines Apodems; *Mu* Ursprungsfläche der Muskeln 2, 3, 36, 38 (vgl. Abb. 7). (Nummern der Muskeln und Buchstabe *j* nach ALBRECHT, 1953)

Sie markiert den Ursprung mehrerer Muskeln (2, 3, 36, 38; Abb. 7), die hier sowie an dem Apodem eine gemeinsame Basis besitzen. Unmittelbar über der Naht (*j*) hebt sich ein länglich ovaler, vorne und unten leicht gewölbter Bezirk ebenfalls deutlich von der umgebenden Cuticula ab; er kennzeichnet die Lage der darunter liegenden *Antennenampullen*. Ihre der Körperaußenseite zugekehrte Wand wird von der Hypodermis gebildet (Abb. 10 und 11). Die Ampulleninnenwand, die sich peripher an die Hypodermis anheftet, weist keine Zellgrenzen auf. Sie ist durch ein dichtes Maschenwerk von Fasern charakterisiert, die sich zu immer feiner werdenden Fibrillen aufzweigen und miteinander vernetzen. Im histologischen

Schnitt erscheinen längs und quer getroffene Faserteile über die ganze Wanddicke. Zwischen ihnen liegen im Cytoplasma die flachen, länglichen Kerne verstreut.

Über den gesamten dorsoventralen Bereich der Mitte der Ampulleninnenwand heftet sich die Fs-Rückwand an. Ihre Muskelfasern treten, wie man im Frontalschnitt (*Mu*, Abb. 11) erkennt, kurz vor ihrem lateralen Ansatz fächerartig auseinander und enden in Bindegewebsfasern, die sich mit denen der Ampullenwand dicht durchdringen und vernetzen.

Dem vorderen, unteren Ampullenende genähert findet sich die einzige Einstromöffnung. Die untere Ampullenwand löst sich hier von der medianen Wand und steigt als eine Klappe in das Innere der Ampulle, bis etwa zur Mitte, auf. Vorder- und Hinterrand der Klappe sind mit der Ampullenwand verwachsen. Der durch die Klappe innen begrenzte Einstromkanal weist also nach oben, in Richtung zum Antennengefäß.

Am oberen Ampullenende schließt sich die Ampulleninnenwand zu einem Rohr, dem *Antennengefäß*, das sich völlig von der Hypodermis löst, zur vorderen Scapusbasis zieht und sodann die ganze Antenne löst, zur vorderen Scapusbasis zieht und sodann die ganze Antenne

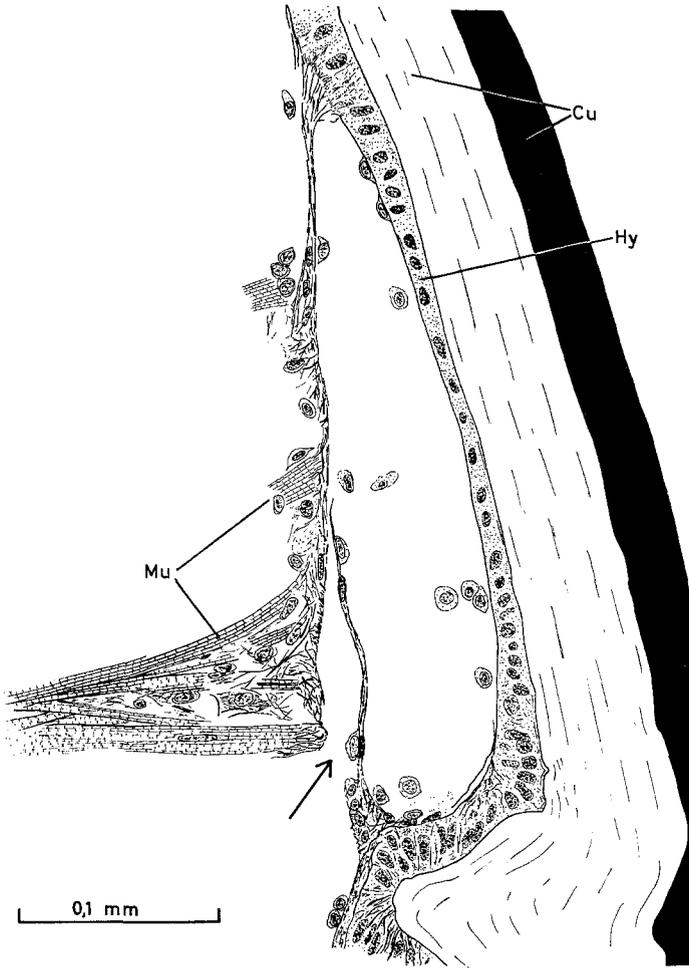


Abb. 10. Transversalschnitt durch eine linke Antennenampulle. Der Pfeil weist auf das Ostium und die Klappe hin. *Cu* Cuticula, *Hy* Hypodermis, *Mu* Muskelfasern, die die Ampulleninnenwände miteinander verbinden (Muskeln der *Fs-Rw*)

durchläuft. Im Innern der Antenne sieht man das Gefäß über größere Strecken den Nerven bzw. der Haupttrachee dicht anliegen, vereinzelt auch ist seine Anheftung durch zarte Bindegewebsligamente an den umgebenden Geweben zu erkennen. Etwa in der Mitte des letzten Antennengliedes besitzt das Gefäß — der einen Seite genähert

und hier mit der Hypodermis mehrfach verknüpft — eine nach distal gerichtete, leicht trichterförmige Öffnung.

Im Schnitt zeigt die Gefäßwand eine syncytiale Struktur, zwischen den beiden begrenzenden Membranen sind im Plasma lediglich die

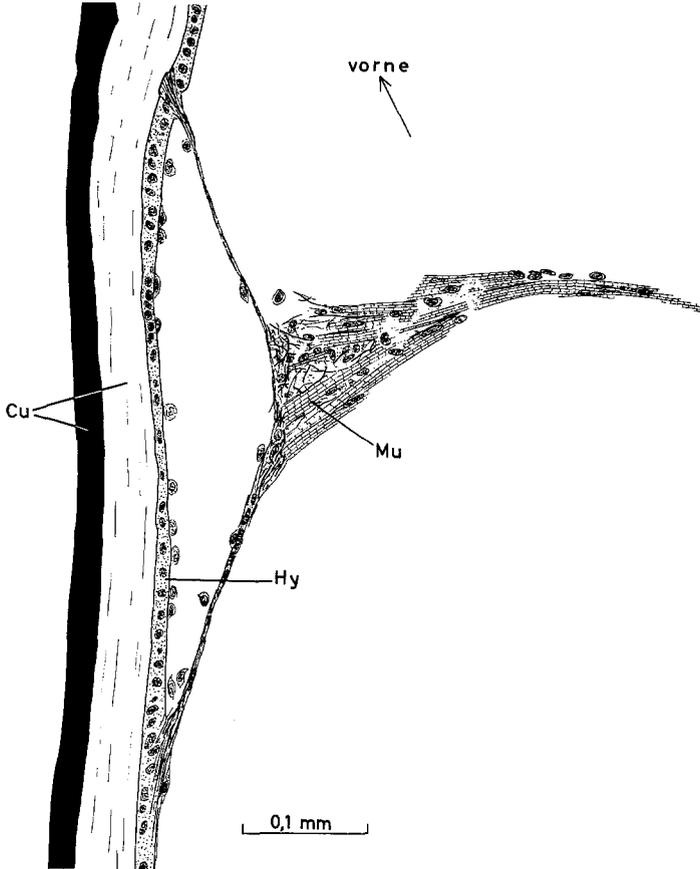


Abb. 11. Frontalschnitt durch eine linke Antennenampulle, Ansicht von dorsal; s. Legende von Abb. 10

flachen, länglichen Kerne zu sehen. In der Flächenansicht tritt eine sehr dichte und äußerst feine Quer- bzw. Zirkulärfaserung hervor. Im Gegensatz dazu durchziehen das Gefäß in der Längsrichtung etwas kräftigere und weniger dicht angeordnete Fasern, die sich deutlich als einzelne Fibrillen über längere Wandstrecken verfolgen lassen.

Bei Azanfärbung erscheint das Antennengefäß meist hellorange, zuweilen auch hellblau; Unterschiede seiner Struktur in Kopf und Antenne wurden nicht festgestellt. Die Fasern treten erst bei starker

Vergrößerung (etwa 800fach) und Anwendung von Phasenkontrast deutlich hervor; im Polarisationsmikroskop konnte eine Doppelbrechung nicht erkannt werden.

### 3. Beobachtung der Tätigkeit des Rückengefäßes und der Antennenorgane. — Diskussion

Die Aorta ist in ihrem ganzen Verlauf aktiv kontraktile. Durch eine Ligatur abgetrennte Teile zeigen weiterhin Kontraktionen, ebenso völlig isolierte und in Ringer eingebrachte Aortenstücke.

Bei Präparation von vorne läßt sich die pulsweise Füllung des Frontalsackes am besten verfolgen, wenn die Hinterwand des vor dem Frontalsack liegenden großen medianen Tracheensackes erhalten bleibt und nur dessen Vorderwand entfernt wird. Nach dem Eröffnen des Frontalsackes selbst wirkt sich der starke Blutausstrom aus der Aorta störend auf die Beobachtung aus. Der Puls der Antennenampullen sowie die Kontraktionen der sie verbindenden Muskeln ( $Mu_1$ , Abb. 8) sind zwar zu erkennen — sie entsprechen der Herzfrequenz —, aber es tritt meist sehr bald Stillstand ein. Die Beobachtung am lebenden Tier ließ keinen Schluß auf die Phasenbeziehung zwischen den Kontraktionen der Aorta und der die Ampullen erweiternden Muskeln zu. — Auf Grund der Morphologie ist anzunehmen, daß nur eine synchrone — oder weitgehend synchrone — Kontraktion (Erschlaffung) der Muskeln  $Mu_1$  und der Aorta vor dem retrocerebralen Drüsenkomplex, — wo ihre gewölbte Dorsalwand ja eine Längsmuskelschicht darstellt, — zu einer gleichzeitigen Erweiterung (Verengung) von Ampullen- und Aortenlumen führen sollte.

Eine Kopplung zwischen der Vergrößerung des Aortenlumens und der der Antennenorgane besteht nach CLEMENTS (1956) bei *Culex pipiens*. Bei *Periplaneta americana* jedoch sind nach JONES (in ROCKSTEIN, 1964) die Kontraktionen des Quermuskels, der die Ampullen verbindet, nicht mit denen des Rückengefäßes synchronisiert.

Während die Kontraktion der Aortenmuskeln *hinter* den Corpora cardiaca — sie verlaufen dort zirkulär — zu einer Verengung des Lumens führt, bewirkt sie — wie wir folgern — *vor* dem Drüsenkomplex, wo nur Längsmuskeln ausgebildet sind, eine Erweiterung. Die zeitliche Beziehung in der Tätigkeit der Aorta vor und hinter den C.c. ist uns nicht bekannt. Wenn die Muskeln ohne oder mit nur geringer Phasenverzögerung arbeiten, könnte der Mechanismus dazu dienen, den Rückstrom im vorderen Aortenende während der Dilatation des nach hinten anschließenden Rückengefäßes herabzusetzen.

Antennenampullen sind von den meisten Insektenordnungen bekannt. Sie wurden zuerst von PAWLOWA (1895) bei *Periplaneta* sowie anderen Schaben und Orthopteren beschrieben.

Histologisch sind in den Wänden der Ampulle und des Antennengefäßes von *Locusta* — im Gegensatz zu *Periplaneta* — weder Zellgrenzen noch Muskeln zu erkennen; eine Kontraktilität der Wände wird deshalb bei *Locusta* nicht angenommen. Für Blutzellen passierbare Seitenöffnungen, wie sie PAWLOWA in der distalen Hälfte des Antennengefäßes der Küchenschabe entdeckte, waren bei der Heuschrecke nicht zu beobachten.

Unter günstiger Beleuchtung läßt sich am intakten Tier der Puls des Antennengefäßes (die Frequenz liegt in der Größenordnung der des Herzens) sowie den pendelnden Vorstrom der Blutzellen erkennen. Eine Verletzung der Antenne, vor allem aber der Ampulle, ruft starkes Bluten hervor.

Nach den Beobachtungen von JAHN et al. (1937) an *Melanoplus differentialis* kann die Kontraktion der einzelnen Segmente des *abdominalen Herzens* simultan oder in Form von peristaltischen Wellen erfolgen, die gewöhnlich von hinten nach vorne fortschreiten, zuweilen jedoch auch in umgekehrter Richtung. An dem von ventral freigelegten, abdominalen Herzen von *Locusta* läßt sich, sobald sich ein koordinierter, regelmäßiger Herzschlag eingestellt hat, allein auf Grund der Beobachtung nicht entscheiden, ob peristaltische Wellen vorliegen oder nicht.

Leider konnte auch aus Filmaufnahmen, die an zwei etwa 1 Tag alten adulten Tieren gemacht wurden, keine schlüssige Antwort erhalten werden, da die Herzwände nicht während des gesamten Schlagzyklus genügend scharf zu sehen sind. Die dadurch bedingte Fehlerbreite bei der Bestimmung des Kontraktionsablaufes war so groß, daß die Berechnung lediglich folgenden Schluß zuläßt: Erfolgten die Kontraktionen im Bereich der Segmente II und III (nur hier konnte die Herzwand während der Kontraktion deutlich erkannt werden) nicht simultan, sondern sukzessiv, so muß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit größer als etwa 30 cm/sec gewesen sein (Herzfrequenz  $\sim 120$  Schläge/min)<sup>4</sup>.

Ob und in welchem Umfang verschiedene Aktivitätsabläufe am Herzen von *Locusta* stattfinden, bleibt offen. Es sei jedoch betont, daß am Herzpräparat deutlich erkennbare Kontraktionswellen nur während unregelmäßiger, in bezug auf einzelne Herzabschnitte unkoordinierter Schlagfolgen beobachtet wurden. — Den Phasenverlauf des Schlagzyklus an einer festen Stelle des Herzens von *Locusta* hat SCHLABRITZKY (1961) aufgeklärt.

#### IV. Ergebnisse der physiologischen Untersuchungen

##### 1. Der Blutdruck im Rückengefäß

Der Blutdruck wurde im Rückengefäß an folgenden Stellen gemessen: 1. in der Halsregion der Aorta (= Ao), 2. im Herzen des Abdomenansfangs zwischen dem ersten und zweiten Einstromostienpaar (= Ha) und 3. am Abdomenende zwischen dem 8. und 9. (= letzten) Ostienpaar (= He).

<sup>4</sup> Herrn cand. rer. nat. D. BILO danke ich für seine Hilfe bei den Filmaufnahmen.

Wegen technischer Schwierigkeiten wurde der gesamte Druckablauf im Rückengefäß aus getrennten Versuchsserien ermittelt. In einer ersten Meßreihe wurden allein die Druckamplituden des Herzschlages bestimmt. Die Höhen des diastolischen und systolischen Druckniveaus in bezug auf den atmosphärischen Druck sowie alle Drucke, die infolge extrakardialer Einwirkungen im Rückengefäß auftreten, werden einer zweiten Versuchsreihe entnommen; wir wollen sie im folgenden kurz als „statische Drucke“ bezeichnen.

Zunächst seien die Versuche behandelt, in denen die *Druckamplituden* des Herzzyklus (= Differenz von systolischem Druckmaximum und diastolischem Druckminimum) gemessen wurden.

Wie bei allen übrigen Druck- und Volumenmessungen wurden ausschließlich Weibchen ( $n = 38$ ) herangezogen. Sie hatten während ihrer Entwicklung nur Gras als Futter erhalten. Ihr Imaginalalter war im Mittel  $39,2 \pm 2,4$  Std. Das Körpergewicht wurde erst unmittelbar nach Versuchsende bestimmt und ist, da die Tiere der 3 Versuchsgruppen ja verschieden operiert waren, nur innerhalb der Gruppen für Vergleiche verwertbar. Es betrug im Durchschnitt  $1,298 \pm 0,2$  g. (An einigen Beispielen zeigte sich, daß das Gewicht nach der Messung etwas kleiner war als vor dem Versuch. Während der Präparation nach Beendigung der Druckmessung kann es — je nach der Meßstelle — zu einem mehr oder minder großen Blutverlust sowie zu einem Einstrom von etwas Ringer kommen.) — Innerhalb der Versuche trat irgendeine Beziehung zwischen Alter, Gewicht und Druckamplituden nicht in Erscheinung.

Nach Abschluß der unter  $\text{CO}_2$ -Narkose erfolgten Operation verstreichen etwa 15—20 min, bis die Blutdruckkurven — vor allem was die Herzfrequenz anbelangt — ein regelmäßiges Aussehen erhalten. Dieses wird dann im Verlauf der gesamten Meßzeit recht gleichförmig beibehalten. Unter günstigen Bedingungen kann eine Registrierung über Stunden erfolgen. Die mittlere Meßzeit betrug etwa 50 min.

Alle Druckkurven zeigen einen Wechsel zwischen gleichmäßigen Amplitudenfolgen, die nur durch Herzkontraktionen erzeugt wurden, und Perioden mit rhythmischen Überlagerungen von Atembewegungen, die eine deutlich langsamere Frequenz besitzen. Hinzu treten, meist nur kurzfristig, starke und sehr unregelmäßige Schwankungen auf Grund von Körperanstrengungen verschiedener Art (Bewegungen der Beine, Aufkrümmen des Abdomens u. ä.). Sie können zu einer völligen Unterdrückung der Herzkontraktionen führen. Das Ausmaß dieser Überlagerungen ist stark individuellen Schwankungen unterworfen. Neben ausgesprochen „ruhigen“ und wenig ventilierenden Tieren gibt es wiederum andere, die fast ununterbrochen Atembewegungen ausführen oder Befreiungsversuche unternehmen. Zur Auswertung von Druckamplituden und Herzfrequenz sind nur gleichmäßige Schlagfolgen ohne Überlagerungen brauchbar. — Auf das Phänomen von häufigen und periodisch wiederkehrenden Schlagpausen in der Aorta werden wir später näher eingehen.

#### a) Schlagfrequenz

Die Herzfrequenz ist weitgehend eine Funktion der Temperatur. Die Versuchstemperatur war bei den einzelnen Messungen etwas verschieden,

sie lag in der Regel zwischen 22 und 25° C (im Mittel bei 23,3° C für  $n = 38$ ). Abb. 12 zeigt die mittleren Frequenzen während der einzelnen Versuche, — einschließlich von Meßreihen, die später behandelt werden — in Abhängigkeit von den mittleren Versuchstemperaturen. Da für das angegebene Temperaturintervall eine lineare Beziehung angenommen werden darf, wurde die Regressionsgerade berechnet. — Aus der dargestellten Funktion läßt sich für den Temperaturbereich von 22—25° C ein  $\mu$ -Wert von 10470 und ein  $Q_{10}$  von 1,83 berechnen.

