

Zentimetern mehr dickwandig zu sein, als die dahinter liegenden und weniger entwickelte Geschlechtszellen zu enthalten. Wir haben jedoch auch in diesem Teile des Stranges Spermatischen nachweisen können.

Es ist indessen nicht immer der Fall, dass die reifen Testes eine so bedeutende Entwicklung an Masse wie oben erwähnt aufweisen. Es können somit Testes vorkommen, die nur eine Höhe von 1 mm oder etwas darüber besitzen, und die mit Spermien gefüllte Follikel enthalten.

Der Testis kann eine einigermaßen gleichmäßige Entwicklung an Masse aufweisen, gegen sein distales und proximales Ende hin abnehmend, und er kann ungleichmäßig entwickelt und lappig sein und nur in einzelnen Läppchen Spermien enthalten, während sich in den weniger entwickelten Partien nur ganz unreife Follikel finden. Man kann auch Testes finden, welche Spermien enthalten, und die gleichzeitig deutlich abnorme Follikel, z. B. zystös degenerative, darbieten. Auf diese Weise gibt es alle Übergänge zwischen Individuen, die vermutlich längere Zeit hindurch eine Masse von Spermien produzieren, und solchen, wo die Spermienproduktion wahrscheinlich äußerst spärlich ist.

(Schluss folgt.)

Die Physiologie der Schwimmblase der Fische¹⁾.

Von Dr. phil. Alfred Jaeger, Veterinärarzt, Frankfurt a/M.

Herr Dr. med. Thilo in Riga hat in Nr. 14 und 15 des XXIII. Bandes des Biologischen Centralblattes eine Abhandlung über die Schwimmblase der Fische veröffentlicht, in welcher ihn seine Versuche und Betrachtungen den Schluss ziehen lassen, dass „die Schwimmblasenluft aus der Atmosphäre geholt, verschluckt und durch Luftwege in die Blase befördert wird“. Er will also den Schwimmblasengang als Pforte für den Eintritt der Luft in die Schwimmblase betrachtet wissen.

Ich habe über das gleiche Thema eine längere Arbeit in Pflüger's Archiv für Physiologie, 1903, erstes und zweites Heft, veröffentlicht, und da ich in derselben zu ganz anderen Resultaten gekommen bin, möchte ich nicht verfehlen, an dieser Stelle Herrn Dr. Thilo zu entgegnen.

Ehe ich Thilo's Ausführungen kritisch beleuchte, werde ich zunächst die Aufgaben erörtern, welche die Schwimmblase dem Fische in seinem Element zu leisten hat, da im vorliegenden Falle die Klarstellung dieser Frage, wie sich zeigen wird, gleichsam die Voraussetzung zu einer einwandfreien Lösung des Problems von der Herkunft der Schwimmblasenluft bildet. Jedoch will ich hier,

1) Entgegnung auf die Thilo'sche Abhandlung über die Schwimmblase der Fische (Biol. Centralbl. XXIII. Bd., Nr. 14 u. 15) und zugleich Autoreferat meiner Arbeit: Die Physiologie u. Morphologie der Schwimmblase der Fische (Pflüger's Arch. f. Phys., 1903, 1. u. 2. Heft).

um mich nicht in der Literatur zu wiederholen, nur das Fazit meiner in der oben zitierten Arbeit: „Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische“ niedergelegten Forschungen ziehen, und bitte daselbst die Belege für meine weiteren Ausführungen entnehmen zu wollen.

Für die Auffassung der Schwimmblase als Respirationsorgan haben meine Untersuchungen und Experimente nicht den geringsten Anhalt ergeben, vielmehr habe ich auf Grund derselben die statische Wirkung der Schwimmblase darlegen können. Zwei Momente sind es, die hier zur Geltung kommen: Das spezifische Gewicht des Fisches und die durch die Schwimmblase bewirkte mechanische Einstellung des Fisches im Wasser.

Wenn ich zunächst den letzteren Punkt in die Betrachtung einführe, so geschieht es deswegen, weil auf diesen sich weniger meine Kritik der Thilo'schen Arbeit stützt, vielmehr um einen vollständigen Überblick über die vorliegende Frage zu geben.

Was die Gleichgewichtserhaltung des Fisches, d. i. seine horizontale Stellung im Wasser mit aufgerichtetem Rücken, angeht, so zeigten die von mir angestellten Experimente und Schwerpunktsbestimmungen, dass die Schwimmblase nur bei einem Teil der Fische einen bestimmenden Einfluss auf deren aufrechte Lage ausübt. Von fünf untersuchten Fischen waren es drei — Barsch, Schleie und Döbel —, bei denen die Schwimmblase ihre anatomische Lage zum größeren Teil in der oberen Körperhälfte hat und demnach die Tiere mit dem Rücken nach oben schweben lässt. Doch zeigte sich, dass diese Art der Equilibrierung des Fisches eben nur gerade zu seiner Gleichgewichtserhaltung ausreicht. Hier genügt die Schwimmblase wohl, den Fisch in der Ruhe und bei schwachen Bewegungen im Gleichgewicht zu erhalten, aber bei kräftigerem Schwimmen würde er durch die starken Ruderbewegungen des Schwanzes unfehlbar umkippen, wenn nicht Rücken- und Afterflosse durch ihre Flächenausbreitung diesen energischeren Bewegungen einen Gegendruck bieten und so ein ruhiges, sicheres Schwimmen ermöglichen würden. Gewissermaßen funktionieren bei diesen Tieren die senkrecht stehenden Flossen analog dem sogen. Schwert der Segelboote.

Anders bei Plötze und Hecht. Hier gibt die Schwimmblase durch ihr Lageverhältnis zum Schwerpunkt des Fisches dessen unterer Hälfte das Übergewicht. Daher muss hier die Schwimmblase bei Ausfall des von den Flossen ausgeübten Effekts die Fische unausbleiblich auf den Rücken werfen, oder mit anderen Worten, Plötze und Hecht ermöglichen ihre aufrechte Lage lediglich mit Hilfe der Flossen.

Überraschenderweise führten die Gleichgewichtsuntersuchungen auch zu dem Resultat, dass der Schwerpunkt der Schwimmblase stets ein wenig vor dem Körperschwerpunkt liegt. Damit muss

unausbleiblich die vordere Körperhälfte beim Schweben des Fisches, bei absoluter Ruhe der Flossen, etwas höher zu liegen kommen als die hintere. Überlegt man nun den Effekt, den eine Volumensänderung der Schwimmblase bei dieser Lage haben muss, so ist es evident, dass z. B. bei Erweiterung dieses Organs, also beim Übergang in höhere Wasserschichten, die vordere Körperhälfte mehr hiervon betroffen wird als die hintere, und auf diese Weise der Fisch in eine zum Aufsteigen äußerst günstige Lage versetzt wird. In entgegengesetzter Richtung spielt sich dieser Vorgang ab, wenn der Fisch sinken will. Doch wird hier die Kompression der Schwimmblase nur eine beschränkte Wirkung haben können, denn unter allen Umständen wird der Vorderteil des Fischkörpers leichter bleiben als der hintere. Will also der Fisch mit dem Kopf voran in die Tiefe, so muss er das durch Aktion der Flossenmuskulatur erzwingen. In der Tat beginnt ein solches Absteigen immer mit einem starken Schlagen der horizontalen Flossen.

In noch höherem Grade ist diese Erleichterung des Steigens und Sinkens, also die hierzu zweckdienliche Stellung des vorderen Fischkörpers, bedingt durch das System der doppelten Schwimmblase bei den Cyprinoïden und Characinen und durch den den vorderen Teil der Schwimmblase komprimierenden Knochenapparat bei den Siluroïden und Ophidiïden. In beiden Fällen vermögen die Tiere durch Volumensänderungen des vorderen Blasenteils den Vorderteil des Körpers in höherem Grade spezifisch schwerer oder leichter zu machen als den hinteren Abschnitt und so ihr Übergehen in andere Wasserschichten bedeutend zu unterstützen.

Bei der Erörterung des spezifischen Gewichts des Fisches will ich gleich den Gedanken einführen, dass sich das bekannte System des Rettungsgürtels nimmermehr auf den mit einer Schwimmblase ausgerüsteten Fisch übertragen lässt. Denn der Rettungsring bewirkt, dass das spezifische Gewicht der ganzen Masse, inkl. des Rettungsgürtels, geringer ist als das des Wassers. Ein Fisch mit einer dem Rettungsring analogen Schwimmblase würde schwimmen wie ein Mensch, d. h. ein Teil des Körpers würde aus dem Wasser hervorragen. Es erhebt sich die Frage, wie ermöglicht die Schwimmblase dem Fische das Schwimmen in den Tiefen seines Elements.