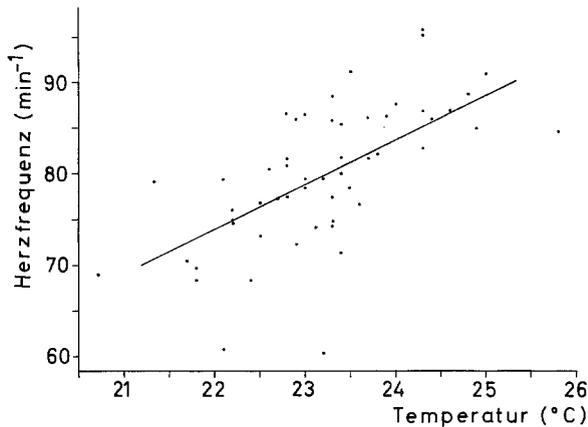


Abb. 12. Die Herzfrequenz in Abhängigkeit von der Temperatur während der Druckmessung im Rückengefäß (Mittelwerte von 55 Versuchstieren). Die Regressionsgerade wurde berechnet

Während der einzelnen Versuche ( $\sim 1$  Std) stieg die Temperatur im Durchschnitt um 0,3° C an. Aus der Regressionsfunktion der Abb. 12 wäre demnach im Verlauf der Meßzeit mit einer Steigerung der Frequenz von 1,5 Schlägen/min bzw. von 1,9% gegenüber dem Anfangswert zu rechnen. Dieser geringe Betrag ist zu vernachlässigen.

Die durchschnittlichen Schlagfrequenzen im Bereich der 3 Meßstellen, die sich aus den mittleren Herzfrequenzen der einzelnen Tiere errechnen, sind in Tabelle 1 (S. 100) zu finden.

Bei allen Druckbestimmungen in Aorta und Herz blieb die Schlagfrequenz während der gesamten Meßdauer weitgehend konstant. Die Streuung der individuellen Herzfrequenzschwankungen war — bei gegebener Temperatur — in der Regel geringer als die der mittleren Herzfrequenzen von verschiedenen Tieren.

Um beurteilen zu können, ob die Herztätigkeit unter den Versuchsbedingungen der Druckmessung vielleicht stark verändert ist, wurde — wegen ihrer leichten Bestimmbarkeit — die Schlagfrequenz von operierten und intakten Tieren verglichen. Als „intakte“ Tiere galten in diesem Fall nicht-operierte Heuschrecken, die auf die gleiche Weise wie die Versuchstiere festgelegt und kurze Zeit einem

CO<sub>2</sub>-Strom ausgesetzt wurden. Das abdominale Herz kann durch die paarigen, dorsalen „Tergitfenster“ beobachtet werden. Während etwa 2 Std wurden in kurzen Abständen die Zeiten für je 50 Schläge abgestoppt (9 Tiere). — Für den Zeitraum von 15—75 min nach Beendigung der CO<sub>2</sub>-Narkose — also für die Dauer, die der mittleren Versuchszeit der Druckmessungen entspricht — ergab sich eine mittlere Frequenz von  $81,5 \pm 1,5$  Schlägen/min (mittlere Temperatur: 23,9° C). Nach der Regressionsfunktion in Abb. 12 wäre für die operierten Tiere bei dieser Temperatur eine Herzfrequenz von 83,4 Schlägen/min zu erwarten. Die Differenz ist nicht signifikant. Während allerdings bei den Druckmessungen die Herzfrequenz auf einem weitgehend konstanten Niveau blieb, zeigte sie bei den intakten Tieren innerhalb einer entsprechenden Beobachtungszeit einen allmählichen Abfall, und zwar von 87 auf 74 Schläge/min (s. BAYER, 1967).

Wie bei den operierten Versuchstieren, so waren auch bei einigen nicht-operierten Heuschrecken Unregelmäßigkeiten in der Frequenz und — soweit dies nach der Beobachtung beurteilt werden kann — in der Amplitude vorhanden. Kurze Schlagpausen, die etwa der Dauer von 1—10 Herzschlägen entsprachen, traten von Zeit zu Zeit bei den meisten Tieren auf. (Ähnliche Stillstände wurden übrigens auch während der Druckmessungen bisweilen beobachtet.) Zu einer kurzfristigen Unterdrückung der Herzkontraktionen führten auch starke Körperbewegungen, die, ebenso wie starke Atembewegungen, während der gesamten Beobachtungszeit immer wieder erschienen.

#### b) Druckamplituden

Abb. 13 zeigt als Beispiel eine Druckkurve, die im Herzen des Abdomenanfangs (Ha) aufgenommen wurde. Nachstehende Tabelle (Tabelle 1) gibt in der letzten Spalte die mittleren Höhen der Druckamplituden an (s. auch Abb. 15).



Abb. 13. Blutdruckkurve im Herzen des Abdomenanfangs

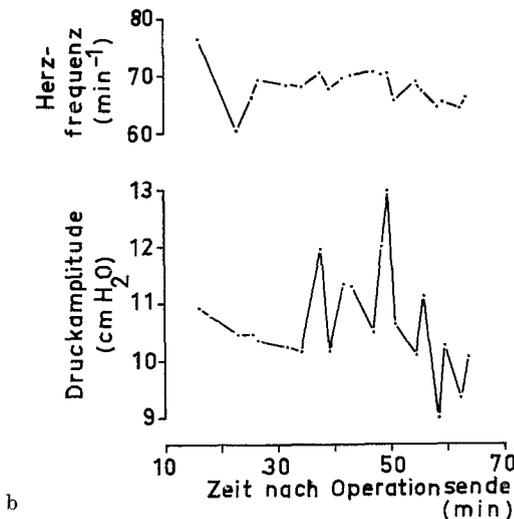
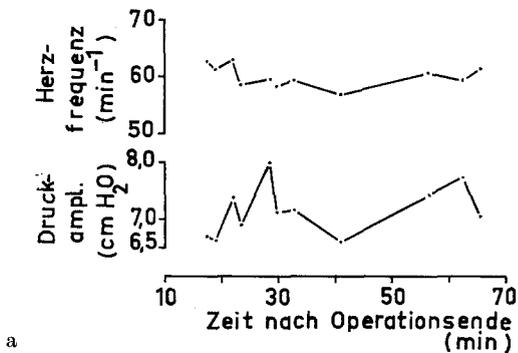
Die Höchstwerte der Druckamplituden erreichen im abdominalen Herzen 15,5 (Ha) bzw. 15,0 (He) cm H<sub>2</sub>O, in der Aorta maximal 7,1 cm H<sub>2</sub>O<sup>5</sup>.

Trägt man für jedes einzelne Tier die einander zugehörigen Druck- und Frequenzwerte gegen die Zeit auf (z.B. Abb. 14a und b), so entsteht deutlich der Eindruck einer positiven Abhängigkeit von Frequenz und Amplitude.

<sup>5</sup> Eine untere Grenze der Amplitudengröße kann nicht angegeben werden. Bei den Versuchen, deren Amplituden deutlich unter der mittleren Höhe lagen, ist stets mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die Kanülenspitze während der Messung durch Blutgerinnsel blockiert war. Eine derartige Vermutung ließ sich fast immer, wenn auch nicht ausschließlich, durch die Präparation nach Ende der Messung bestätigen.

Tabelle I. Übersicht über die Versuche zur Messung der Druckamplituden des Rücken-  
gefäßes. (Mittelwerte und mittlere Fehler der Mittelwerte)

| Meß-<br>stelle | Anzahl<br>der<br>Tiere | Alter<br>(Std nach<br>Im.htg.) | Körper-<br>gewicht<br>(g) | Tempe-<br>ratur<br>(°C) | Frequenz<br>(min <sup>-1</sup> ) | Druck-<br>amplitude<br>(cm H <sub>2</sub> O) |
|----------------|------------------------|--------------------------------|---------------------------|-------------------------|----------------------------------|--|
| Ao             | 11                     | 40,6 ± 6,9                     | 1,239 ± 0,035             | 22,9                    | 79,5 ± 2,3                       | 5,4 ± 0,1                                    |
| Ha             | 19                     | 37,1 ± 1,8                     | 1,284 ± 0,025             | 23,1                    | 79,4 ± 1,8                       | 9,4 ± 0,4                                    |
| He             | 8                      | 42,4 ± 5,5                     | 1,412 ± 0,061             | 24,5                    | 85,9 ± 2,2                       | 8,5 ± 0,7                                    |

Abb. 14a u. b. Druckamplituden und zugehörige Herzfrequenzen während der  
Versuchsdauer am Beispiel von 2 Tieren der Ha-Meßreihe. a *Locusta* Nr. 15;  
b *Locusta* Nr. 34

Für die einzelnen Tiere läßt sich jedoch eine derartige Beziehung  
wegen der meist zu geringen Anzahl von Meßwerten und der vielfach

sehr konstanten Frequenz im allgemeinen nicht berechnen. Nur bei einer Heuschrecke konnte eine positive Korrelation zwischen Frequenz und Druckamplitude statistisch schwach gesichert werden (Korrelationskoeffizient  $r = 0,58$ ;  $p = 0,007$ ; Abb. 14 b).

Werden hingegen die Druckamplituden aus allen Versuchen von einer Meßstelle in Abhängigkeit der Frequenzen aufgetragen (Abb. 16 und 17), so läßt sich für das abdominale Herz eine positive Korrelation nachweisen. Sie ist für He gut ( $r = 0,43$ ;  $p < 0,0002$ ), für Ha jedoch nur schwach ( $r = 0,20$ ;  $p = 0,009$ ) gesichert. — Eine Korrelation auch an Hand der mittleren

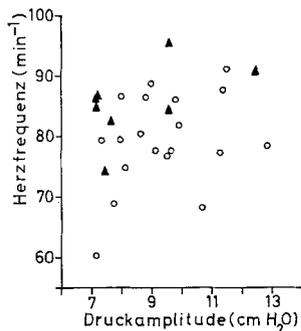


Abb. 15. Mittelwerte von Herzfrequenz und Druckamplitude bei den einzelnen Versuchstieren.  $\circ$  Ha ( $n = 19$ ),  $\blacktriangle$  He ( $n = 8$ )

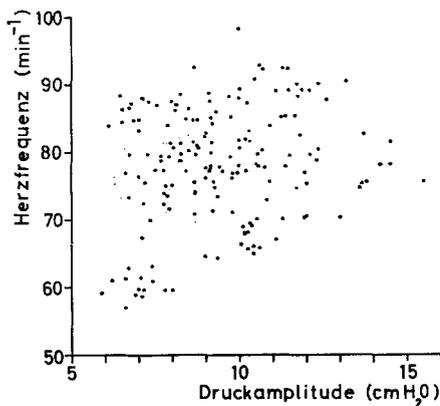


Abb. 16

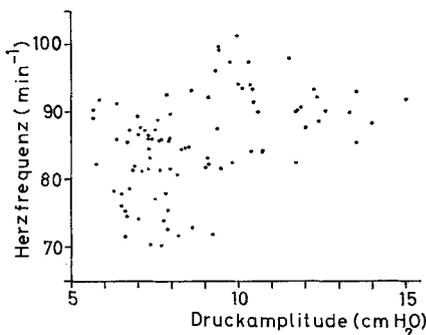


Abb. 17

Abb. 16 und 17. Alle Druckamplitudenwerte aus den einzelnen Versuchen in Abhängigkeit von den Herzfrequenzen

Abb. 16. Meßstelle Ha ( $n = 173$ )

Abb. 17. Meßstelle He ( $n = 91$ )

Frequenzen und mittleren Druckamplituden der einzelnen Versuchstiere nachzuweisen, ist nicht möglich (vgl. Abb. 15).

Kehren wir noch einmal zu den einander zugehörigen Zeit-Frequenz- und Zeit-Druck-Kurven der einzelnen Tiere (z.B. Ha) zurück, so bietet sich noch ein weiteres Verfahren an, die Beziehung zwischen Herzfrequenz und Druckamplituden zu untersuchen: Jeder Frequenz- und Druckamplitudenwert wird mit dem jeweils zeitlich vorangegangenen verglichen und das Vorzeichen der Differenz notiert (relativer Anstieg

von Frequenz bzw. Druckamplitude = ↗ bzw. ↘ = +, relativer Abfall = ↘ bzw. ↗ = -). Waren die Differenzen aufeinanderfolgender Werte gleich Null bzw. so gering, daß sie an der Grenze der Meßgenauigkeit lagen, so blieben sie unberücksichtigt. Des weiteren wurde die Vorzeichenkombination zugehöriger Frequenz-Druck-Paare vermerkt.

In ihrer Gesamtheit ( $n = 2 \times 117$ ; 14 Ha-Tiere) zeigen die einzelnen Frequenz- und Amplituden-Änderungen folgende Verteilung: Frequenz: ↗ = 64; ↘ = 53; Druckamplituden: ↘ = 61; ↗ = 56 (die Abweichungen der Einzelwerte von dem Erwartungswert  $\frac{117}{2} = 58,5$  für Zufallsverteilung sind nicht signifikant).

Wird nun die Verteilung, die bei zufälliger Paarbildung der Anstiegs- und Abfall-Werte von Frequenz einerseits und Druckamplitude andererseits zu erwarten wäre, mit der tatsächlich gefundenen verglichen, so ergibt sich folgendes Bild:

|                       | ↗↗   | ↘↘   | ↗↘ + ↘↗ | ↗↘   | ↘↗   | ↗↘ + ↘↗ |
|-----------------------|------|------|---------|------|------|---------|
| Erwartet <sup>6</sup> | 33,3 | 25,4 | 58,7    | 30,7 | 27,6 | 58,3    |
| Gefunden              | 45   | 37   | 82      | 19   | 16   | 35      |

Die Anzahl der gleichzeitig gleichgerichteten Änderungen (↗↗ + ↘↘ = 82) von Frequenz und Druckamplitude ist signifikant von der Anzahl gegensinniger Änderungen (↗↘ + ↘↗ = 35) verschieden ( $p = 0,0012$ ;  $\chi^2$ -Methode).

Im Gegensatz zum abdominalen Herzen zeigt die Aorta keine Abhängigkeit von Frequenz und Druckamplitude. (Bei Gegenüberstellung aller Frequenz- und Druckwerte errechnete sich ein negativer Korrelationskoeffizient, der jedoch statistisch nicht abzusichern ist.)

Eine Korrelation ist von Bedeutung für den Vergleich der Druckamplituden von Ha und He (s. Tabelle 1, S. 100). Da nämlich bei He im Mittel eine etwas höhere Temperatur herrschte als bei Ha, liegen auch die He-Frequenzen etwas höher. Besteht eine Korrelation zwischen Herzfrequenz und Druckamplitude, dann sind die Druckwerte vor einem Vergleich mit Hilfe von Regressionskoeffizienten ( $R$ ) zu korrigieren. Demzufolge wäre bei einer Frequenz, die im Mittel bei Ha vorlag ( $F = 79,4$  Schläge/min), für die Druckamplituden von He ein Mittelwert von 7,7 (statt 8,5) cm H<sub>2</sub>O zu erwarten ( $R_y = 1,27$ ). Die Differenz zwischen diesem Wert und der mittleren Druckamplitudengröße von Ha (9,4 cm) ist — unter der Annahme einer gleichen Streuung für diesen Frequenzbereich wie in dem bei der He-Messung tatsächlich vorgelegenen — statistisch zweifelhaft ( $p = 0,024$ ).

Im Gegensatz zur Herzfrequenz erwies sich während der Meßdauer die mittlere Höhe der Druckamplituden weit weniger konstant: Werden aus allen Zeit-Druckamplituden-Kurven (vgl. Abb. 14) die einander in Abständen von je 5 min

<sup>6</sup> Erwartungswert  $E_{ij} = \frac{n'_i \times n'_j}{n}$ , wobei  $n'_i(n'_j) =$  Anzahl von ↗ bzw. ↘ (↘ bzw. ↗).

folgenden Größen zu neuen Mittelwerten zusammengefaßt, so zeigen deren Verbindungslinien einen deutlichen, signifikanten Anstieg bei den beiden abdominalen Meßstellen. Die Neigungen der errechneten linearen Regressionsgeraden von Ha und He sind statistisch nicht verschieden ( $b_{\text{Ha}} = 0,30$ ;  $b_{\text{He}} = 0,39$ ;  $s_b\text{Diff.} = 0,0066$ , wobei  $p < 0,0002$ ). Sie zeigen bei Ha einen Anstieg der mittleren Druckamplitude um 21,7% innerhalb von 45 min, bei He um 20,6% in 55 min. An der Aorta war über eine Meßdauer von 35 min keine Zunahme der Druckamplitude zu verzeichnen.

Für die im Verlauf der Druckmessung auftretende Größenzunahme der Amplituden am abdominalen Herzen habe ich keine Erklärung.

### c) Statische Drucke (s. S. 97)

Die in diesem Abschnitt beschriebene Meßreihe wurde im Winterhalbjahr durchgeführt, d.h. die Heuschrecken waren mit Salat und jungen Weizenrieben gefüttert worden. Im übrigen herrschten die üblichen Versuchsbedingungen. — Die Tiere ( $n = 25$ ) waren  $37,3 \pm 1,3$  Std imaginalalt, ihr durchschnittliches Körpergewicht (Wägung nach Versuchsende) betrug  $1,203 \pm 0,32$  g, die Versuchstemperatur  $23,1 \pm 0,2^\circ\text{C}$ , die Herzfrequenz  $79,5 \pm 1,6$  Schläge/min.

Wir wollen die Druckkurven der 3 Meßstellen des Rückengefäßes getrennt betrachten. Alle Druckangaben beziehen sich auf den jeweiligen atmosphärischen Druck.