Die Experimente, die ich zur Eruierung dieser Frage anstellte, zeigten, dass das Volumen der Schwimmblase dem Fischkörper so angepasst ist, dass schon eine Vergrößerung derselben um weniger als ein Fünftel die Fische aus der Tiefe des Bassins an die Oberfläche des Wassers treibt. Indes beweist die Tatsache, dass Fische bisweilen mitten im Wasser ruhig dastehen, ohne auch nur eine Flosse zu bewegen, dass die Einstellung noch eine viel genauere ist, als die Versuche ergaben. Es muss hier die Größe des mit Gas gefüllten Raumes so der Masse des übrigen Körpers ange-

passt sein, dass die Gesamtmasse gerade das spezifische Gewicht des Wassers, also $= 1$, hat. Genau dasselbe wird der Fall sein, wenn der Fisch geradeaus schwimmt, was außerordentlich häufig ist und vielleicht die Regel bildet.

Dieser labile Gleichgewichtszustand ist nun auch für Steigen und Sinken des Fisches der günstigste. — Wäre das spezifische Gewicht vorher nicht gleich dem der Umgebung, so würde die eine oder die andere Bewegung erschwert sein, je nachdem der Fisch leichter oder schwerer wäre als das Wasser. — Jetzt treibt ihn jeder Flossenschlag mit gleichem Effekt hinauf oder hinunter.

Überlegt man nun die weiteren Folgen eines solchen Höhenwechsels, sei er willkürlich oder unwillkürlich, z. B. durch Strömungen, so ergibt sich ein eigentümliches Resultat, das sich aus folgender Betrachtung ableitet: Im Fisch herrscht überall der Druck des umgebenden Wassers, denn die Gewebe leiten den Druck wie Wasser. Steigt nun der Fisch, so gerät er unter verminderten Druck, und die Schwimmblase erweitert sich, der ganze Fisch wird spezifisch leichter. Dadurch steigt er von selbst weiter. Das Umgekehrte findet beim Sinken statt. Da demnach das Volumen des ruhenden oder geradeaus schwimmenden Fisches in allen Wassertiefen das gleiche und sein spezifisches Gewicht gleich dem der Umgebung, also $= 1$, sein muss, so erhebt sich die wichtige Frage, welche Dienste kann die Schwimmblase dem Fische beim Auf- und Niedersteigen leisten, und wie vermag er sie beim Übergang vom Steigen, resp. Sinken zur Ruhe oder zum Geradeausschwimmen wieder auf das alte Volumen zu bringen.

Was zunächst den letzteren Fall angeht, so ist es klar, dass ein Fisch, der im Aufsteigen begriffen war und nun plötzlich diese Bewegung unterbrechen will, seine Schwimmblase momentan verkleinern muss, damit sie auf das Volumen zurückkehrt, welches sie vorher besaß. Denn sonst würde er von selbst weiter steigen. Wie meine Experimente deutlich erkennen ließen, kann nun der Fisch durch Muskelkraft seine Schwimmblase zusammenpressen oder durch Erschlaffen erweitern. Will er sich also jetzt auf einem höheren Niveau aufhalten, so ist dies sogar für ihn die einzige Möglichkeit, dem weiteren Steigen zu entgehen, während ihm, wenn er nach dem Steigen sofort wieder in die Tiefe gehen will, selbstverständlich auch noch die Kraft seiner Flossen zu Gebote steht.

Dieselbe Fähigkeit, die Schwimmblase durch Muskelaktion zu erweitern oder zu verengen, wird dem Fische nun auch beim Aufsteigen oder Hinabgehen in seinem Element zu statten kommen. In der Tat kann man beobachten, wie Cyprinoiden, z. B. Goldfische, Schleien, oder auch der Barsch, ohne sichtbare Flossenbewegung vollkommen senkrecht steigen oder sinken, was wohl nur durch diese Art der Regulation zu erklären ist.

Doch ist hierbei einmal zu berücksichtigen, dass dieses Vermögen der Schwimmblasenregulation durch Muskeltätigkeit ein begrenztes ist, denn die Kraft der Muskulatur ist beschränkt. Wenn also der Fisch durch irgendwelche äußeren Einflüsse über die Grenze, bis zu welcher er den Volumensänderungen seiner Schwimmblase durch Muskeltätigkeit begegnen kann, hinausgetrieben wird — hierzu erwies sich bei einem der Wirkung der Luftpumpe ausgesetzten Barsch schon eine Dekompression von 16 cm Quecksilber (= ca. 2 m Wasserdruck) als ausreichend —, so ist die unausbleibliche Folge, dass seine willkürliche Beweglichkeit aufhört und er nun in die Tiefe versinken, bezw. nach der Oberfläche steigen muss, und zwar mit ständig wachsender Geschwindigkeit.

Andererseits lehrt eine nähere Überlegung, dass eine aktive Volumensänderung der Schwimmblase nur bei den in geringen Tiefen lebenden Fischen von Effekt sein kann, wie ich es in meiner oben zitierten Arbeit rechnerisch darlegte, so dass der Meeresfisch in den Tiefen seines Elements viel freier in der Änderung seiner Höhenlage ist als an der Oberfläche, resp. der Fisch der Binnengewässer.

Nach vorstehenden Ausführungen wird also der Fisch, wenn er seine Höhenlage im Wasser in den bezeichneten Grenzen verschiebt, das Plus oder Minus im Wasserdruck in seiner Wirkung auf das Schwimmblasenvolumen durch Muskelaktion ausgleichen. Auf diesem Wege kann er aber, wenn er das neu gewonnene Niveau beibehalten will, naturgemäß nicht dauernd dieses zwecknotwendige Schwimmblasenvolumen bewirken, und der gleiche Faktor kommt noch mehr in Betracht, wenn der Fisch einen Höhenwechsel einzugehen beabsichtigt, dessen Effekt auf seine Schwimmblase er nicht mehr durch die Kraft seiner Muskulatur kompensieren kann. Hier kann das aktive Agens für die erforderliche Regulierung des Schwimmblasenvolumens einzig und allein in der Vermehrung, bezw. Verminderung der Schwimmblasengase beruhen, so dass also beim Höhenwechsel des Fisches die Druckdifferenzen der über ihm lastenden Wassersäule in letzter Instanz in jedem Falle durch die gewissermaßen von innen wirkenden Kräfte der Schwimmblasenluft ausgeglichen werden.

Woher kommt nun die Schwimmblasenluft, oder vielmehr genauer, unter die Aktion welcher Kräfte ist die Variierung der Gasmenge der Schwimmblase gesetzt? Das ist das Problem, das Thilo Gegenbaur's Worte zitieren lässt: „Es ist nicht einmal festgestellt, auf welche Art die Luft in die Blase gelangt,“ obgleich Thilo meine bezügliche Arbeit nach Ausweis seiner Literaturangaben bekannt war.

Wie ich schon eingangs bemerkte, glaubt Thilo diese Frage in der Weise gelöst zu haben, dass „die Schwimmblasenluft aus

der Atmosphäre geholt, verschluckt und durch Luftwege in die Blase befördert wird“.

Thilo ist da in seinen Schlüssen zu einer Konstruktion gelangt, welche zunächst nicht einmal die Erscheinungen erklärt.

Wenn die Schwimmblasenluft nach Thilo aus der Atmosphäre stammen soll, so wird sie jedenfalls deren Zusammensetzung haben müssen. Aber das ist nicht der Fall. Bei einer großen Anzahl von Fischen ist der Sauerstoffgehalt in der Schwimmblase höher, was mit der Annahme des Luftschluckens ganz unvereinbar ist, bei anderen Fischen wieder erheblich geringer als der der Atmosphäre, und zwar das gerade bei solchen, die nahe der Oberfläche leben, die also doch sehr leicht ihren Schwimmblaseninhalte aus der Atmosphäre vervollständigen könnten. Wollte man hierfür eine Erklärung abgeben, so müsste man eine Sauerstoffabsorption annehmen, und das ist mit dem ganzen physiologischen Prozess unvereinbar.

Ferner könnten Fische mit geschlossener Schwimmblase nach gewöhnlicher Denkweise ihren Luftbehälter durch Luftschlucken überhaupt nicht füllen. Wenn Thilo zu der Annahme greift, dass das Gewebe vom Schlund bis zur Schwimmblase emphysemartig durchtränkt würde, so ist dem entgegenzuhalten, dass ein solches Emphysem direkt nachgewiesen sein müsste. Die Fälle von Emphysem, auf die sich der Verfasser hier bezieht, gehören, wie ersichtlich, nicht hierher. Bei dem interstitiellen Lungenemphysem dringt wohl zuweilen Luft vom Mediastinum aus in das Gewebe der Unterhaut, aber das ist lockeres Bindegewebe, das in seinem Gefüge einem Luftdruck gar nicht Widerstand leisten kann. Wie ganz anders liegen aber die Verhältnisse beim obliterierten Schwimmblasengang, bezw. der Wand des Verdauungstraktus und der Schwimmblase, die aus derbem, sehnigem Bindegewebe bestehen. Verfehlt sind Thilos Anschauungen über das Mesenterialemphysem des Schweines. Ich will nur kurz erwähnen, dass dasselbe nach Ostertag's neueren Untersuchungen fraglos durch gasproduzierende Mikroorganismen verursacht wird.