*Abdomenanfang (Ha; 9 Tiere).* — Im Herzen des Abdomenanfangs ist bei gleichmäßigem Herzschlag, d.h. bei *allein* durch *Herzkontraktionen* hervorgerufenen Amplitudenfolgen, der diastolische Druck ( $P_d$ ) in der Regel gleich Null. Abweichungen davon sind selten. Bei einer Heuschrecke, die fast ständig Körper- bzw. Abdominalbewegungen, insbesondere Aufwärtskrümmungen des Abdomens, zeigte, lag der diastolische Druck während der kurzen Perioden, in denen ein gleichmäßiger Herzschlag — ohne deutlich erkennbare Überlagerungen — erschien, bald bei  $+0,8$  cm  $\text{H}_2\text{O}$ , bald sogar bei  $+2$  cm  $\text{H}_2\text{O}$ ; dann stellte er sich aber auch hier wieder auf Null ein. Ein anderes Tier hingegen wies — neben  $P_d = 0$  — Abweichungen des diastolischen Druckes nach der negativen Seite auf, und zwar bis zu  $-0,6$  cm  $\text{H}_2\text{O}$ . Die Schwankungen von  $P_d$  überschreiten im allgemeinen nicht ein Druckintervall von  $\pm 1$  cm  $\text{H}_2\text{O}$ . Soweit sich der diastolische Druck im Verlauf eines einzelnen Versuches durchgehend — an Hand von gleichmäßigen Herzamplituden — verfolgen läßt, ist zu erkennen, daß er vom Tier während der Meßzeit auf einem recht konstanten Niveau gehalten werden kann.

Das Bild der Blutdruckkurven wird durch alle möglichen *Körperbewegungen*, vor allem Atem- und andere Abdominalbewegungen, in vielfältiger Weise variiert (Abb. 18a): Hierbei sind stets fast alle Drucke und Druckschwankungen positiv; negative Drucke treten meist nur kurz (in Form von „Spitzen“) auf. Die erreichten Extremwerte betragen  $+13$  und

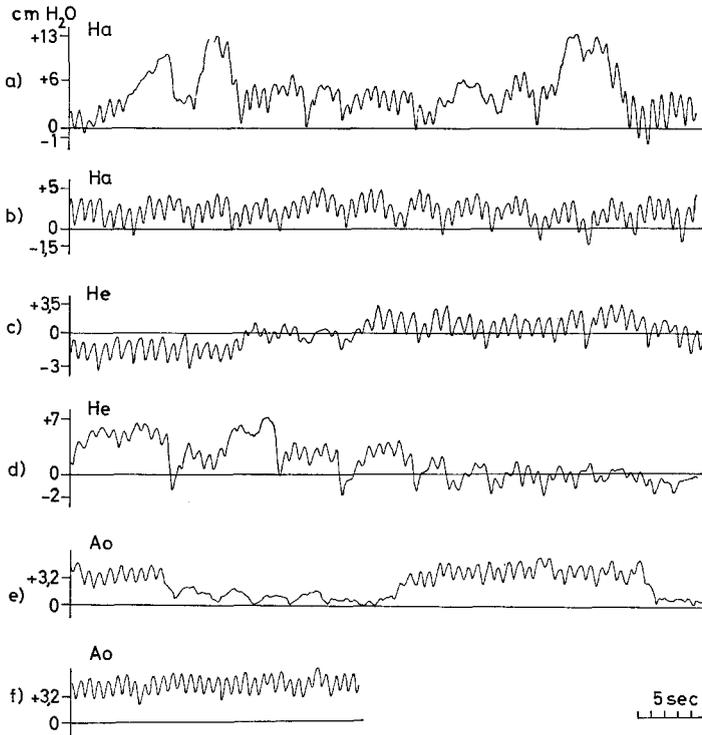


Abb. 18a—f. Statische Drucke im Rückengefäß. Das Nullniveau gibt den atmosphärischen Druck an. a und b Ha; c und d He; e und f Ao; a und d mit Körperbewegungen, b mit Atembewegungen. (Die Druckskala gilt nur für Druckniveaus und niedrigfrequente Druckschwankungen, nicht aber für die kurzzeitigen Herzschlagamplituden selbst)

—1,8 cm  $H_2O$ . Bei rhythmischen und stärkeren Atem- und Körperbewegungen kann der basale, diastolische Druck des Herzens länger über dem Nullniveau gehalten werden. Höhere Drucke jedoch, d.h. Drucke, die nicht wenigstens kurzfristig auf etwa +3 cm abfallen, können nicht länger als etwa 15 sec bestehenbleiben.

Die Frequenzen der *Atembewegungen* (Abb. 18b) schwankten in dem Bereich zwischen 9,6 und 27,2 pro min, die auftretenden Druckdifferenzen etwa zwischen 3,7 und 8,1 cm  $H_2O$ .

Die niedrigen Atemfrequenzen traten, und zwar mit hohen Druckdifferenzen gekoppelt, besonders während kurzer Atemperioden zu Versuchsbeginn auf. Im übrigen liegen die Atemfrequenzen kaum unter 15 pro min, die Druckamplituden gewöhnlich zwischen 4 und 5 cm  $H_2O$ .

*Herzende* (*He*; 8 Tiere). — Während bei *Ha* — bei gleichmäßigen, nicht durch extrakardiale Einwirkungen gestörten *Herzschlag*folgen — der diastolische Druck der Herzamplituden auf dem Niveau des atmosphärischen Druckes lag, ist bei *He* überwiegend der systolische Druck gleich dem Barometerdruck ( $P_s = 0$ ). Nicht zu selten pendeln jedoch die *He*-Amplituden um die Nulllinie, so daß diese bald den mittleren Druck, bald den systolischen oder auch den diastolischen Druck darstellt (Abb. 18c). Alle diese Möglichkeiten können innerhalb 1 min verwirklicht sein. Positive Amplituden (diastolischer Druck = 0) sind jedoch im allgemeinen nur über kurze Zeitspannen zu finden, kaum länger als 15 sec. Öfters sinkt auch der systolische Druck unter 0 und kann dann Werte bis  $-1,5$  cm  $H_2O$  annehmen; hierbei erscheint jedoch das systolische Druckniveau gewöhnlich nur in Form von weiten Bögen oder Wellen zwischen 0 und  $-0,9$  bis  $-1,5$  cm  $H_2O$ . In der Regel weicht der systolische Druck nicht mehr als  $\pm 1$  cm  $H_2O$  vom Nullniveau ab.

Bei *Körperbewegungen* (vgl. Abb. 18d) wurden im *Herzende* als Extremwerte Drucke von  $+11,8$  und  $-3,9$  cm  $H_2O$  gemessen. Im ganzen zeigt sich gegenüber *Ha* eine deutliche Verlagerung des mittleren Druckumfanges zur negativen Seite hin.

Die durch *Atembewegungen* verursachten Druckschwankungen lagen im Mittel zwischen  $-2,4$  und  $+3,4$  cm  $H_2O$  (Extremwerte:  $-2,7$  bzw.  $+4,1$ ). Die mittleren Amplituden betragen  $3,4$  cm  $H_2O$ , die mittleren Atemfrequenzen ca. 20 pro min (zwischen 9 und 29 pro min).

Die Lage des *mittleren* Druckniveaus zeigte wiederholt eine deutliche Abhängigkeit von der Stärke der Abdominalbewegungen. So sind bei stärkeren Druckschwankungen, wie sie meist zu Versuchsbeginn auftreten, im wesentlichen alle Drucke positiv, negative Drucke sind dann nur durch einzelne „Spitzen“ vertreten. Bei mäßig starken Atembewegungen hingegen liegt das Druckniveau niedriger, die mittleren Drucke nähern sich der 0-Linie. Erscheinen dann bei dem gleichen Tier regelmäßige *Herzschlag*amplituden, — ohne irgendwelche anderen Drucküberlagerungen, — so liegt das Druckniveau wiederum niedriger, der systolische Druck entspricht jetzt etwa dem atmosphärischen Druck.

*Aorta* (*Ao*; 8 Tiere). — Die Druckkurven der Aorta sind dadurch ausgezeichnet, daß stets alle Drucke positiv sind. Bei gleichmäßigem, *ungestörtem Herzschlag* war der mittlere diastolische Druck  $+3,2 \pm 0,2$  cm  $H_2O$  (Abb. 18f). Die seiner Berechnung zugrunde liegenden Mittelwerte schwankten zwischen  $+2,6$  und  $+3,9$ . Im einzelnen betragen die Grenzwerte  $+2,0$  und  $+4,9$ , bei der Hälfte der Tiere lag der diastolische Druck mindestens zeitweise über  $+4$  cm.

*Körperbewegungen* können wiederum starke Drucksteigerungen bewirken, der Höchstwert erreichte  $+11,2$  cm  $H_2O$ . — Mit dem Auftreten

von *Atembewegungen* wurde häufig das basale Niveau der Druckschwankungen angehoben, wiederholt zu etwa  $+4,5$  cm, es konnte jedoch auch vorübergehend auf  $+2$  cm absinken. Die Atemfrequenzen entsprachen mit Werten zwischen 14 und 28 pro min ganz den im abdominalen Herzen gemessenen; als durchschnittliche Atemfrequenz können etwa 21 pro min gelten. Die Amplituden betragen ungefähr 3 cm  $H_2O$ .

Ein gegenüber den Druckkurven des abdominalen Herzens auffallendes Charakteristikum der Ao-Kurven ist das häufige, periodische Auftreten von Herzschlagpausen (s. Abb. 18e). Gleichzeitig mit dem Aussetzen der Herzamplituden sinkt das Druckniveau — soweit nicht Atem- bzw. Körperbewegungen vorhanden sind — auf 0 bzw. auf einen

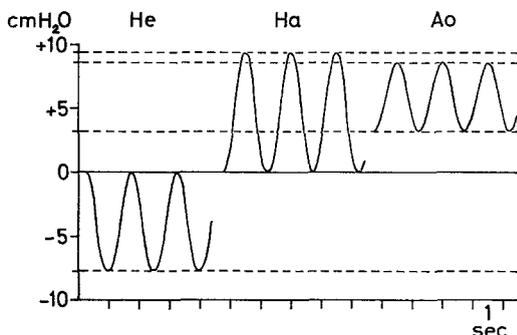


Abb. 19. Schema der Druckverteilung im Rückengefäß nach den Mittelwerten der einzelnen Versuche. Systolischer Druck von He gleich dem atmosphärischen Druck gesetzt; Herzfrequenz = 79,5 Schläge/min

zumindest wesentlich niedrigeren Druck ( $\leq +2$  cm) ab. Mit dem erneuten Einsetzen der Herzschlagamplituden steigt der basale Druck sogleich wieder steil zum alten diastolischen Druckniveau an. Häufigkeit und Dauer der Schlagpausen variieren von Tier zu Tier.

Die Längen der (nicht kontinuierlichen) Schlagperioden schwankten zwischen einigen sec und 60 sec oder darüber. Häufig fanden sich auch längere Schlagfolgen von mindestens 50 sec Dauer (= Dauer der photographischen Einzelaufnahmen bei der Registrierung) in beliebigem Wechsel mit kürzeren Schlagperioden, die im Mittel etwa 10 sec zählten.

Auch die Länge der Schlagpausen variierte erheblich: Neben Perioden, die die Zeit von 1 min überschritten (die längste, am Oszillographen abgestoppte Zeit war 76 sec), traten — besonders häufig — Pausenlängen zwischen 10 und 25 sec auf. — Wir werden in der Diskussion auf die Schlagpausen der Aorta näher eingehen (S. 127).

Die Ergebnisse aus der Messung der Druckamplituden und der statischen Drucke lassen sich in einem Schema (Abb. 19) zusammenfassen. Die Größe der Druckamplituden von He wurde in bezug auf die Frequenz, die den Ha-Amplituden zugrunde lag, „korrigiert“ (vgl. S. 102).

2. Der Blutdruck in der Leibeshöhle

Über Richtung und Stetigkeit der einzelnen Strömungsbahnen in der Leibeshöhle der Wanderheuschrecke ist wenig bekannt. Der direkten Beobachtung sind bei *Locusta* die Körperanhänge zugänglich: in den Antennen, Flügeln und Beinen strömt das Blut nach dem allgemeinen Schema des Insektenkreislaufes (s. S. 113 und 115). Bestimmte — nicht

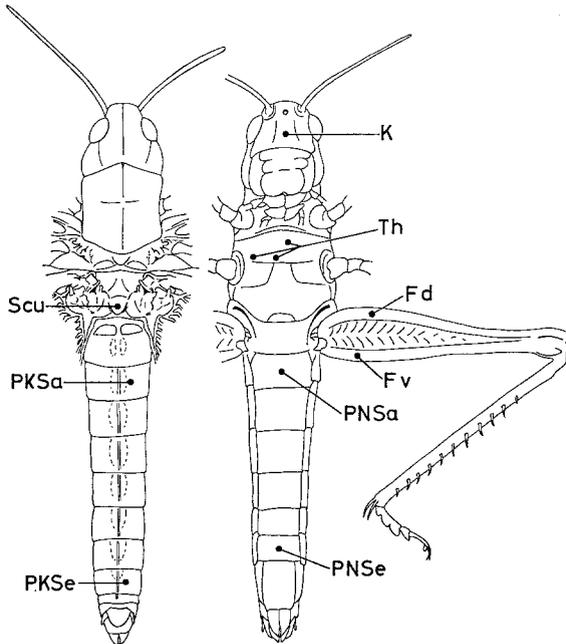


Abb. 20. *Locusta migratoria*. Kennzeichnung der Druckmeßstellen in der Leibeshöhle, s. Text

weiter behandelte — Blutbahnen ließen sich auch in der vorderen und dorsalen Region des Kopfes mit Hilfe von Farblösungen feststellen (s. S. 91). Geregelte und beständige Strömungsbahnen sind jedoch — wie bei anderen offenen Systemen (vgl. BURGER und SMYTHE, 1953) — nur am ruhigen bzw. sich gleichmäßig fortbewegenden Tier zu erwarten. Plötzliche Körperanstrengungen führen zu Stillstand oder vielfältigem Richtungswechsel der Blutströme, was bei *Locusta* am intakten Tier an den Beinen beobachtet werden kann.

Die Drucke in der Leibeshöhle von *Locusta* wurden in der Peripherie verschiedener Körperregionen, d. h. knapp unter der Hypodermis, gemessen. In Abb. 20 sind die einzelnen Meßstellen benannt. Sie werden im folgenden getrennt behandelt.

Während der Zucht waren die Tiere ( $n = 135$ ) mit Salat und Weizentrieben gefüttert worden. Ihr Imaginalalter war im Mittel  $36,9 \pm 0,6$  Std, das Körper-

gewicht (Wägung nach der Messung)  $1,375 \pm 0,014$  g. Die Versuchstemperatur betrug im Durchschnitt  $23,6 \pm 0,1^\circ$  C, die eigentliche Meßdauer 25 min.

#### a) Der Blutdruck im Perikardialsinus, PKS

Im Perikardialsinus erfolgten die Druckmessungen sowohl in Höhe der Ha- sowie der He-Meßstelle, und zwar unter den möglichst gleichen Versuchsbedingungen wie bei den Messungen im Herzen. Die Kapillare wurde in der Mitte des 2. und 8. Abdominalsegmentes etwas neben der dorsalen Medianlinie und schräg zur Körperoberfläche eingeführt, so daß ihre Spitze neben dem Herzen, meist unweit des Ostialbereiches, zwischen Perikardialzellsträngen zu finden war.

*α) Messung am Abdomenanfang, PKSa (24 Tiere).* Von etwa der Hälfte der Versuchstiere wurden Kurven erhalten, die nur wenige und ganz allmählich sich vollziehende Druckänderungen aufwiesen, die im wesentlichen also Druckniveaus darstellten (Abb. 21 a). Die Drucke waren ausnahmslos negativ, der Mittelwert der Messungen an 10 Tieren betrug  $-2,4 \pm 0,1$  cm H<sub>2</sub>O. Im einzelnen streuten die Drucke zwischen  $-1,3$  und  $-3,8$ , die Durchschnittswerte der Tiere zwischen  $-1,8$  und  $-2,7$ .

Alle Arten von Aktivität variieren den Blutdruck in Größe und zeitlichem Ablauf — wie bei den Kurven des Herzens — auf mannigfache Weise (Abb. 21 c). Positive Drucke, vor allem höhere, werden jedoch stets nur kurzfristig (gewöhnlich nicht länger als 3 sec) aufrechterhalten, meist nur in Form einer „Spitze“ mit steilem Anstieg und Abfall. Insgesamt fielen die durch Körperbewegungen verursachten Druckschwankungen in den Bereich von  $-4,5$  und  $+10$  cm H<sub>2</sub>O; die höchste momentane Druckdifferenz betrug  $10,9$  cm ( $-2,9/+8,0$ ).

Den rhythmischen Druckänderungen liegen Atembewegungen zugrunde (Abb. 21 b). Die Basen der Atemamplituden sind stets negativ, — sie stimmen mit dem Druckbereich ruhiger Perioden überein, — die Spitzen können unter, um oder bis zu  $+3$  cm H<sub>2</sub>O über dem atmosphärischen Druck liegen. Die Amplitudengröße selbst schwankte zwischen  $1,0$  und  $4,7$  cm H<sub>2</sub>O, die Atemfrequenzen zwischen 12 und 30 pro min (Mittelwert von 8 Tieren: 22,4).

Im allgemeinen besteht die Tendenz, daß mit kleiner werdenden Druckdifferenzen gleichzeitig ein Absinken des mittleren Druckes verbunden ist. So wird häufig bei kleineren Druckschwankungen, zumal wenn sie über längere Zeit andauern, die Nulllinie nicht überschritten.

*β) Messung am Abdomenende, PKSe.* Bei 5 von 8 Tieren stellten sich nur Druckniveaus ein. Sie waren stets negativ und lagen im Mittel bei  $-2,1$  cm H<sub>2</sub>O. Allerdings war hier die Streuung gegenüber PKSa größer: 3 Tiere hatten durchschnittliche Niveaus von  $-1,2$  cm, 2 Tiere von  $-3,4$  bzw.  $-3,6$  cm H<sub>2</sub>O; der tiefste Druck, der erreicht wurde, betrug  $-4,7$  cm.