Des weiteren ist es Thilo nicht aufgefallen, dass seine Theorie im Gegensatz zu allgemein bekannten Tatsachen steht. Einmal besitzen Tiefseefische, welche nie an die Oberfläche gelangen, außerordentlich prall gefüllte Schwimmblasen. Andererseits vermehren Fische, welche in die Tiefe versenkt wurden, ihre Schwimmblasenluft, auch solche, welche einen Schwimmblasengang haben, wie es vor allem von Moreau¹⁾ gezeigt worden ist.

Nicht übergehen möchte ich es auch, dass die Annahme Thilo's nicht erklärt, wozu die gefäßreichen und drüsigen Organe

1) Moreau, Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire. Annales des sciences naturelles, 1876.

der Schwimmblase, wie ich sie in meiner oben zitierten Arbeit als roter Körper und Oval beschrieben habe, dienen sollen, und wieso der Sauerstoffgehalt der Schwimmblase in einer offenbaren Beziehung zur Entwicklung des roten Körpers steht (p. 93 meiner Arbeit im Archiv für Physiologie, 94. Band).

Schon mit der Festlegung dieser Tatsachen verlieren Thilo's Ausführungen über die Herkunft der Schwimmblasenluft ihren Halt. Aber auch seine Versuche sind weit davon entfernt, dass sie seiner Erklärung als Belege dienen könnten. Wenn Thilo gesehen haben will, dass Schleien, die er nach der Evakuierung der Schwimmblase ins flache Wasser brachte, die bei der Dekompression völlig verloren gegangene Schwimmblasenluft ersetzen; so stehen diese Resultate zu den meinigen und den in der Literatur verzeichneten im direkten Gegensatz. Ich fand wohl, dass die Fische (*Tinca vulgaris*), wenn ich sie in so flachem Wasser hielt, dass ihr Maul von diesem nicht völlig bedeckt wurde, Luft in den Verdauungstraktus aufnahmen, aber bei schräg gestelltem Bassin suchten die Tiere nach der Evakuierung stets die tiefste Stelle des Wassers — 20 cm tief — auf, und trotz stundenlangen Beobachtens konnte ich nicht ein einziges Mal bemerken, dass sie den Wasserspiegel durchbrochen und nun Luft geschnappt hätten. Brachte ich dagegen die Fische in tiefes Wasser, wo sie bei ständigem Wasserzu- und -Abfluss keinen Sauerstoffmangel litten, und wo sie wegen ihres zu hohen spezifischen Gewichts zunächst schwer auf dem Boden ruhten, so konnte ich stets beobachten, dass die Tiere schon nach 2 Tagen ihre freie Beweglichkeit im Wechsel der Höhen und Tiefen wiedererlangt, demnach ihre Schwimmblase durch Gasabscheidung wieder auf das zweckdienliche Volumen gebracht hatten. Die Sektion ergab dann in der Tat immer prall gefüllte Schwimmblasen. Aber die Fische hatten nimmermehr diese Luft aus der Atmosphäre entnehmen können, denn sie vermochten in dem tiefen Bassin wegen ihrer spezifischen Schwere gar nicht den Wasserspiegel zu erreichen. Anders dagegen bei den Parallelfischen im flachen Wasser. Hier fand ich bei der Sektion, selbst wenn die Tiere bei Wasserwechsel noch 5 Tage zu leben vermocht hatten, in allen Fällen eine kollabierte Schwimmblase.