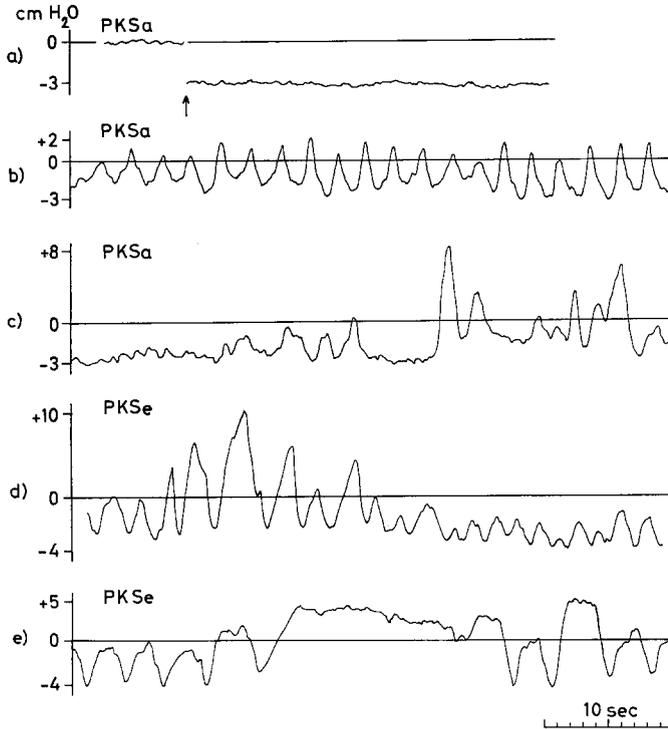


Abb. 21. Der Blutdruck im Perikardialsinus; a, b, c Meßstelle PKSa. Der Pfeil in a zeigt den Beginn der Druckmessung im Tier an; b mit Atembewegungen, c mit Körperbewegungen; d, e Meßstelle PKSe, Erläuterung im Text

Möglicherweise war bei den Niveaus von  $-1,2$  cm die Kanülenspitze durch Gewebe blockiert. Es ist auch denkbar, daß die zur Druckentnahme notwendige Festlegung des Abdomenendes ein abweichendes Verhalten hervorruft. Wegen der geringen Versuchszahl sei jedoch nicht näher auf einen Vergleich der Druckniveaus von PKSe und PKSa eingegangen.

Drei Versuchstiere fielen durch besonders starke Druckdifferenzen auf (s. Abb. 21d und e). Als Extremwerte wurden dabei Drucke von  $-6,7$  und  $+11$  cm  $H_2O$  gemessen. Bei einem der Tiere konnte ein positiver Druck bis zu 14 sec gehalten werden, wobei der anfängliche Druck von etwa  $+4,5$  cm über fast 6 sec bestehen blieb, um dann langsam gegen Null abzusinken.

#### b) Der Blutdruck im Perineuralsinus, PNS

Im PNS erfolgten die Druckmessungen ebenfalls am Anfang und Ende des Abdomens, und zwar ventral in der Mitte des 2. und 7. Segmentes. Während jedoch bei allen PKS-Messungen sich die Tiere in Ventrallage befanden, war dies bei den PNS-Versuchen nur z. T. der Fall: Die Druckbestimmungen am Abdomenanfang (PNSa) wurden zunächst bei Dorsallage (D) des Tieres ausgeführt, später

auch bei Ventrallage (V). Die Messungen am Abdomenende (PNSe) dagegen fanden ausschließlich in Dorsallage statt.

*α) Abdomenanfang, Dorsallage, PNSa-D* (14 Tiere). Druckniveaus mit nur geringen und langsamen Änderungen überwogen bei weitem. Sie lagen alle unter dem atmosphärischen Druck, im Mittel  $-3,9 \pm 0,3$  cm H<sub>2</sub>O. Im einzelnen fanden sich Abweichungen zwischen  $-0,4$  und  $-7,0$  cm vor. Nur 4 von insgesamt 14 Tieren zeigten bewegtere Druckkurven. Positive Drucke traten allein bei 2 Tieren auf, aber auch bei ihnen nur vereinzelt und kurzzeitig (Abb. 22a und b). Im Maximum erreichten sie, bei Körperbewegungen,  $+4,4$  bzw.  $+5,1$  cm H<sub>2</sub>O. Besonders bemerkenswert sind jedoch in dieser Versuchsserie die minimalen Drucke. Bei 2 Tieren wurden negative Drucke von  $-8,6$  cm gemessen, das mittlere Druckminimum aller Versuche betrug  $-5,9 \pm 0,6$  cm H<sub>2</sub>O.

Häufig fand sich bei langsamen Druckänderungen (um einige cm H<sub>2</sub>O) ein allmählicher Druckanstieg, aber ein steiler, stufenartiger Druckabfall.

Bei einem Tier, das, durch Atembewegungen bedingt, fast ständig Druckschwankungen zeigte, hatten die Druckamplituden das Aussehen von einzelnen, nach unten gerichteten Spitzen. Ihre obere Begrenzung lag zwischen  $-1,3$  und  $-2,9$  cm und entsprach dem negativen Druckniveau ( $-2,5$  cm; zwischen  $-1,8$  und  $-2,9$ ), das sich beim Aussetzen der Atemamplituden einstellte. Im Mittel betrug die Amplitudengröße  $3,8$  cm (8 Amplitudenfolgen), die Frequenz lag zwischen 12 und 17 (meist 16—17) pro min.

Im übrigen boten die Druckschwankungen ein recht ungleichmäßiges Bild, kleinere Wellen oder Zacken wechselten mit größeren Bögen oder stufenartigen Druckänderungen. Gewöhnlich überschritten diese Druckdifferenzen nicht eine Größe von  $3$  cm. Als Beispiel einer bewegteren Kurve mit größeren und schnelleren Druckschwankungen mag Abb. 22 (a und b) dienen. Innerhalb dieses Versuches fand sich auch die größte Momentendifferenz der PNSa-Messungen, nämlich  $8,2$  cm H<sub>2</sub>O ( $-3,8/+4,4$ ).

*β) Abdomenende, Dorsallage, PNSe-D.* Im Gegensatz zu der vorangehenden Versuchsreihe war jetzt statt des Abdomenanfangs das Abdomenende durch die am Integument befestigte Kanüle fest fixiert. — In der Umgebung der Kapillarenspitze fanden sich häufig viele Tracheensäckchen, z.T. auch viel Fettkörper und anderes Gewebe. So ist vielleicht die Tatsache, daß bei einigen Versuchen das Druckniveau auf 0 blieb bzw. nur leicht negativ war, auf eine Blockierung der Kanülenspitze durch Gewebe zurückzuführen. Dies mag insbesondere auch für die Tiere zutreffen, bei denen trotz erhöhter Aktivität keine größeren Druckschwankungen zu verzeichnen waren.

Soweit im Verlauf der Messungen nur Druckniveaus bzw. nur ganz geringfügige Druckschwankungen vorlagen, errechnete sich ein mittlerer Druck von  $-3,5 \pm 0,4$  ( $n = 6$ ), im einzelnen lagen die Drucke zwischen 0 und  $-5,3$  cm H<sub>2</sub>O.

Nur bei einem von insgesamt 15 Tieren konnten über die gesamte Versuchszeit hin — neben ruhigen Perioden (Druckniveau zwischen 0 und  $-4,4$ ; im Mittel bei  $-2,2$  cm H<sub>2</sub>O) — immer wieder sehr starke Druckänderungen (Atem- und Körperbewegungen verschiedenster Art)

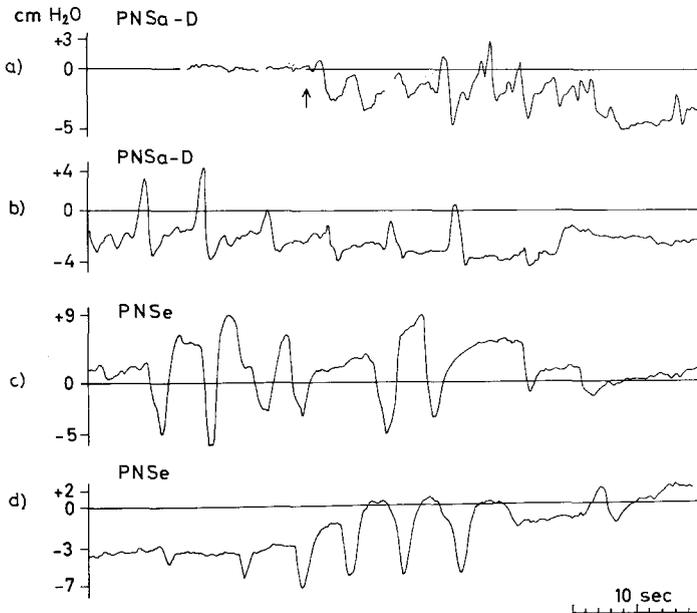


Abb. 22. Der Blutdruck im Perineuralsinus; a, b Meßstelle PNSa-D. Der Pfeil in a zeigt den Beginn der Druckmessung im Tier an; c, d Meßstelle PNSe-D. Erläuterung im Text

beobachtet werden (Abb. 22c und d). Zumeist handelt es sich um kurzfristige Druckschwankungen, die einzeln oder in einer Folge von 3 bis 4 Amplituden auftreten. Die erreichten Extremwerte betragen  $+9,6$  und  $-7,3$  cm H<sub>2</sub>O. Die größte Momentanschwankung war ebenfalls bedeutend:  $14,4$  cm ( $-5,8/+8,6$ ). Des weiteren fiel in diesem Versuch noch besonders auf, daß auch höhere positive Drucke länger aufrechterhalten werden konnten, und zwar bis zu einer maximalen Dauer von 10 sec: In diesem Beispiel erfolgte ein steiler Anstieg des Druckes bis zu  $+5,0$  cm, der dann langsam weiter auf  $+8,1$  cm angehoben wurde, um sodann wieder steil unter das Nullniveau abzufallen.

$\gamma$ ) *Abdomenanfang, Ventrallage, PNSa-V*. Die im Perikardialsinus (Abdomenanfang, Tier in Ventrallage = PKSa) gemessenen Blutdrucke weichen von denen, die im Perineuralsinus bei Dorsallage der Tiere (PNSa-D) aufgenommen wurden, nicht unerheblich ab. Vor allem erstaunt, daß das mittlere Druckniveau im PNS um 1,1 bzw. 1,5 cm H<sub>2</sub>O niedriger war als im PKS. Es lag nahe, zu prüfen, inwieweit die Körperlage eine Rolle spielt. So wurden in einer weiteren Versuchsserie erneut die Drucke im PNS an der gleichen Stelle (2. Abdominalsegment) wie bisher ermittelt, jetzt jedoch bei Ventrallage des Tieres. Ein

auffallender Unterschied zeigte sich zunächst darin, daß Druckschwankungen und vor allem positive Drucke bei PNS-V in vermehrter Anzahl und größerem Umfang auftraten als bei PNS-D.

Es ist zu schließen, daß dieses Ergebnis primär auf einer unterschiedlichen Verhaltensweise und damit auf einem verschiedenen Aktivitätszustand der Tiere in den beiden Versuchs-Körperlagen beruht. (Auch bei den PKS-Messungen hatten sich — im Vergleich zu PNS-D — im Verhältnis mehr „bewegte“ Druckkurven als ruhige Druckniveaus vorgefunden.)

Aus den Messungen von Versuchstieren, die im Verlauf der Registrierungen ausschließlich bzw. während längerer Perioden Druckniveaus unter 0 aufwiesen, errechnete sich ein mittlerer Druck von  $-3,6 \pm 0,4$  cm H<sub>2</sub>O ( $n = 10$ ) (PNSa-D:  $-3,9 \pm 0,3$ ). Der niedrigste Minimaldruck der einzelnen PNS-V-Tiere betrug  $-7,3$  cm H<sub>2</sub>O (PNS-D:  $-8,6$  cm). Der Durchschnittswert der Druckminima scheint mit  $-4,2 \pm 0,7$  cm stärker von dem durchschnittlichen Minimaldruck bei Dorsallage (PNS-D:  $-5,9$  cm) abzuweichen, die Differenz läßt sich aber — ebenso wie die der mittleren Drucke — statistisch nicht absichern ( $p = 0,07$ ). Im Gegensatz zu den PNS-D-Messungen ist jedoch hier der Unterschied zwischen dem mittleren Druckniveau und dem mittleren Druckniveau im Perikardialsinus (PKSa) nicht signifikant (vgl. Diskussion).

Innerhalb der PNS-Versuche kam es häufiger zu starken Körperanstrengungen, so etwa — neben kräftigen Atembewegungen — zu Aufkrümmungen des Abdomens oder „Befreiungs“-Bewegungen. Von 14 Tieren waren bei 6 positive Drucke vorhanden. Der Höchstwert betrug  $+6,7$  cm, das durchschnittliche Maximum der einzelnen Versuche  $+3,9 \pm 0,8$  cm H<sub>2</sub>O. Die positiven Drucke traten z.T. nur kurzzeitig — in „Spitzen“ — auf, z.T. konnten sie jedoch auch länger — je nach Dauer der sie erzeugenden Körperbewegung — aufrechterhalten werden, in der Regel kaum über 20 sec. So zeigte sich häufiger z.B. bei Aufbiegungen des Abdomens ein allmählicher Druckanstieg zu einem Plateau, das dann nach kurzer Zeit wieder durch einen steilen Druckabfall beendet wurde. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß positive Drucke (oder um 0 bzw. wenig darüber gelegene Drucke) bis zu etwa 1 min gehalten werden können. — Die Druckschwankungen können jedoch auch weitgehend auf den negativen Bereich beschränkt bleiben.

Die Extremwerte der PNS-V-Messungen insgesamt wurden zu  $+6,7$  und  $-7,3$  cm H<sub>2</sub>O bestimmt, der Spielraum des Druckes umfaßte also 14 cm (PNSa-D: 13,7 cm), die größte Momentendifferenz maß 7,8 cm H<sub>2</sub>O.

Eine Wirkung der Tätigkeit des ventralen Diaphragmas auf den Druck im Perineuralsinus konnte mit der angewendeten Methode nicht erfaßt werden.

## c) Der Blutdruck im Metascutellum, Scu

In den Flügeln strömt das Blut in den großen vorderen Venen nach distal. Aus den hinteren Flügelbezirken wird es durch die Tätigkeit der Dorsalampullen über die Scutellararme in die Scutellarhöhle gesaugt (S. 86). Druckmessungen im Metascutellum (bei Ventrallage des Tieres) sollten Aufschluß geben über die Größe dieser Ansaugkraft.

Wurde durch Öffnen eines Hahnes die Verbindung zwischen der in die Scutellarhöhle eingesetzten Meßkanüle und der Aufnehmersmembran hergestellt — unter gleichzeitigem Verschließen des Seitenkanales, über

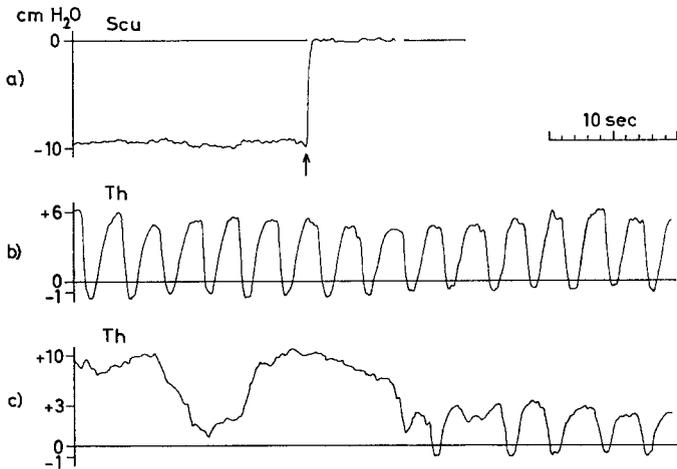


Abb. 23. a Der Blutdruck im Metascutellum, Meßstelle Scu; der Pfeil zeigt das Ende der Druckmessung im Tier an. b und c Der Blutdruck an der Ventralseite des Thorax, Meßstelle Th; b mit Atembewegungen, c zusätzlich mit Körperbewegungen

den zuvor der atmosphärische Druck auf der Membran stand, — so zeigte sich stets das gleiche Bild: die Druckkurve sinkt langsam ab, um sich schließlich — innerhalb von 20—90 sec — auf ein konstantes Niveau einzustellen. Das schließlich erreichte Druckniveau kann beträchtliche negative Werte annehmen, im Minimum  $-15,2$  cm  $H_2O$ . Der Mittelwert der Druckniveaus betrug bei 13 Tieren  $-9,3 \pm 0,8$  cm  $H_2O$  (Abb. 23a). Das höchste Niveau maß  $-5,9$  cm. Der Herzschlag wurde im allgemeinen auf den Kurven nicht sichtbar. (Möglicherweise sind Spuren von ihm bei einem der Tiere zu erkennen.) Druckänderungen der übrigen Leibeshöhle machten sich in keinem Fall bemerkbar, auch nicht bei starken Körperanstrengungen. Von den 13 Versuchstieren hatten 7 während der Meßzeiten eine ähnliche Aktivität, insbesondere der Abdominalbewegungen, wie bei den Druckbestimmungen in anderen Körperregionen gezeigt.

Im Scutellum wurden die niedrigsten Drucke der Leibeshöhle gemessen. Die Druckdifferenzen gegen den atmosphärischen Druck stimmen in ihrer absoluten Größe auffallend mit den im abdominalen Herzen auftretenden Druckamplituden überein (vgl. Ha, S. 99). Druckmessungen in den Dorsalampullen selbst wurden noch nicht durchgeführt.

#### d) Der Blutdruck im Kopf, K

Als Druckmeßstelle des Kopfes wurde die Region zwischen dem medianen Ocellus und der Epistomalnaht (Abb. 20) gewählt. Dieser Bereich befindet sich zwar in der geradlinigen Fortsetzung der Aorta, steht jedoch nicht in unmittelbarer Verbindung mit dem direkten Ausstrom aus der Aorta (s. S. 89). Die Kapillarenspitze wurde meist leicht tangential (einmal auch senkrecht) zur Frons — schräg von der Seite her — unter das Integument eingeführt, bald knapp unter die Hypodermis, bald etwas tiefer. Im Bereich der Kanülenspitze waren viele Tracheensäcke und -säckchen vorhanden. Bei 13 Versuchen befanden sich die Heuschrecken — wie bei PNS-D — in Dorsallage, bei 3 weiteren in Ventrallage. — Das Druckniveau lag im allgemeinen in der Höhe des atmosphärischen Druckes, es zeigten sich höchstens geringfügige Abweichungen (unter  $\pm 0,5$  cm H<sub>2</sub>O). Druckschwankungen wurden nie registriert. Die vielen Luftsäcke im Bereich der Kapillarenspitze übten offensichtlich eine Pufferwirkung aus (vgl. Druckmessung im Thorax und Diskussion).

#### e) Der Blutdruck im Thorax, Th

Die Ergebnisse der Druckmessungen im Thorax liefern ein recht uneinheitliches Bild und sind z.T. schwierig zu deuten.

Zunächst wurde bei 10 in Rückenlage fixierten Tieren die Meßkapillare median in der vorderen Hälfte des Basisternum des Mesothorax eingesetzt, gewöhnlich 0,5—1 mm tief. Unter der Körperdecke des Basisternum breitet sich eine Schicht von Tracheensäcken aus, so daß die Kapillarenspitze in dieser Versuchsgruppe zwischen, und häufig auch vor, Luftsäcken zu finden war. Ähnlich wie im Kopf wurden in dieser Meßreihe bei keinem der Tiere positive Drucke oder Druckschwankungen registriert. Das Druckniveau lag bei 0 oder leicht unter 0, bis minimal — 1,3 cm H<sub>2</sub>O.

An 10 weiteren Heuschrecken erfolgten Messungen bei Ventrallage. Bei einem Teil dieser Tiere kam die Kanüle nahe dem Hinterrand des Basisternum zu liegen: meist seitlich etwas vor dem Mesosternellum (vgl. Abb. 20). Gleiche Ergebnisse wie in der obigen Versuchsreihe stellten sich ein, wenn sich die Kapillarenspitze im *vorderen* Basisternumbereich befand oder die Tiere sich *ruhig* verhielten: Das Druckniveau erschien bei 0 oder wenig darunter (bis — 0,9 cm H<sub>2</sub>O). Offensichtlich bedingte aber die veränderte Körper- und Versuchslage bei den meisten Tieren eine andere Verhaltensweise: Sie zeigten vielfach sehr starke Körperbewegungen, vor allem auch Bewegungen des (völlig frei beweglichen) Abdomens. Von 10 Tieren waren 7 mindestens zeitweise aktiv (vgl. PNS und PKS, S. 112). In diesen Fällen wurden — wenn gleichzeitig die Kapillarenspitze nahe dem *hinteren* Basisternum-Rand lag — sehr hohe Druckschwankungen beobachtet, die fast völlig in den positiven Druckbereich fielen.

*Atembewegungen* bewirkten verschieden hohe, z.T. sehr regelmäßige Amplituden (Abb. 23 b). Als Beispiel seien die Werte von 3 Versuchs-

tieren angeführt. Die Atemfrequenzen zählten zwischen 13,2 und 26,4 pro min (im Mittel 18,3 pro min,  $n = 8$ ). Die Atemamplituden bewegten sich zwischen den Grenzwerten von  $-1,6$  und  $+9,0$  cm  $H_2O$ , wobei ihre Höhen selbst etwa zwischen 1,5 und 7,4 cm  $H_2O$  differierten.

Starke *Körperbewegungen*, wie etwa Aufkrümmungen des Abdomens bis fast zur Senkrechten, führten — je nach Dauer der Anstrengung — zu einem Gipfel oder Plateau, wobei Drucke bis zu  $+11,3$  cm  $H_2O$  erreicht wurden (s. Abb. 23c). Dabei konnten hohe positive Drucke über eine Zeit von mindestens 35 sec Dauer bestehen bleiben, um dann bei der Streckung des Abdomens wieder zum Ausgangsniveau abzufallen. — Andererseits herrschte auch bei lebhaften Tieren, sobald eine Ruhepause eingeschaltet wurde, ein Druckniveau von der Höhe des atmosphärischen Druckes.

Bei allen Druckmessungen im Thorax (Th) traten keine niedrigeren negativen Drucke unter  $-1,6$  cm  $H_2O$  in Erscheinung.

#### f) Der Blutdruck im Femur des Hinterbeines, F

Im Gegensatz zu allen übrigen Messungen befanden sich die Heuschrecken jetzt in Seitenlage, wobei sie mit den Beinen einen Polystyrolblock umgriffen. Im übrigen erfolgte die Festlegung mit den gleichen Hilfsmitteln wie bisher. Das Meßbein selbst wurde oberhalb des Kniegelenkes mit Wachs an einer Unterlage in der Horizontalebene, — also etwa in normaler Ruhestellung in bezug auf den Körper — fixiert, die Tibia war zunächst frei beweglich. Die Meßkanüle wurde im proximalen Drittel des Femurs, im Bereich des dicksten Schenkelumfanges, bald dorsal, bald ventral eingesetzt (vgl. Abb. 20). In der Hälfte der Versuche wies die Kapillarenspitze nach proximal, in der anderen Hälfte nach distal. In der Regel lag ihre Öffnung sehr oberflächennah, häufig in der Ebene des Integumentes. Während der Messungen blieb die Tibia entweder frei, oder sie wurde mit Hilfe eines Widerlagers teils in gestreckter, teils in angewinkelter Stellung gehalten, mitunter auch — aktiv oder passiv — hin und her bewegt.

Allgemein wird das Insektenbein dorsal in zentripetaler, ventral in zentrifugaler Richtung durchströmt. Diese Regel gilt auch für *Locusta*, allerdings nur für das ruhige Tier. Gesteigerte Aktivität kann zu Stillstand und zu Umkehr des Blutstromes führen. Für die Messung spielt es keine Rolle, ob die oberflächennah liegende Kapillarenspitze mit ihrer Öffnung nach proximal oder nach distal weist.

An der Ventralseite des Femurs traten Druckschwankungen, auch während starker Körper- bzw. Atemabdominalbewegungen, nur in ganz geringem Umfang auf. Im wesentlichen zeigten sich Druckniveaus, die bei 0 oder wenig unter 0 lagen, in der Regel zwischen 0 und  $-1,8$  cm  $H_2O$  (Minimum:  $-2,4$  cm  $H_2O$ , Durchschnittswert von 12 Tieren:  $-1,0 \pm 0,2$  cm  $H_2O$ ). Positive Drucke erschienen nur bei einem Tier, und auch bei diesem — innerhalb von 20 min — nur zweimal kurz hintereinander:  $+1,6$  und  $+2,4$  cm  $H_2O$ . Die Übertragung von großen Druckschwankungen der übrigen Leibeshöhle war also offensichtlich verhindert. Es ist denkbar, daß dafür die im Bereich der Kanülenöffnung vorhandenen Tracheen mitverantwortlich sind.

Tabelle 2. Zusammenfassung der Ergebnisse der Blutdruckmessung in der Leibeshöhle (alle Drucke in cm H<sub>2</sub>O)

| Meßstelle | Anzahl der Tiere [n] | Mittleres Druckniveau bei „Ruhe“ (n) | Druckminimum | Druckmaximum | Längste Dauer eines positiven Druckes [sec] | Maximale „Momentan“-Druckdifferenz | Druckumfang (Maximum minus Minimum) |
|-----------|----------------------|--------------------------------------|--------------|--------------|---|------------------------------------|-------------------------------------|
| PKSa      | 24                   | -2,4(10)                             | - 4,5        | +10,0        | 5,6   | 10,9                               | 14,5                                |
| PKSe      | 8                    | -2,1( 5)                             | - 6,7        | +11,0        | 14  | 13,6                               | 17,7                                |
| PNSa-D    | 14                   | -3,9                                 | - 8,6        | + 5,1        | 3,2   | 8,2                                | 13,7                                |
| PNSe      | 15                   | -3,5( 6)                             | - 7,3        | + 9,6        | 10  | 14,4                               | 16,9                                |
| PNSa-V    | 14                   | -3,6(10)                             | - 7,3        | + 6,7        | 60 ?  | 7,8                                | 14,0                                |
| Seu       | 13                   | -9,3                                 | -15,2        | (- 5,9)      |   |                                    | 9,3                                 |
| K         | 16                   | 0                                    |              |              |   |                                    |                                     |
| Th        | 20                   | 0 bis -1,3                           | - 1,6        | +11,3        | 35 ?  | 8,2                                | 12,9                                |
| F-d(v)    | 8(12)                | -1,7(-1,0)                           | - 4,7        | + 5,0        | 8   | 5,9                                | 9,7                                 |

Im Vergleich zur Ventralseite besaßen die an der Dorsalseite des Femurs gemessenen Druckniveaus im Durchschnitt einen deutlich kleineren Wert:  $-1,7 \pm 0,2$  cm H<sub>2</sub>O (8 Tiere). Im einzelnen streuten sie zwischen 0 und  $-3,6$  cm H<sub>2</sub>O. Die Differenz der mittleren ventralen und dorsalen Druckniveaus ließ sich jedoch statistisch nicht absichern ( $p = 0,022$ ), lediglich — wenn auch nur schwach ( $p = 0,0045$ ) — die ihrer mittleren Minima (dorsal:  $-2,4 \pm 0,3$ ; ventral:  $-1,5 \pm 0,2$  cm H<sub>2</sub>O). — Das von ventral nach dorsal bestehende Druckgefälle steht in Einklang mit der oben erwähnten Regel für die Richtung der Blutströme im Insektenbein. Offen bleibt jedoch, wie ein solches Druckgefälle zustande kommt, und ferner, in welchem Umfang ein direkter Blutaustausch in dorsoventraler Richtung, also nicht über das distale Ende des Beines, stattfindet.

An der Dorsalseite des Femurs wurden steile, den Atemamplituden der abdominalen Leibeshöhle vergleichbare Druckschwankungen nur einmal kurz beobachtet, und zwar in einer Folge von 5 Amplituden, die mit einer Frequenz von 21 pro min im Mittel den Druckbereich zwischen 0 und  $+4,6$  cm H<sub>2</sub>O überstrichen. Im übrigen hatten jedoch die Druckschwankungen, auch bei höchster Aktivität der Heuschrecken, einen weit geringeren Umfang als etwa in den

Sinus des Abdomens. Positive Drucke wurden bei 6 von 8 Tieren beobachtet, der Mittelwert der Maxima errechnete sich zu  $+3,3 \pm 0,6$  cm H<sub>2</sub>O. Die Höchstdauer, während der ein positiver Druck bestehen blieb, zählte 8 sec.

Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die an den einzelnen Meßstellen der Leibeshöhle (Abb. 20) ermittelten Drucke.

### 3. Zur Förderleistung des Rückengefäßes

Um das gesamte vom Herzen pro Schlag geförderte Volumen zu bestimmen, wäre es notwendig, alle Öffnungen des Rückengefäßes — es sind bei *Locusta* 41 — zu erfassen. (So verläßt z. B. ein Teil des durch ein abdominales Ostienpaar aufgenommenen Blutes das Herz sogleich wieder durch die Ausstromostien des nächsten Segmentes und so fort.) Wegen dieser Schwierigkeiten beschränkte ich mich darauf, Volummessungen nur an der Aorta und am Anfang des abdominalen Herzens durchzuführen. Die Meßstellen stimmen mit denjenigen der Druckmessungen (Ao und Ha) überein. Folgende Fragen sollten beantwortet werden: 1. Wieviel Blut wird in der Zeiteinheit durch das Rückengefäß zum Kopf — bzw. vom Abdomen zum Thorax gepumpt? 2. Wie antwortet das Herz auf Änderung des Strömungswiderstandes und auf statische Belastung; wie hoch liegt der maximale Druck, gegen den noch permanent Blut ausgeworfen wird, wie hoch der Gegendruck, der vom Herzen gehalten wird?

Der PVC-Schlauch, der an die in das Rückengefäß einzubindende Kanüle angeschlossen, war zu Versuchsbeginn — wie auch die Kanüle — mit Ringer gefüllt. Er blieb nach Beendigung der unter CO<sub>2</sub>-Narkose erfolgten Präparation noch etwa 20 min verschlossen. Wie aus den Druckmeßkurven hervorgeht, ist erst nach dieser Zeit ein regelmäßiger Herzschlag zu erwarten. Sodann wurde das in 5 min vom Herzen herausgepumpte Blutvolumen bestimmt (s. S. 83), wobei während der Messung kein der jeweiligen Fördermenge entsprechendes Flüssigkeitsvolumen der Leibeshöhle zugeführt wurde<sup>7</sup>. Eine kürzere Ausstromzeit zu wählen, ist nicht zweckmäßig, da andernfalls einige öfters auftretende Störfaktoren (Schlagpausen und Körperbewegungen) stärker ins Gewicht fallen dürften.

Die Schlagfrequenz läßt sich einmal am Ausstrompuls, zum anderen am abdominalen Herzen im Bereich der Tergitfenster bestimmen. Der erste Weg wurde nur anfangs, bei einem Teil der Versuche mit Salatfütterung (s. u.), eingeschlagen. Dabei zeigte es sich, daß die Frequenz während der Messung in der Regel nahezu konstant blieb, außerdem aber mit der unmittelbar danach an den Tergitfenstern gezählten im allgemeinen gut übereinstimmte. Bei der Hauptanzahl der Versuche wurde die Frequenz am abdominalen Herzen ermittelt, da diese Methode genauer

<sup>7</sup> Vorversuche hatten gezeigt, daß in der angegebenen Zeit mit einem annähernd gleichmäßigen Ausstrom gerechnet werden darf. Außerdem stellten sich keine abweichenden Ergebnisse ein, als bei einigen Heuschrecken während der Präparation — also vor der Messung — etwa ebensoviel Ringerlösung in die Leibeshöhle gegeben worden war, wie anschließend in 5 min Blut gefördert wurde.

ist und es ermöglicht, Zeiten für eine bestimmte Schlagzahl — in unserem Fall 100 Herzschläge — abzustoppen.

Im folgenden werden die pro Minute geförderten Volumina als „Minutenvolumina“ bezeichnet werden. Es bleibt stets zu berücksichtigen, daß es sich hier nur um einen Teil der vom Herzen in 1 min ausgeworfenen Blutmenge handelt (Austromostien!).

Zunächst waren Volumenmessungen an Heuschrecken vorgenommen worden, die während der Zucht Salat/Weizen-Fütterung erhalten hatten. Als nach der Umstellung auf Grasnahrung die gleichen Messungen an einer neuen Versuchsserie wiederholt wurden, ergaben sich kleinere Meßwerte. Als Ursache wird angenommen, daß der offensichtlich höhere Wassergehalt der Salat/Weizen-Nahrung ein höheres Blutvolumen bedingte (vgl. LEE, 1961) und damit einhergehend auch ein höheres Minutenvolumen verbunden war. Auf diese Frage wird später noch näher eingegangen werden (S. 123).

Die folgenden Ergebnisse wurden aus Versuchen mit 69 Tieren gewonnen, die mit Gras gezüchtet worden waren. Ihr durchschnittliches Alter betrug 37,6 Std nach der Imaginalhäutung, ihr — jetzt stets vor der Messung bestimmtes — mittleres Körpergewicht 1,185 g. Der Mittelwert der Herzfrequenz, 79,2 Schläge/min bei einer mittleren Temperatur von 23,3° C, zeigte große Übereinstimmung mit den bei den Druckmessungen gefundenen Werten. — Um eine strengere Vergleichsmöglichkeit der einzelnen Messungen zu erhalten, werden wir die Minutenvolumina stets auch pro Einheit des Körpergewichtes angeben. (Zwischen dem Körpergewicht und dem relativen, d. h. dem auf das Körpergewicht bezogenen Minutenvolumen besteht keine Korrelation.)

#### a) Zur Förderleistung des Rückengefäßes bei verschiedenen statischen Drucken. Meßstelle Aorta

In einer ersten Versuchsreihe wurden die von der Aorta geförderten Volumina bestimmt, und zwar zunächst bei konstantem Strömungswiderstand. Die Schlauchlänge zwischen Kanüle und Auffanggefäß betrug 0,5 m, insgesamt errechnete sich für einen Druck von 1,4 cm H<sub>2</sub>O (=  $P_w$ ) ein Widerstand von  $12,1 \frac{\text{cm} \cdot \text{min}}{\text{ml}}$ . Auf die Schwierigkeit der Bestimmung von  $P_w$  wurde bei Schilderung der Methode hingewiesen (s. S. 84). Es wurde stets der Widerstand für  $P_w = 1,4 \text{ cm H}_2\text{O}$  berechnet, da dieser Druck bei allen Leitungen überwunden werden muß, damit überhaupt ein Strom in Gang kommt. Bei der Beurteilung der geförderten Volumina ist daher neben  $P_w$  immer auch der angegebene Widerstand ( $W$ ) zu berücksichtigen.

Der statische Druck ( $P_s$ ) wurde, beginnend bei 0, schrittweise um je 1 cm H<sub>2</sub>O erhöht. Bei  $P_s = +3 \text{ cm}$  wurde noch von allen Tieren ein Volumen gefördert, und zwar in gleicher Höhe wie bei  $P_s = 0$ ; bei  $P_s = +4 \text{ cm}$  vermochte nur mehr eines von 5 Tieren ein Volumen auszuwerfen, das jedoch nur wenig unter dem Mittelwert der Tiere mit geringerer statischer Belastung lag. Die einzelnen Ergebnisse finden sich in Tabelle 3.