Ebensowenig wie ich Thilo's Resultate bestätigen kann, ist es mir möglich, eine Erklärung für dieselben abzugeben. Es müssen jedenfalls Experimentierfehler vorgelegen haben. Schon aus physikalischen Gründen ist eine Luftaufnahme durch den Schwimmblasengang gänzlich ausgeschlossen. Ich will hier nur auf Johannes Rathke hinweisen, der im Jahre 1820 in seiner „Geschichte der Tierwelt“, 1. Abteilung, p. 118 in ganz überzeugender Weise auf Grund physikalischer Momente und der topo-

graphischen Anatomie des ductus pneumaticus den Nachweis erbrachte, dass unmöglich der Schwimmblasengang die Pforte für den Eintritt der Luft abgeben kann. Wie soll da in Thilo's Versuchen die pralle Füllung der Schwimmblasen durch Luftschlucken zustande gekommen sein? Ich habe auch nirgends in der Literatur eine einwandfreie Stütze für Thilo's Behauptung finden können. Ja Thilo widerlegt sich selbst in seiner Arbeit p. 534 Ende des 2. Abschnittes, wo er angibt, dass zunächst der der Darmschleimhaut anhaftende Schleim entfernt werden müsse, wenn man Luft in den Schwimmblasengang blasen wolle. Wie stellt sich wohl Thilo diese Manipulation im Leben des Fisches vor? Im übrigen möchte ich es doch auch nicht übergehen, dass Thilo dieses Luftschlucken hätte beobachten müssen, aber er erwähnt nirgends etwas davon in seiner Arbeit. Er setzt dieses Luftschnappen bei dem Fazit seiner Versuche in gleicher Weise voraus, wie bei dem Aufenthalt der Fische an den Eislöchern. Auch hier wird, wie meine bei Fischen eingezogenen Erkundigungen ergaben, ein Luftschnappen der Tiere nicht bemerkt. Der Zweck, den die Tiere hier verfolgen, ist vielmehr der, dass sie sich an den Eislöchern die Anreicherung des Wassers mit Sauerstoff zu nutze machen. Doch kommt, nebenbei erwähnt, diese Anreicherung nicht durch Austausch mit der Atmosphäre zustande — der ist viel zu minimal, als dass er als bestimmender Faktor zu rechnen wäre —, sondern es setzen sich an den Eislöchern Algen an, welche unter dem Einfluss des Sonnenlichts Sauerstoff abspalten und diesen an das Wasser abgeben.

Dass sich bei der Entstehung der Schwimmblase diese mit atmosphärischer Luft durch den Schwimmblasengang füllt, wie es Karl Ernst v. Baër gezeigt hat, kann Thilo keineswegs in seine Beweisführung aufnehmen. Diese Tatsache ist nur ein Beleg für die Ontogenese dieses Organs, aber nicht für dessen spätere Luftversorgung. Der Schwimmblasengang bildet sich sehr bald zurück und wird zu einem außerordentlich feinen Kanal, weil er eben, wie ich es oben darlegte, für die zweckdienliche Gasfüllung der Schwimmblase nicht mehr tauglich ist. Er hat dann nur noch die Aufgabe, überschüssige Luft aus der Schwimmblase in den Schlund austreten zu lassen, und so sehen wir die Einmündungsstelle des ductus pneumaticus in den Verdauungstraktus sich in der Form eines Ventils gestalten und nach der Art eines solchen wirken, das eben eine Passage nur nach einer Richtung zulässt (Rathke, Geschichte der Tierwelt, 1. Abteilung). Bei einem großen Teil der Fische geht schließlich die Rückbildung des Schwimmblasengangs so weit, dass er völlig obliteriert und die offene Verbindung mit dem Darmkanal verliert. In Anpassung hieran entwickelt sich bei diesen Tieren das sogen. Oval, durch das, wie ich noch des näheren zeigen werde, die in der Schwimmblase überschüssige

Luft, also beim Übergang in höhere Wasserschichten, entfernt, d. h. ins Blut übernommen wird.

Oval und ductus pneumaticus sind demnach physiologisch gleichwertige Apparate, und hierin liegt auch ein bedeutungsvolles Kriterium für die Beurteilung des letzteren: Wäre der Schwimmblasengang auch für Luftaufnahme bestimmt, so wäre nicht einzusehen, warum auch bei den Physostomen und nicht allein bei den Physoclisten ein roter Körper, bezw. die Anfänge eines solchen vorhanden sind. Denn da der rote Körper, wie ich nachwies, die Sauerstoffdrüse darstellt, welche die Gasmenge in der Schwimmblase vermehrt, so würde ja derselbe bei Luftaufnahme durch den Schwimmblasengang völlig überflüssig sein. Und dass andererseits in entgegengesetzter Richtung bei den *Physoclisten* das Oval zur Entwicklung gelangt, weil eben hier die Passage durch den bei den Physostomen für den Luftaustritt bestimmten ductus pneumaticus fehlt, beweist nachdrücklich, dass der Schwimmblasengang lediglich für die Entfernung der Luft aus dem Binnenraume der Schwimmblase bestimmt ist.

Jeglicher Beweiskraft entbehren auch Thilo's Experimente, wo er durch den ductus pneumaticus in der Richtung Darm—Schwimmblase Luft bläst. Man berücksichtige nur die relative Größe des Druckes, der hier zur Anwendung kam, und stelle dem die treibende Kraft gegenüber, welche unter natürlichen Verhältnissen für den Durchtritt der Luft vom Darm aus nach dem Schwimmblasengang in Frage käme, und man wird sich Thilo schwerlich anschließen können. Andererseits hat die Durchgängigkeit des Schwimmblasenganges für Luft in der Richtung Schwimmblase—Darm niemals einem Zweifel unterlegen.

Dass es Thilo weiterhin beim Aal zuwege brachte, durch das blinde Ende des Luftganges Luft in den Darm zu blasen, kann nur auf die verloren gegangene Gewebselastizität nach dem Tode des Tieres zurückgeführt werden, und es bestätigt infolgedessen nicht das, was Thilo beweisen wollte. Wollte er zeigen, dass Luft durch scheinbar ganz dichtes Gewebe dringt, so hätte er den lebenden Aal der Dekompression aussetzen müssen. Dann wäre sein Resultat einwandfrei gewesen, aber dann hätte er auch bemerkt, wie ich es an zwei Tieren zeigte, dass der Aal beim Sinken des Luftdrucks nicht Luftblasen aus dem Maule löst wie z. B. die Cyprinoiden, sondern in gleicher Weise auftreibt wie ein Barsch, bei dem der ductus pneumaticus völlig obliteriert ist. Nebenbei will ich hier erwähnen, dass nach Jacobs (Über die Schwimmblase der Fische. Dissertation, Tübingen 1898) der Aal, der erwiesenermaßen öfters das Wasser verlässt, um über Felder und Wiesen zu wandern, in dem ductus pneumaticus ein Organ besitzt, mit Hilfe dessen er während des Aufenthalts außer Wasser den

Sauerstoff seiner Schwimmblase zur Gewebsatmung heranzuziehen vermag.

Aber Thilo's Prinzip ist auch nicht einmal leistungsfähig, wie folgende Betrachtung zeigt: Nach obiger Darlegung der Bedeutung der Schwimmblase im Leben des Fisches ist eine Vermehrung, bezw. Verminderung der Schwimmblasenluft für den Fisch in den Tiefen seines Elements Existenzbedingung. Wie soll da der Fisch, wenn er sich schon in der Tiefe aufhält und nun seinen Aufenthalt noch tiefer verlegen will, die nunmehr erforderliche Luftvermehrung in seiner Schwimmblase mit Hilfe des ductus pneumaticus bewirken? Es steht ihm ja doch in seiner Umgebung von keiner Seite her eine Luftquelle, wenn ich so sagen darf, zur Verfügung. Oder soll etwa der Fisch da zunächst an die Oberfläche des Wassers steigen, um sich hier mit dem nötigen Luftquantum zu versorgen! Jede kurze Überlegung der oben erörterten Wechselbeziehungen zwischen Schwimmblasenvolumen und differierendem Wasserdruck und deren Einfluss auf die freie Beweglichkeit des Fisches wird diese Annahme ad absurdum führen. Sollte Thilo in der Tat sich das Wesen der Schwimmblase so vorgestellt haben, dass der Fisch sich am Wasserspiegel sein Luftreservoir durch „Luftschlucken“ füllt und nun mit diesem Luftbehälter ausgestattet in die Tiefe geht und dort zu schwimmen vermag, so läßt er hierbei gänzlich die Wirkung einer solchen Schwimmblase außer acht. Der Effekt wäre dann eben der, dass die Schwimmblase bei zu geringer Füllung den Fisch in die Tiefe versinken lassen, bezw. bei zu starker analog dem Rettungsring wirken würde, d. h. der Fisch würde nicht im, sondern auf dem Wasser schwimmen. Thilo selbst illustriert es am Seelump — *Cyclopterus lumpus* — und bei der Entwicklung der Schwimmblase an den jungen Fischchen, wohin es führen würde, wenn die Tiere durch „Luftschlucken“ ihren Luftbehälter füllen müssten.