Tabelle 3. Übersicht über die Versuche zur Bestimmung der an der Aorta geförderten Volumina bei verschiedenem statischem Gegendruck ( $P_s$ )

| $P_s$<br>(cm H <sub>2</sub> O) | Anzahl<br>der Tiere | Imaginal-<br>alter (Std) | Tempe-<br>ratur<br>(°C) | Körper-<br>gewicht<br>(=G)<br>(g) | Minuten-<br>volumen<br>(=MV)<br>( $\frac{\mu l}{min}$ ) | $\frac{MV}{G}$<br>( $\frac{\mu l}{min \cdot g}$ ) | Herzfrequenz<br>(min <sup>-1</sup> ) | Schlag-<br>volumen<br>(=SV)<br>( $\mu l$ ) | $\frac{SV}{G}$<br>( $\frac{\mu l}{g}$ ) |
|--------------------------------|---------------------|--------------------------|-------------------------|-----------------------------------|---|---|--------------------------------------|--|---|
| 0                              | 16                  | 37,3                     | 24,3                    | 1,153                             | 15,21   | 13,2 ± 0,8  | 78,8 ± 2,3                           | 0,192                                      | 0,165 ± 0,01                            |
| +1                             | 5                   | 36,6                     | 22,2                    | 1,239                             | 19,64   | 16,0 ± 1,9  | 76,4 ± 1,8                           | 0,260                                      | 0,211 ± 0,03                            |
| +2                             | 5                   | 38,8                     | 22,0                    | 1,147                             | 15,14   | 12,9 ± 1,6  | 76,7 ± 4,5                           | 0,203                                      | 0,174 ± 0,03                            |
| +3                             | 5                   | 38,5                     | 22,4                    | 1,279                             | 13,85   | 10,9 ± 1,9  | 73,1 ± 5,1                           | 0,190                                      | 0,151 ± 0,02                            |
| +4                             | 1 <sup>a</sup>      | 32,0                     | 23,7                    | 1,245                             | 11,20   | 9,0   | 80,0                                 | 0,140                                      | 0,112                                   |

a s. Text

Tabelle 4. Übersicht über die Versuche zur Bestimmung der an der Aorta geförderten Volumina bei verschiedenem Strömungswiderstand (W)

| W<br>( $\frac{cm \cdot min}{ml}$ ) | Anzahl<br>der<br>Tiere | Imaginal-<br>alter<br>(Std) | Tempe-<br>ratur<br>(°C) | Körper-<br>gewicht<br>(=G)<br>(g) | Minuten-<br>volumen<br>(=MV)<br>( $\frac{\mu l}{min}$ ) | $\frac{MV}{G}$<br>( $\frac{\mu l}{min \cdot g}$ ) | Herzfrequenz<br>(min <sup>-1</sup> ) | Schlag-<br>volumen<br>(=SV)<br>( $\mu l$ ) | $\frac{SV}{G}$<br>( $\frac{\mu l}{g}$ ) |
|------------------------------------|------------------------|-----------------------------|-------------------------|-----------------------------------|---|---|--------------------------------------|--|---|
| W <sub>1</sub> = 12,1              | 16                     | 37,3                        | 24,3                    | 1,153                             | 15,2  | 13,2 ± 0,8  | 78,8 ± 2,3                           | 0,192                                      | 0,165 ± 0,01                            |
| W <sub>2</sub> = 34,0              | 5                      | 36,6                        | 22,7                    | 1,226                             | 17,6  | 14,3 ± 1,1  | 78,0 ± 2,2                           | 0,227                                      | 0,185 ± 0,02                            |
| W <sub>3</sub> = 70,0              | 9                      | 37,3                        | 23,6                    | 1,165                             | 9,1   | 7,7 ± 0,7   | 81,5 ± 3,7                           | 0,116                                      | 0,098 ± 0,01                            |

Tabelle 5. Übersicht über die Versuche zur Bestimmung der am Anfang des abdominalen Herzens craniad geförderten Volumina (Widerstand s. Text)

| Statischer Druck<br>(= $P_s$ )<br>(cm H <sub>2</sub> O) | Anzahl der Tiere  | Imaginalalter (Std) | Temperatur (°C) | Körpergewicht (=G) (g) | Minutenvolumen (=MV) ( $\frac{\mu\text{l}}{\text{min}}$ ) | MV/G ( $\frac{\mu\text{l}}{\text{min} \cdot \text{g}}$ ) | Herzfrequenz (min <sup>-1</sup> ) | Schlagvolumen (=SV) ( $\mu\text{l}$ ) | SV/G ( $\frac{\mu\text{l}}{\text{g}}$ ) |
|---|-------------------|---------------------|-----------------|------------------------|---|--|-----------------------------------|---------------------------------------|---|
| 0   | 7                 | 40,0                | 23,2            | 1,151                  | 15,1  | $13,3 \pm 1,2$   | $81,5 \pm 2,0$                    | 0,162                                 | $0,162 \pm 0,01$                        |
| +1  | 4(7) <sup>a</sup> | 35,9                | 23,1            | 1,186                  | 15,8  | $13,5 \pm 2,2$   | $84,8 \pm 4,6$                    | 0,174                                 | $0,150 \pm 0,02$                        |
| +2  | 5                 | 42,6                | 24,1            |                        |   |  |                                   |                                       |   |

<sup>a</sup> s. Text.

Die Maxima der Minuten- und Schlagvolumina, die bei  $P_s = +1$  cm H<sub>2</sub>O auftreten, lassen sich nicht absichern. Ob eine Beziehung zwischen geförderten Minutenvolumen und Schlagfrequenz besteht, wurde am Beispiel der Meßgruppe für  $P_s = 0$  in Tabelle 3 untersucht (Standardabweichung der Frequenz  $s = \pm 9,0$ ): es zeigte sich keine Abhängigkeit.

b) Zur Förderleistung des Rückengefäßes bei verschiedenem Strömungswiderstand. Meßstelle Aorta

In einer zweiten Meßreihe an der Aorta wurde der statische Druck konstant gehalten ( $P_s = 0$ ), der Strömungswiderstand dagegen durch Vorschalten verschieden langer Leitungen (s. Methode S. 84) variiert. Die Ergebnisse bringt Tabelle 4. Der Widerstand wurde jeweils für  $P_w = 1,4$  cm H<sub>2</sub>O (vgl. oben) berechnet.

Eine Erhöhung des Widerstandes um das 2,8fache, nämlich von 12,1 auf  $34 \frac{\text{cm} \cdot \text{min}}{\text{ml}}$ , bewirkte keine Änderung des Minutenvolumens. Die anschließende Steigerung des Widerstandes auf das Doppelte, von 34 auf  $70 \frac{\text{cm} \cdot \text{min}}{\text{ml}}$ , ließ das Minutenvolumen auf die Hälfte absinken. Die geringe Versuchsbreite erlaubt keine Aussage, ob und in welchen Grenzen eine lineare Beziehung zwischen Widerstand und Minutenvolumen besteht.

c) Zur Förderleistung des Rückengefäßes. Meßstelle Anfang Abdomen

Die Volumenmessungen am Beginn des abdominalen Herzens (Ha) wurden nur mit wechselnden statischen

Drucken ausgeführt. Der Strömungswiderstand der verwendeten Leitung war in allen Versuchen gleich dem Widerstand  $W_1$  für  $P_w = 1,4$  cm H<sub>2</sub>O.  $P_s$  wurde wiederum stufenweise um je 1 cm H<sub>2</sub>O erhöht. Die Ergebnisse sind in Tabelle 5 zusammengestellt.

Bereits bei einem statischen Druck von +1 cm H<sub>2</sub>O wurde nur mehr bei 4 von insgesamt 7 Tieren über eine Zeit von 5 min ein Volumen gefördert. Bei einem weiteren Tier wurde nur kurz Blut herausgepumpt (7  $\mu$ l). Über den statischen Druck von +2 cm H<sub>2</sub>O vermochte keines von 5 Versuchstieren eine Blutmenge zu heben.

Das abdominale Herz kann also im Versuch thorakalwärts nur bis zu einem statischen Druck von +1 cm H<sub>2</sub>O eine dauernde Blutverschiebung aufrechterhalten. In der Größe der Minutenvolumina besteht innerhalb des statischen Druckbereiches von 0 bis +1 cm H<sub>2</sub>O kein Unterschied. Man darf jedoch nicht vergessen, daß wir über die Tätigkeit der Ausstromostien bei veränderten hämodynamischen Bedingungen nichts wissen.

*Zu a) und b): Die Förderleistung.* — Von der Herzleistung soll hier nur der Anteil berechnet werden, der dem durch die Aorta kopfwärts geförderten Volumen zugehört (zur Gesamtleistung vgl. Diskussion, S. 130).

Die Leistung ist als Druckvolumenarbeit in der Zeiteinheit definiert:

$$L = \frac{V(P_s + P_w)}{t} \left[ \frac{\text{g} \cdot \text{cm}}{\text{min}} \right] \quad \text{oder} \quad \left[ \frac{\text{erg}}{\text{sec}} \right].$$

Es soll die Leistung für  $P_s = +3$  cm H<sub>2</sub>O berechnet werden, da gegen diesen Druck noch von allen Versuchstieren ein Minutenvolumen gefördert wurde<sup>8</sup>. Für  $P_w$  wird +1,4 cm H<sub>2</sub>O eingesetzt (vgl. oben und Methode; der Widerstand der Leitung ( $W$ ) beträgt  $12,1 \frac{\text{cm} \cdot \text{min}}{\text{ml}}$ ). — Bei der Eichung wurden Schlauch und Kanüle von einem kontinuierlichen Strom durchflossen. Im Gegensatz dazu handelt es sich während der Messung um einen diskontinuierlichen „Strom“, die Beschleunigungsarbeit ist jedoch zu vernachlässigen. — Das Minutenvolumen ( $V/t$ ) betrug im Mittel bei 5 Tieren  $13,9 \frac{\mu\text{l}}{\text{min}}$  ( $= 1,39 \times 10^{-2} \frac{\text{g}}{\text{min}}$ ). Somit folgt:  $L = 1,39 \times 10^{-2} (3,0 + 1,4) = 6,12 \times 10^{-2} \left[ \frac{\text{g} \cdot \text{cm}}{\text{min}} \right]$  bzw.  $1,0 \left[ \frac{\text{erg}}{\text{sec}} \right]$ . Die

<sup>8</sup> Nach Tabelle 3 liegt der statische Druck, gegen den durchschnittlich noch ein Volumen gefördert werden kann, zwischen +3 und +4 cm H<sub>2</sub>O. Dieser Befund stimmt gut mit den Ergebnissen der Druckmessungen überein, aus denen der mittlere diastolische Druck zu +3,2 cm H<sub>2</sub>O bestimmt wurde.

Berechnung für das größte bei  $P_s = +3$  cm  $H_2O$  geförderte Volumen  $\left(21,4 \frac{\mu l}{\text{min}}\right)$  ergibt eine Leistung von  $9,45 \times 10^{-2} \frac{\text{g} \cdot \text{cm}}{\text{min}}$  bzw.  $1,55 \frac{\text{erg}}{\text{sec}}$ .

Wird hingegen der an Hand der Druckmessungen bestimmte mittlere Aortendruck von  $+5,9$  cm  $H_2O$  herangezogen — unter der Annahme, daß gegen ihn ein gleich großes Minutenvolumen  $\left(13,9 \frac{\mu l}{\text{min}}\right)$  wie bei der direkten Volumenmessung gefördert werden kann — so finden sich für die Leistung  $8,2 \times 10^{-2} \frac{\text{g} \cdot \text{cm}}{\text{min}}$  bzw.  $1,34 \frac{\text{erg}}{\text{sec}}$ . Zur Berechnung des „mittleren“ Aortendruckes ist hier vereinfachend das arithmetische Mittel aus systolischem und diastolischem Druck genommen worden.

#### d) Das Blutvolumen

Das Blutvolumen von *Locusta* wurde an 10 Tieren, die mit Gras gezüchtet waren, näherungsweise bestimmt: An der Vorderseite des Kopfes wurde unerhalb des medianen Ocellus ein kleines Stück Cuticula sowie alles dahinter liegende Gewebe bis zur Aortenmündung entfernt. Darauf wurde das Tier mit senkrecht gestellter Körperlängsachse, Kopf nach unten, so fixiert, daß die Öffnung in der Stirne knapp in Paraffinöl eintauchte. Die ausgeflossene Blutmenge wurde nach etwa 30–45 min Ausstromzeit gemessen. Die so erhaltenen Werte stellen Mindestgrößen dar und sind bestenfalls als Maß für die frei zirkulierende Blutmenge zu betrachten. Das höchste Blutvolumen von  $193,3 \mu l/g$  wurde von einem 40 Std alten adulten Tier erhalten. Insgesamt ergaben sich folgende Durchschnittswerte:

| Anzahl der Tiere | Imaginalalter (Std) | Blutvolumen ( $\mu l$ )            | Körpergewicht (g) | Blutvolumen / Körpergew. ( $\mu l/g$ ) | Blutvolumen in % des Körpergew. ( $1 \mu l \sim 1,029 \text{ mg}$ ) <sup>9</sup> |
|------------------|---------------------|------------------------------------|-------------------|--|--|
| 10               | $36,8 \pm 1,7$      | $207,6 \pm 10,6$<br>( $s = 33,4$ ) | 1,178             | $175,9 \pm 5,5$<br>( $s = 17,4$ )      | $18,1\% \pm 0,6$   |

Ein Vergleich mit dem Blutvolumen einer anderen Wanderheuschrecke, *Schistocerca gregaria*, ist durch die Untersuchungen von LEE (1961) möglich.

Das durchschnittliche Imaginalalter meiner mit Gras gezüchteten Versuchstiere (s. Druck- und Volumenmessungen) betrug 38,2 Std ( $n = 100$ ). Für dieses Alter wäre bei Übertragung der Werte von *Schistocerca* auf *Locusta* — bei Annahme einer linearen Abnahme des Blutvolumens innerhalb des 2. Tages nach der Imaginalhäutung — ein Blutvolumen von  $183,4 \mu l/g$  zu erwarten. Meine Ergebnisse für *Locusta* stimmen hiermit gut überein. Wir werden im folgenden stets mit einem Blutvolumen von 18,3% des Körpergewichtes rechnen.

<sup>9</sup> PATTON (1962) bestimmte das spezifische Gewicht des Blutes bei verschiedenen Insektenordnungen. Der hier übernommene Wert von 1,029 wurde an Larven von *Periplaneta* und *Leucophaea* gemessen.

Für die im Versuch (s. o.) an der Aorta und am abdominalen Herzen in kranialer Richtung geförderten Minutenvolumina ergibt sich somit ein Durchschnittswert von 7,3% des Blutvolumens (spez. Gew. des Blutes nach PATTON zu 1,029 angenommen). Mit anderen Worten: in 14 min kann das gesamte Blutvolumen einmal durch die Aorta gefördert werden. (Über den Anteil der Ausstromostien an der Förderleistung vgl. Diskussion.)

*Anhang: Volumenmessungen bei Salat-Fütterung.* — Es wurde anfänglich erwähnt (S. 118), daß in einer ersten Versuchsreihe bei Salat-Weizen-Fütterung die von der Aorta geförderten Minutenvolumina bedeutend höher waren als später bei Grasfütterung. Die Wiedergabe dieser Meßergebnisse sei jetzt nachgeholt (der Widerstand der Leitung betrug  $13,8 \frac{\text{cm} \cdot \text{min}}{\text{ml}}$  für  $P_w = 1,4 \text{ cm H}_2\text{O}$  und  $P_s = 0$ ):

| Anzahl der Tiere | Imaginaler Alter (Std) | Temperatur (°C) | Herzfrequenz (min <sup>-1</sup> ) | Körpergewicht (= G) (g) | Minutenvolumen (= MV) ( $\frac{\mu\text{l}}{\text{min}}$ ) | $\frac{MV}{G}$ ( $\frac{\mu\text{l}}{\text{min} \cdot \text{g}}$ ) | Schlagvolumen (= SV) ( $\mu\text{l}$ ) | $\frac{SV}{G}$ ( $\frac{\mu\text{l}}{\text{g}}$ ) |
|------------------|------------------------|-----------------|-----------------------------------|-------------------------|--|--|--|---|
| 20               | 38,8                   | 23,7            | 82,2 ± 2,1                        | 1,278                   | 27,8 ± 2,1   | 21,6 ± 1,4   | 0,342                                  | 0,265 ± 0,018                                     |
| <b>Maxima</b>    |                        |                 |                                   |                         | 42,2   | 31,6   | 0,596                                  | 0,413   |

Einige dieser Tiere wurden nach der Messung der Minutenvolumina weiterhin in der Versuchslage belassen, jedoch mit so geneigter Körperachse, daß das Auslaufende des Schlauches tiefer als die Meßstelle des Rückengefäßes lag. Eines der Tiere (Alter ca. 43 Std) lieferte eine Gesamtfördermenge von 374,5  $\mu\text{l}$  bzw. 257,6  $\mu\text{l/g}$ . Das sind 26,5% des Körpergewichtes, — ein Wert, der von Heuschrecken, die mit Gras gezüchtet worden waren, nie erreicht wurde. Bei ihnen betrug das Maximum, das auf gleiche Art und Weise über eine eingebundene Kanüle erhalten wurde, 19,4% des Körpergewichtes. — Die starke Abhängigkeit des Blutvolumens vom Wassergehalt der Nahrung hat LEE (1961) bei *Schistocerca* eingehend untersucht.

#### 4. Die Tätigkeit der Diaphragmen

##### a) Das dorsale Diaphragma (DD)

Bei Präparationen, in deren Verlauf das dorsale Diaphragma von ventral freigelegt wurde, fiel auf, daß es Bewegungen in dorso-ventraler Richtung ausführen kann, die unabhängig von den Herzkontraktionen und mit wesentlich langsamerer Frequenz als der Herzschlag erfolgen. Andererseits läßt eine genauere Beobachtung der Herztätigkeit am intakten Tier in den Bereichen der durchsichtigen Tergitfenster — am günstigsten im 2. und 3. Abdominalsegment — erkennen, daß das Herz in rhythmischem Wechsel bald mehr tergitnah, bald mehr tergitfern zu liegen kommt.

Regelmäßige Kontraktionen der Flügelmuskeln, die eine deutlich langsamere Frequenz als der Herzschlag besitzen, registrierte HAMILTON (1939) bei der Aufnahme des Mechanokardiogramms der Heuschrecke *Melanoplus differentialis* nach Zugabe von Acetylcholin — nie jedoch am unbehandelten Tier. Da ähnliche Bewegungen des dorsalen Diaphragmas bei *Locusta* auch ohne Anwendung von Pharmaka zu finden sind, schien es angebracht, sie einer genaueren Analyse zu unterziehen. Sie erfolgte an 2—3 Wochen alten Männchen bei Zimmertemperatur (22—25° C). Eine Narkose unterblieb stets völlig, ebenso eine Zugabe von Ringer bei den Präparationen (vgl. Methode S. 81).

Eine Darstellung der Morphologie des DD und der Flügelmuskeln findet sich bei NUTTING (1951). — In den hinteren Abdominalsegmenten zeigten die Flügelmuskelkontraktionen am operierten Tier eine schnellere Frequenz — gewöhnlich von doppelter Größe — als gleichzeitig im vorderen DD-Bereich. Ferner kommt es hinten meist schneller zu einem Stillstand. Da es am intakten Tier unmöglich ist, die Bewegungen des dorsalen Diaphragmas auch in den hinteren Segmenten zu sehen, werden wir im folgenden nur die vordere Abdomenhälfte behandeln.

Am aufpräparierten Tier lassen sich Kontraktion und Erschlaffung der Flügelmuskelfasern deutlich erkennen. Sie erfolgen entweder über mehrere Segmente simultan, streng synchron jedoch meist nur innerhalb eines Segmentes, — oder es laufen Wellen über das dorsale Diaphragma, in der Regel nicht über mehr als 2—3 Segmente, und zwar gewöhnlich von hinten nach vorne, nicht selten aber auch von vorne nach hinten. Ein durch 2 Transversalschnitte isoliertes Diaphragma-Stück läßt weiterhin Flügelmuskelkontraktionen erkennen, — selbst dann noch, wenn in seinem Bereich ein medianer Tergitstreifen sowie das Herz bis auf die mit dem DD verwachsenen Teile entfernt wurden.

Die Vermutung, daß die am intakten Tier sichtbaren Bewegungen der Herzregion durch Flügelmuskelkontraktionen verursacht werden, fand eine Bestätigung in der guten Übereinstimmung der Frequenzen. Sie konnten an ein und derselben Heuschrecke sowohl am intakten als auch am von ventral geöffneten Tier, — und hier wiederum bei Dorsal- und bei Ventrallage des Präparates — bestimmt werden. Die am operierten Tier von *dorsal*, also durch das Integument beobachteten Bewegungen glichen dabei völlig denjenigen, die zuvor am intakten Tier festgestellt worden waren.

Dieses Ergebnis gab Anlaß, in einer Versuchsreihe folgende Größen gleichzeitig zu bestimmen:

$t_c$  ( $t_r$ ) (sec): Zeitdauer vom Beginn der Kontraktion (Erschlaffung) bis zum Beginn der Erschlaffung (Kontraktion).

$t_{rc}$  (sec): Zeitdauer eines Bewegungszyklus ( $t_{rc} = t_r + t_c$ ).

DDF ( $\text{min}^{-1}$ ): Frequenz der Bewegungen des dorsalen Diaphragmas (= Anzahl  $t_{rc}$ /min).

HF<sub>c</sub>, HF<sub>r</sub>, HF<sub>rc</sub> ( $\text{min}^{-1}$ ): Herzfrequenz während  $t_c$ ,  $t_r$  und  $t_{rc}$ , umgerechnet in Schlagzahl pro Minute.

Die präparierten Tiere befanden sich stets nur in Dorsallage. Die Frequenz der Bewegungen des Diaphragmas am intakten Tier zu bestimmen, ist nicht immer möglich, z.B. bei dunklerer Färbung des Integumentes.

Eine Gegenüberstellung der von allen intakten und von allen präparierten Heuschrecken im vorderen DD-Bereich gewonnenen Mittelwerte gibt Tabelle 6 wieder:

Tabelle 6. Die Periodenlängen der Bewegungen des dorsalen Diaphragmas und die Herzfrequenzen (HF)

| Zustand    | Anzahl der Tiere | $t_{rc}$<br>(sec) | DDF<br>(min <sup>-1</sup> ) | HF<br>(min <sup>-1</sup> ) | HF/DDF |
|------------|------------------|-------------------|-----------------------------|----------------------------|--------|
| intakt     | 9                | 22,4 ± 2,0        | 2,68                        | 68,9                       | 25,7   |
| präpariert | 15               | 22,1 ± 1,2        | 2,72                        | 65,9                       | 24,2   |

In Tabelle 7 sind die Tiere, bei denen sowohl im intakten wie im operierten Zustand eine Frequenzbestimmung durchgeführt werden konnte, gesondert aufgeführt:

Tabelle 7. Die Periodenlängen der Bewegungen des dorsalen Diaphragmas von 7 Tieren im intakten und im präparierten Zustand. Mittelwerte der einzelnen Tiere und Durchschnittswerte von allen Tieren (letzte Zeile)

| Tier Nr. | Anzahl der $t_{rc}$   |                           | $t_{rc}$ -intakt<br>(sec) | $t_{rc}$ -präpariert<br>(sec) |
|----------|-----------------------|---------------------------|---------------------------|-------------------------------|
|          | am intak-<br>ten Tier | am präpa-<br>rierten Tier |                           |                               |
| 1        | 10                    | 22                        | 27,7 ± ?                  | 19,6 ± ?                      |
| 2        | 7                     | 10                        | 36,0 ± 2,9                | 18,6 ± 1,4                    |
| 3        | 7                     | 8                         | 14,8 ± 1,9                | 33,3 ± 2,0                    |
| 4        | 21                    | 13                        | 19,9 ± 1,6                | 22,8 ± 0,8                    |
| 5        | 6                     | 14                        | 22,3 ± 2,2                | 18,2 ± 0,7                    |
| 6        | 27                    | 21                        | 23,4 ± 2,1                | 18,0 ± 1,3                    |
| 7        | 25                    | 10                        | 21,6 ± 1,7                | 21,0 ± 0,9                    |
| 1—7      | 7 Tiere               |                           | 21,6 ± 2,1                | 22,2 ± 2,5                    |

Mit Ausnahme des 2. und 3. Tieres läßt sich also auch innerhalb der einzelnen Tiere eine recht gute Übereinstimmung erkennen. Es sei jedoch betont, daß die  $t_{rc}$ -Zeiten im allgemeinen eine ziemlich starke Streuung aufweisen.

Zur Charakterisierung des Bewegungsablaufes am DD seien noch die Längen der Kontraktions ( $t_c$ )- bzw. Erschlaffungs ( $t_r$ )-Phasen miteinander verglichen (12 Tiere):  $t_c = 12,2 ± 1,0$  (sec);  $t_r = 10,5 ± 0,7$  (sec). Die Differenz ist nicht signifikant.

Eine weitere Frage ist: Besteht eine Beziehung zwischen dem wechselnden Spannungszustand des DD und der Schlagfrequenz des Herzens? Ein Vergleich der Herzfrequenzen von 12 Tieren im Bereich des 3. und 4. Abdominalsegmentes nach Ventralpräparation zeigt keinen Unterschied:  $HF_c = 63,4$  ( $\text{min}^{-1}$ );  $HF_r = 63,3$  ( $\text{min}^{-1}$ ).

Aus der beobachteten Übereinstimmung des Bewegungsablaufes am intakten und am präparierten Tier ist zu schließen, daß vom Herzschlag unabhängige Bewegungen des dorsalen Diaphragmas auch unter „normalen“ Bedingungen stattfinden. Die mittlere Frequenz im Versuch betrug 2,7 pro min, auf einen Bewegungszyklus des dorsalen Diaphragmas entfielen etwa 25 Herzschläge (Tabelle 6). Welche physiologische Bedeutung aber dieser Aktivität des Diaphragmas beizumessen ist, läßt sich schwer abschätzen. Eine direkte Beeinflussung der Herzstätigkeit war nicht erkennbar. HAMILTON (1939) nahm bei *Melanoplus* an, daß rhythmische Änderungen der Größe des Perikardialsinus, — sollten sie am „normalen“ Tier erfolgen, — die Blutzirkulation beträchtlich steigern könnten. Vom Herzschlag unabhängige Kontraktionen der Flügelmuskeln sind auch von anderen Insekten bekannt, allerdings mit erheblichen Unterschieden gegenüber *Locusta* (vgl. DUBUISSON, 1929; DE WILDE, 1948).

#### b) Das ventrale Diaphragma

Struktur und nervöse Kontrolle des ventralen Diaphragmas von *Schistocerca* hat GUTHRIE (1962) beschrieben. Wie dort, so beginnt es auch bei *Locusta* mit seinen typischen Quermuskeln im Metathorax, kurz hinter dem metathorakalen Ganglion, und erstreckt sich bis ins 8. Abdominalsegment. (Die Angabe von ALBRECHT, daß das ventrale Diaphragma im Prothorax beginnt, kann ich nicht bestätigen.) In der Regel verlaufen Kontraktionswellen von vorne nach hinten. Um ihre Frequenz festzustellen, wurde an 5 Männchen das Diaphragma von dorsal her freigelegt und — bei etwa 22° C — die Zeiten für durchschnittlich 14 Wellen bestimmt. Gleichzeitig wurden die Atembewegungen gezählt. Ein Vergleich mit den von GUTHRIE gefundenen Werten zeigt eine gute Übereinstimmung: Bei *Schistocerca* betrug bei 18° C die Frequenz der Wellen 8—12 pro min, die Atemfrequenz war um das 4—5fache höher. Bei *Locusta* liefen in der Minute  $11,0 \pm 0,7$  Wellen über das Diaphragma, die Zahl der Atembewegungen betrug  $52,8 \pm 3,3$  pro min. Gegenüber früher, bei Druckmessungen am „intakten“ Tier gewonnenen Atemfrequenzen ( $\sim 20/\text{min}$ ) erscheint der hier wiedergegebene Wert außerordentlich hoch. Es bleibt offen, wie sehr auch die Frequenz der Wellen des ventralen Diaphragmas durch die Präparation beeinflußt wird. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswellen, die an zwei Versuchstieren bestimmt wurde, beträgt etwa 0,8 cm/sec. — Bei *Melanoplus differentialis* (Orth.) hat RICHARDS (1963) eine Frequenz von 30 Kontraktionen der Diaphragmamuskeln pro Minute gefunden.

Das ventrale Diaphragma treibt nach allgemeiner Anschauung das Blut nach hinten und seitlich nach dorsal. Seine Bedeutung für den Kreislauf im intakten Tier ist jedoch noch weitgehend unbekannt (s. RICHARDS, 1963). An einer von dorsal aufpräparierten Heuschrecke läßt sich mit jeder Welle des freigelegten Diaphragmas eine Blutverschiebung im Perineuralsinus nach hinten deutlich erkennen.

## V. Diskussion

Untersuchungen der Kreislaufmechanik mit entsprechenden Druckmessungen wurden bei Arthropoden bisher nur an dekapoden Krebsen durchgeführt. Ein Vergleich mit der Wanderheuschrecke ist wegen der beträchtlichen Unterschiede in der Körpergröße wie auch in der Anatomie nur in beschränktem Umfang möglich.

Wir haben bei *Locusta* als Herz den Teil des Rückengefäßes bezeichnet, der Ostien besitzt. Die Aorta beginnt hier demnach im Prothorax, wo sich das vorderste — nur gering entwickelte — Einstromostienpaar befindet. Im Pterothorax und im Abdomen sind sowohl Einstrom- als auch Ausstromostien vorhanden.

Die bei *Locusta* am Anfang (Ha) und Ende (He) des abdominalen Herzens gemessenen Druckamplituden unterscheiden sich in erster Linie durch die Höhe ihres diastolischen (bzw. systolischen) Druckes: bei Ha handelt es sich um positive, bei He um überwiegend negative Druckpulse. Der Unterschied in der Amplitudengröße selbst ist statistisch zweifelhaft.

Die Druckkurven der Aorta (Meßstelle Ao; in der Halsregion) unterscheiden sich deutlich von den Druckkurven am Anfang des abdominalen Herzens (Ha): der diastolische Druck liegt um 3,2 cm höher als bei Ha, — der vom Herzen erzeugte Druck kann also in der Aorta weitgehend gehalten werden. Der systolische Druck in der Aorta (8,6 cm H<sub>2</sub>O) liegt nur wenig unter dem des abdominalen Herzens (9,4 cm). — Die statischen Drucke, gegen die im Versuch noch von allen Tieren ein Volumen gefördert werden konnte, stimmen gut mit den mittleren diastolischen Drucken überein, die im Rückengefäß bei Ha und Ao gemessen wurden.

Bemerkenswert sind die auf den Druckkurven der Aorta in recht variablem Umfang auftretenden, periodischen Schlagpausen, die mit einem Abfall des basalen Druckniveaus bis nahe Null ( $\leq +2$  cm H<sub>2</sub>O) verbunden sind. Da sie am abdominalen Herzen nie in vergleichbarer Häufigkeit, Länge und periodischem Wechsel auftreten, ist ein Stillstand des gesamten Rückengefäßes unwahrscheinlich. Aus der direkten Beobachtung der freigelegten Aorta lassen sich kaum Rückschlüsse auf ihre Tätigkeit ziehen, da sie nach erfolgter Präparation gewöhnlich viele Unregelmäßigkeiten aufweist. Mit Sicherheit kann lediglich ausgesagt werden, daß nicht nur das Herz, sondern auch die Aorta zu aktiven Kontraktionen befähigt ist (s. S. 95). Es wäre denkbar, daß diese aktiven (rhythmischen) Kontraktionsfolgen der Aorta periodisch aussetzen können. Man darf aber nicht vergessen, daß wir über den Kontraktionsablauf des zwischen den beiden Meßstellen Ha und Ao eingeschalteten thorakalen Herzens, d.h. vor allem der Dorsalampullen,

nichts wissen. Treten tatsächlich nur im Bereich der Aorta Kontraktionspausen auf, die mit einem verminderten Durchstrom verbunden sind, so erhebt sich die Frage, ob gleichzeitig in einem anderen Teil des Herzens ein vermindertes Ausstrom stattfindet. Im Abdomen kann eine solche Möglichkeit durch das letzte (9.) Ostienpaar vorhanden sein: wir stellten hier wiederholt nach Präparation von dorsal — allerdings nur unter (leichter)  $\text{CO}_2$ -Narkose, ohne die eine Beobachtung nicht möglich war, — einen periodisch erfolgenden Ausstrom fest (s. S. 85). Diese Annahme wäre auch mit den Druckkurven des Herzendes in Einklang zu bringen, wo sich neben negativen Pulsen zeitweise positive Pulsfolgen einstellen.

Eine periodisch wechselnde Tätigkeit des Rückengefäßes wurde bei anderen Insekten vielfach in Form von Reversionen des Herzschlages beobachtet. Während einer solchen Schlagumkehr sah NUTTING (1951) an einem „Lebendherz-Präparat“ von *Gryllotalpa* aus dem letzten „Einstrom“-Ostienpaar beträchtliche Blutströme in den Perikardialraum austreten.

Oben wurde eine anatomische Abgrenzung von Aorta und Herz vorangestellt. Für eine weitere, auch funktionell verstandene Unterteilung des Rückengefäßes wäre es wünschenswert, den Druckablauf auch im thorakalen Herzen zu kennen. Schließlich bedarf auch die Tätigkeit der Einstrom- und insbesondere der Ausstromostien noch weiterer Klärung.

Ein Vergleich mit den im Ventrikel des Hummers auftretenden Druckamplituden (BURGER und SMYTHE, 1953) läßt die im Herzen von *Locusta* gemessenen auffallend hoch erscheinen. Die systolischen und diastolischen Drucke von *Homarus* (Körpergewicht von 14 Tieren: 425—500 g) betragen beim ruhigen Tier 13/1 mm Hg (= 17,7/1,4 cm  $\text{H}_2\text{O}$ ), die mittlere Druckamplitude also 16,3 cm  $\text{H}_2\text{O}$  (vgl. *Locusta*, Ha: 9,4 cm  $\text{H}_2\text{O}$ ). Bemerkenswert ist, daß im Ventrikel des Hummers die Pulse während der Aktivität des Tieres stets sichtbar bleiben, sogar bei Drucken über + 68 cm  $\text{H}_2\text{O}$ . In den Druckkurven von *Locusta* verschwanden die Herzamplituden bei sehr starken Körperbewegungen. Beim Hummer (14 Tiere) bestand weder eine Korrelation zwischen der Höhe des systolischen oder diastolischen Druckes einerseits und den Druckamplituden andererseits noch zwischen dem intraventrikulären Druck einerseits und der Herzfrequenz (50—136  $\text{min}^{-1}$ ) oder der Körpergröße andererseits, wohl aber zwischen dem arteriellen diastolischen Druck und der Herzfrequenz. Bei der Wanderheuschrecke ergab sich am abdominalen Herzen eine positive Korrelation zwischen der Herzfrequenz und der Druckamplitude. In der Aorta konnte mit steigender Frequenz die Druckamplitude gehalten werden (S. 102).

Auf die Schwierigkeit einer Bestimmung des Herzminutenvolumens bei *Locusta* wurde bereits hingewiesen (S. 117). Aus den „Minutenvolumen“-Messungen (S. 118ff.) kennen wir nur die Volumina, die (mindestens) vom Rückengefäß craniad gefördert werden können, — die Blutmenge, die durch die Ausstromstienpaare das Herz verläßt, wurde nicht erfaßt. Bei offenen Systemen kann das Herzminutenvolumen näherungsweise aus dem Blutvolumen und der Umlaufzeit geschätzt werden. Das Blutvolumen von *Locusta* beträgt im Imaginalalter von 37 Std mindestens 176  $\mu$ l/g Körpergewicht. Wir rechnen — in Übereinstimmung mit den Angaben von LEE (1961) — mit einem Blutvolumen von 18,3% des Körpergewichtes, das sind bei unseren Versuchstieren, die im Durchschnitt 1,185 g wogen, 217  $\mu$ l. Wird ferner für die Umlaufzeit die aus der Arbeit von LEE zu entnehmende „Mischungszeit“, — d. h. die zu einer vollständigen Vermischung des Blutes mit einem Indikator benötigte Zeit, — von 5 min gesetzt, so ergibt sich ein Herzminutenvolumen von 43  $\mu$ l pro min oder 3,7% des Körpergewichtes. Dieser Wert entspricht etwa der 2—3fachen Menge des vom Herzen — unter den Versuchsbedingungen — allein über die Aorta geförderten Minutenvolumens. (Über weitere Angaben von Mischungs- bzw. Kreislaufzeiten bei Insekten vgl. YEAGER und MUNSON, 1950; WHEELER, 1963; COON, 1944; CRAIG und OLSON, 1951.)

Ein Vergleich mit der Kreislaufintensität der Krebse möge aus zwei Beispielen gewonnen werden: Beim Hummer (BURGER und SMYTHE, 1953) beträgt das Blutvolumen ( $\sim$ 75 ml) etwa 17% des Körpergewichtes (Gewicht von 5 Tieren: 400 bis 480 g), das näherungsweise bestimmte Herzminutenvolumen (10—30 ml/min) etwa 4,5% des Körpergewichtes (2,3—6,8%), die Umlaufzeit also ungefähr 3 bis 8 min. — Bei *Palinurus interruptus* wurde von REDMOND (1955; zit. nach WATERMAN et al., 1960) ein Minutenvolumen von 5—8% des Körpergewichtes ermittelt.

SCHWARTZKOPFF (1954) bestimmte das Herzminutenvolumen von *Helix* zu 4—7% des Körpergewichtes, das der kurzschwänzigen Krebse<sup>10</sup> gibt er zu 25—30% an. In dem geringeren Minutenvolumen der Schnecke spiegelt sich nach seiner Meinung die niedrigere Lebensintensität gegenüber den Krebsen wider. Nach meiner Berechnung für das Herzminutenvolumen der Wanderheuschrecke (ca. 4% des Körpergewichtes) sowie nach den Ergebnissen von BURGER und SMYTHE für *Homarus* einerseits und von REDMOND für *Palinurus* andererseits erscheinen jedoch die Unterschiede der relativen Herzminutenvolumina zwischen den genannten Arthropoden und *Helix* unerheblich.

Die Herzleistung eines Wirbellosen wurde bisher nur für *Helix* bestimmt (SCHWARTZKOPFF, 1954). Die Frage nach der Leistung des Insektenherzens habe ich bereits bei der Darstellung der Volumenmeßergebnisse erörtert. Die Leistung wurde dort nur für die craniad durch

<sup>10</sup> Berechnung der Umlaufzeit nach SCHWARTZKOPFF, 1953; Blutvolumen nach PROSSER und WEINSTEIN, 1950).

die Aorta geförderte Blutmenge berechnet (S. 121). Ermitteln wir die Leistung aus dem oben geschätzten „gesamten“ Herzminutenvolumen von 43  $\mu\text{l}/\text{min}$  und dem mittleren Druck im Herzen oder in der Aorta (4,7 bzw. 5,9 cm  $\text{H}_2\text{O}$ ), so erhalten wir einen Wert von etwa 0,2 bis  $0,25 \frac{\text{g} \cdot \text{cm}}{\text{min}}$ . — BURGER und SMYTHE (1953) geben für *Homarus* als mittleren arteriellen Druck unmittelbar außerhalb des Ventrikels ca. 15 cm  $\text{H}_2\text{O}$  an. Bei einem Herzminutenvolumen von 20 ml/min (s. o.) errechnet sich eine Leistung von  $300 \frac{\text{g} \cdot \text{cm}}{\text{min}}$ . Die Leistung des Herzens von *Helix* beträgt  $9,7 \frac{\text{g} \cdot \text{cm}}{\text{min}}$ . Bezogen auf das Körpergewicht liegt die relative Leistung von *Locusta* mit  $0,02 \frac{\text{g} \cdot \text{cm}}{\text{min}}$  pro g Körpergewicht erheblich unter der von *Helix* ( $0,42 \text{ g} \cdot \text{cm}/\text{min}/\text{g}$ ) und *Homarus* ( $0,68 \text{ g} \cdot \text{cm}/\text{min}/\text{g}$ ).

SCHWARTZKOPFF berechnete zum Vergleich mit anderen Tieren die relative Herzleistung auch in bezug auf das Herzgewicht. Aus den von ihm angegebenen Tabellenwerten für *Helix* errechnet sich allerdings nicht, wie dort angegeben, eine relative Leistung von 3600 sondern von  $360 \text{ g} \cdot \text{cm}/\text{min}/\text{g}^{11}$ . — Das Herzgewicht von *Locusta* beträgt etwa 2 mg (Wägung des feuchten Herzens von 5 Tieren:  $2,2 \pm 0,3 \text{ mg}$ ; das sind etwa  $1,66\%$  eines mittleren Körpergewichtes von 1,349 g). Die Herzleistung im Verhältnis zum Herzgewicht errechnet sich somit zu rund  $120 \text{ g} \cdot \text{cm}/\text{min}/\text{g}$ . Dieser Wert ist zwar nur ein Drittel der relativen Herzleistung von *Helix*, er erscheint mir aber größenordnungsmäßig durchaus vergleichbar.

Druckmessungen in der Leibeshöhle von Insekten wurden von SHAFER (1923) und — methodisch exakter — von COTTRELL (1962) bei Untersuchungen der hydrostatischen Mechanismen während der Häutungsperiode vorgenommen. Erstaunlich hoch sind die Druckmaxima, die COTTRELL während der Grabbewegungen und Streckung von frischgeschlüpften Fliegen registrierte, so bei *Sarcophaga* 12 cm Hg, also etwa 160 cm  $\text{H}_2\text{O}$ . Während dieser Phase, in der noch keine kompressiblen Luftsäcke vorhanden sind und außerdem ein sehr hohes Blutvolumen von etwa 30% des Körpergewichtes zu finden ist, übt der Druck noch eine hydraulische Funktion aus. 36 Std nach dem Schlüpfen ist das Blutvolumen auf etwa 9% des Körpergewichtes abgesunken, der Druck gleichzeitig auf Null. Auch SHAFER gibt für das reife adulte Insekt einen Blutdruck von „practically nil“ an. — Schließlich findet sich eine weitere Angabe über den Druck im Hämocöl der Insektenimago bei DAVEY und TREHERNE (1964), in einer Untersuchung der

<sup>11</sup> Entsprechend ist auch die Berechnung für *Rana* um eine Zehnerpotenz zu hoch.

Funktion des Kropfes von *Periplaneta americana*: in der dorsalen Region des Abdomenanfangs (zwischen Integument und Kropf) herrscht ein Druckniveau von etwa  $-5$  bis  $-6$  cm  $H_2O$ . Das Versuchstier befand sich allerdings im Hungerzustand. Die Fütterung selbst beeinflusste das Druckniveau nicht.

Im Schwerpunkt meiner Druckmessungen sollte die allgemeine Kreislaufmechanik stehen. Es bleibt zu berücksichtigen, daß bei dem Alter der Versuchstiere (im Mittel 37 Std nach der Imaginalhäutung) mit einem Blutvolumen zu rechnen ist, das gegenüber älteren adulten Tieren noch erhöht ist. Nach LEE (1961) wird bei *Schistocerca gregaria* innerhalb der ersten 24 Std nach der Imaginalhäutung ein hohes Blutvolumen aufrechterhalten. In dieser Zeit, vor allem in den ersten Stunden, herrscht ein hoher Blutdruck (bei Heuschrecken noch nicht gemessen). Am stärksten nimmt das absolute wie das prozentuale Blutvolumen innerhalb 24—48 Std nach der Häutung ab. — Meine Blutdruckmessungen bei *Locusta* ließen innerhalb der Versuchsgrenzen keine Abhängigkeit von Alter oder Gewicht und dem Blutdruck erkennen.

Die Deutung der unterschiedlichen Ergebnisse bei Druckmessungen in den einzelnen Körperregionen bereitet Schwierigkeiten. Auffallend ist, daß in den großen abdominalen Sinus (Perikardialsinus, PKS, und Perineuralsinus, PNS) beim „ruhigen“ Tier stets negative Druckniveaus herrschten. Ein vom PNS zum PKS bestehendes Druckgefälle, wie es allgemein gefordert wird, konnte nicht nachgewiesen werden (bei gleicher Körperlage fand sich kein signifikanter Unterschied in der Höhe der Druckniveaus). Hierzu sind Simultanmessungen wünschenswert. — Im Perineuralsinus wurden Druckmessungen sowohl bei Ventral-(PNS-V) als auch bei Dorsallage (PNS-D) des Tieres durchgeführt. Die Ergebnisse weisen darauf hin, daß auch die Körperlage eine Rolle für das jeweils herrschende Druckniveau spielt, und zwar dadurch, daß sie einen unterschiedlichen Aktivitätszustand bzw. einen veränderten Muskeltonus bedingt. Ein unterschiedliches Verhalten der Tiere spiegelt sich ganz allgemein im Charakter der Druckkurven wider: bei Ventrallage (PKS und PNS-V) wurden weit mehr Kurven erhalten, die sich durch häufige Druckschwankungen auszeichneten, als bei Dorsallage (PNS-D).

Beim Krebs ist das allgemeine Druckniveau im Hämocöl positiv [*Homarus*: etwa 3—8 cm  $H_2O$ , BURGER und SMYTHE, 1953; andere Autoren geben für Dekapoden höhere Werte an, so z.B. INADA (1947, zit. nach BURGER und SMYTHE) für *Cambarus*: 8—12 cm  $H_2O$ ]. Bei *Locusta* dagegen traten positive Drucke in der Leibeshöhle nur während erhöhter Muskelaktivität (Atembewegungen und Körperanstrengungen) auf, in der Regel also nur kurzfristig.

Von WATTS (1952, zit. nach UVAROV, 1966) liegen Messungen des intratrachealen Druckes bei *Schistocerca obscura* vor. Während

gesteigerter Aktivität lag der Druck zwischen  $+9,5$  und  $+13,6$  cm  $H_2O$ . Diese Werte stimmen mit den durch Körperbewegungen erreichten Druckmaxima von *Locusta* (Ha:  $+13$  cm  $H_2O$ ) gut überein. Der Gesamtumfang des extrakardialen Druckes von *Locusta* erscheint mit  $26,5$  cm  $H_2O$  ( $+11,3/-15,2$ ) — bzw.  $28,2$  cm, wenn die durch Körperbewegungen erreichten Drucke im Herzen mitberücksichtigt werden, — im Vergleich mit anderen offenen Systemen, wie auch mit den oben erwähnten Drucken von frischgeschlüpften Fliegen, relativ gering.

Beim Hummer (BURGER und SMYTHE, 1953) finden sich im Ventrikel während der Aktivität systolische Drucke von etwa  $+37$  cm  $H_2O$ . Die höchsten von Arthropoden bisher bekannten Drucke wurden an Spinnen gemessen (PARRY und BROWN, 1959), wo der Blutdruck eine hydraulische Funktion bei der Beinbewegung ausübt. Als Ruhedruck im Prosoma wurden  $+5$  cm Hg ( $\sim +68$  cm  $H_2O$ ) ermittelt; kurzfristig (maximal 1 sec) konnte der Druck jedoch bis etwa  $45$  cm Hg ( $\sim +610$  cm  $H_2O$ ) ansteigen. (PARRY und BROWN schätzten den maximalen Druck, der vom Herzen erzeugt werden kann, zu etwa  $150$  cm  $H_2O$ .)

Im Gegensatz zu Krebs und Spinne besitzt jedoch die adulte Wanderheuschrecke eine große Zahl kompressibler Luftsäcke. Bei einem rein flüssigkeitserfüllten (weitgehend starren) Hohlraum kann bereits eine minimale Muskelverkürzung zu einer beträchtlichen Drucksteigerung führen. Auf die Bedeutung der Luftsäcke bei der Druckübertragung im Hämocöl hat COTRELL (1962) besonders hingewiesen (vgl. oben und auch GEROULD, 1938).

Die Druckmessungen an der Stirnseite des Kopfes ergaben keinen nennenswert von Null abweichenden Druck, Druckschwankungen konnten nicht registriert werden; die Kanülenspitze war hier von Luftsäcken umgeben. Das gleiche Ergebnis zeigte sich am Basisternum des Mesothorax, allerdings nur in seinem vorderen Bereich (S. 114).

Sehr wahrscheinlich haben die Luftsäcke eine Druckübertragung abgepuffert. Auch in den engen Kanälen des Hinter-Femurs lagen die basalen Druckniveaus höher als in den abdominalen Sinus. Druckschwankungen traten in weit geringerem Umfang hervor. Inwieweit jedoch an den engräumigen Meßstellen durch Gewebe eine rein mechanische Behinderung des zur Druckaufnahme notwendigen Ein- und Ausstroms durch die Kapillarenspitze gegeben war, ist schwer abzuschätzen.

BURGER und SMYTHE (1953) fanden bei *Homarus* einen einheitlichen Druck über das ganze Hämocöl, während PROSSER et al. (1947) bei *Cambarus* persistierende Druckdifferenzen für verschiedene Teile der Leibeshöhle angeben (zit. nach BURGER und SMYTHE). In einer aktiven Extremität kann beim Krebs der Druckanstieg höher sein als in einer inaktiven (PROSSER und BROWN, 1961). — Die Druckmessungen an

verschiedenen Körperstellen in der Leibeshöhle der Wanderheuschrecke lieferten keine einheitlichen Ergebnisse. Sie geben uns eine Vorstellung von der Größe und Variationsbreite der Drucke und Druckschwankungen im Hämocöl, sie können jedoch nicht zu einer Erklärung der Strömungsbahnen des Blutes herangezogen werden.

### Literatur

- ALBRECHT, F. O.: The anatomy of the migratory locust. London: The Athlone Press 1953.
- BAYER, R.: Dissertationsdruck. München 1967.
- BROCHER, F.: Etude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les insectes. 5<sup>e</sup> partie. La *Periplaneta orientalis*. Ann. ent. Soc. Fr. **91**, 156—164 (1922).
- Le mécanisme de la respiration et celui de la circulation du sang chez les insectes. Arch. zool. exp. gén. **74**, 25—32 (1931).
- BURGER, J. W., and CH. McC. SMYTHE: The general form of circulation in the lobster, *Homarus*. J. cell. comp. Physiol. **42**, 369—383 (1953).
- CLEMENTS, A. N.: The antennal pulsating organs of mosquitoes and other Diptera. Quart. J. micr. Sci. **97**, 429—433 (1956).
- COON, R. F.: Effects of paralytic insecticides on heart pulsations and blood circulation in the American cockroach as determined with a fluorescein indicator. J. econ. Entomol. **37**, 785—789 (1944).
- COTTRELL, C. B.: The imaginal ecdysis of blowflies. Observations on the hydrostatic mechanisms involved in digging and expansion. J. exp. Biol. **39**, 431—448 (1962).
- CRAIG, R., and N. A. OLSON: Rate of circulation of the body fluid in adult *Tenebrio molitor* Linnaeus, *Anasa tristis* (DE GEER), and *Murgantia histrionica* (HAHN). Science **113**, 648—650 (1951).
- DAVEY, K. G., and J. E. TREHERNE: Studies on crop function in the cockroach (*Periplaneta americana* L.). III. Pressure changes during feeding and crop-emptying. J. exp. Biol. **41**, 513—524 (1964).
- DUBUISSON, M.: Contributions à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des invertébrés. I. Les causes qui déclenchent et entretiennent les pulsations cardiaques chez les insectes. Arch. Biol. (Liège) **39**, 247—270 (1929).
- FREUDENSTEIN, K.: Das Herz und das Zirkulationssystem der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Z. wiss. Zool. **132**, 404—475 (1928).
- GEROULD, J. H.: Structure and action of the heart of *Bombyx mori* and other insects. Acta Zool. (Stockh.) **19**, 297—352 (1938).
- GUTHRIE, D. M.: Control of the ventral diaphragm in an insect. Nature (Lond.) **196**, 1010—1012 (1962).
- HAMILTON, H. J.: The action of acetylcholine, atropine and nicotine on the heart of the grasshopper (*Melanoplus differentialis*). J. cell. comp. Physiol. **13**, 91—103 (1939).
- INADA, C. S.: Comparison of the blood pressures in open and closed types of circulatory system. Master's thesis, Graduate School, the Univ. of Illinois (1947). Zit. nach J. W. BURGER u. CH. McC. SMYTHE 1953.
- JAHN, T. L., F. CRESCITELLI, and A. B. TAYLOR: The electrocardiogram of the grasshopper (*Melanoplus differentialis*). J. cell. comp. Physiol. **10**, 439—460 (1937).

- JONES, J. C.: The heart and associated tissues of *Anopheles quadrimaculatus* SAY (Diptera: Culicidae). *J. Morph.* **94**, 71—123 (1954).
- LEE, R. M.: The variation of blood volume with age in the desert locust (*Schistocerca gregaria* FORSK.). *J. Insect Physiol.* **6**, 36—51 (1961).
- MAKINGS, P.: "Slifer's patches" and the termal sense in Acrididae (Orthoptera). *J. exp. Biol.* **41**, 473—497 (1964).
- MEYER, E.: Über den Blutkreislauf der Ephemeren. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **22**, 1—52 (1931).
- NUTTING, W. L.: A comparative anatomical study of the heart and accessory structures of the orthopteroid insects. *J. Morph.* **89**, 501—598 (1951).
- PARRY, D. A., and R. H. J. BROWN: The hydraulic mechanism of the spider leg. *J. exp. Biol.* **36**, 423—433 (1959).
- The jumping mechanism of salticid spiders. *J. exp. Biol.* **36**, 654—665 (1959).
- PATTON, R. L.: The specific gravity of insect blood and its application to physiological problems. *J. Insect Physiol.* **8**, 537—544 (1962).
- PAWLOWA, M.: Über ampullenartige Bluteirculationsorgane im Kopfe verschiedener Orthopteren. *Zool. Anz.* **18**, 7—13 (1895).
- PINET, J. M.: Les cœurs accessoires antennaires de *Rhodnius prolixus* STAL (Heteroptera, Reduviidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.* **89**, 443—449 (1964).
- PROSSER, C. L., and F. A. BROWN: Comparative animal physiology. Philadelphia and London: W. B. Saunders Co. 1961.
- , and S. J. F. WEINSTEIN: Comparison of blood volumen in animals with open and with closed circulatory systems. *Physiol. Zool.* **23**, 111—124 (1950).
- RATHMAYER, W.: Methylmethacrylat als Einbettungsmedium für Insekten. *Experientia* (Basel) **18**, 47—48 (1961).
- REDMOND, J. R.: The respiratory function of hemocyanin in Crustacea. *J. cell. comp. Physiol.* **46**, 209—247 (1955). *Zit. nach T. H. WATERMANN 1960.*
- RICHARDS, A. G.: The ventral diaphragm of insects. *J. Morph.* **113**, 17—48 (1963).
- ROCKSTEIN, M.: The physiology of insects. New York and London: Academic Press 1964.
- ROEDER, K. D.: Insect physiology. New York: John Wiley & Sons 1953.
- SCHLABRITZKY, E.: Untersuchungen am Herzschlag von Embryonen und Imagines der Wanderheuschrecke (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F., Orthopteroidea). *Z. vergl. Physiol.* **44**, 232—236 (1961).
- SCHNEIDER, D., u. K.-E. KAISLING: Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. III. Das Bindegewebe und das Blutgefäß. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **77**, 111—123 (1959).
- SCHWARTZKOPFF, J.: Die Kreislaufzeit einiger Crustaceen. *Naturwissenschaften* **40**, 585—586 (1953).
- Über die Leistung des isolierten Herzens der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.) im künstlichen Kreislauf. *Z. vergl. Physiol.* **36**, 543—594 (1954).
- SELMAN, B. J.: The circulatory system of the alder fly *Sialis lutaria*. *Proc. zool. Soc. Lond.* **144**, 487—535 (1965).
- SHAFFER, G. D.: The growth of dragonfly nymphs at the moult and between moults. *Stanf. Univ. Publ. Sci.* **3**, 307—337 (1923).
- UVAROV, B.: Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. Vol. I: Anatomy, physiology, development, phase polymorphism. Cambridge: University Press 1966.
- WATERMAN, T. H.: The physiology of crustacea. Vol. I: Metabolism and growth. New York and London: Academic Press 1960.

- WATTS, D. T.: Intratracheal pressure in insect respiration. Ann. ent. Soc. Amer. **44**, 527—538 (1951). Zit. nach B. UVAROV 1966.
- WHEELER, R. E.: Studies on the total haemocyte count and haemolymph volume in *Periplaneta americana* (L.) with special reference to the last moulting cycle. J. Insect Physiol. **9**, 223—235 (1963).
- WILDE, J. DE: Contribution to the physiology of the heart of insects, with special reference to the alary muscles. Arch. néerl. Physiol. **28**, 530—542 (1948).
- YEAGER, J. F., and S. C. MUNSON: Blood volume of the roach *Periplaneta americana* determined by several methods. Arthropoda **1**, 255—265 (1950).

Dr. RENATE BAYER  
Max-Planck-Institut für Biochemie  
8 München 15, Goethestraße 31