Wozu eigentlich diese ausführliche Replik, frage ich mich. Ich habe mich für verpflichtet gefühlt, den Leserkreis durch die verschlungenen Pfade Thilo's zu führen, die durch die Fülle von Missverständnissen und irreführenden Deutungen geeignet sind, ein interessantes wissenschaftliches Problem in Misskredit zu bringen. Thilo konnte nur dadurch auf seine merkwürdigen Resultate kommen, dass er die Literatur über die Schwimmblase der Fische völlig negierte. Wollte er in einwandfreier Weise über die Herkunft der Schwimmblasenluft diskutieren, so musste er jedenfalls die bisherigen bezüglichen Arbeiten berücksichtigen und sie einer Kritik unterziehen. Aber statt dessen stellt er auf Grund einer sich selbst richtenden Beweisführung nur Behauptungen auf, ohne dass er an irgend einer Stelle entgegengesetzte, wohl begründete Theorien zu widerlegen vermag. Würde Thilo z. B. nur allein die Moreau'schen

Experimente in Erwägung gezogen haben, ganz abgesehen von meinen Ausführungen über das Wesen der Schwimmblase, so hätte er a priori seine Ideen über die Füllung der Schwimmblase durch „Luftschlucken“ fallen lassen müssen.

In Ergänzung dieser Kritik der Thilo'schen Arbeit sei es mir noch gestattet, in kurzen Zügen darzulegen, welches der Ursprung der Schwimmblasenluft ist.

Moreau hatte zuverlässig gezeigt, dass bei einer Vermehrung der Schwimmblasenluft von den drei Gasen, welche dieselbe zusammensetzen — Sauerstoff, Stickstoff und Kohlensäure —, nur der Sauerstoff in Betracht kommt. Die Moreau'schen Experimente sind aber durchaus nicht als einwandfreie Belege einer Sauerstoffsekretion anzusehen, wie sie dieser Autor annahm, vielmehr kann ein wirklicher Beweis, dass die Diffusion vom Blute her für die Sauerstoffmengen im Schwimmblasenlumen nicht ausreicht, nur dadurch geführt werden, dass die Sauerstoffspannung hier größer ist als im Blute, das der Schwimmblase zugeführt wird. In der Tat konnte ich rechnerisch den Nachweis erbringen, dass selbst bei unseren Flachwasserfischen, wie Schleie und Karpfen, die nur 5—6% Sauerstoff im Binnenraume der Schwimmblase aufweisen, diese Sauerstoffspannung noch zu hoch ist, als dass sie vom Blute durch Diffusion geliefert werden könnte. Es lassen sich also die in jedem Falle relativ großen Mengen von Sauerstoff in der Schwimmblase nur dadurch erklären, dass man hier eine aktive Sekretion annimmt.

Anders liegen die Bedingungen für den Übertritt von Stickstoff und Kohlensäure nach dem Binnenraume der Schwimmblase. Diese beiden Blutgase sind hier nur in solchen Mengen vorhanden, dass die einfache Diffusion zu ihrer Erklärung ausreicht.

Wo ist nun das Sauerstoff sezernierende Organ in der Schwimmblase?

Zu meinen Untersuchungen wählte ich einen Meeresfisch — *Sciaena aquila* — und einen Süßwasserfisch — *Lucioperca Sandra* —, da immerhin die Möglichkeit vorlag, dass bei den Fischarten in der Sauerstoffdrüse Unterschiede vorhanden sind, je nachdem sie durch ihre Lebensweise zu einer stärkeren oder schwächeren Sauerstoffsekretion gezwungen sind, d. h. also je nachdem sie das Meer oder die relativ seichten Binnengewässer bewohnen.

Die gewonnenen histologischen Bilder der Schwimmblasenwand zeigten mir, dass da, wo eine sezernierende Tätigkeit in Anspruch genommen wird, nur der sogen. rote Körper in Betracht kommen kann, und zwar stellt der rote Körper bei *Lucioperca* eine nur in die Fläche entwickelte Drüse ohne Ausführungsgänge dar, bei *Sciaena* dagegen auch eine in die Tiefe sich ausbreitende Drüse mit Ausführungsgängen.

Der rote Körper hat als Sauerstoffdrüse demnach die Aufgabe,

den Sauerstoff des Blutes zu verdichten und ihn nach dem Binnenraume der Schwimmblase überzuführen, entgegen einem weitaus höheren absoluten Partialdruck dieses Gases.

Der sich hierbei abspielende Vorgang ist, kurz gefasst, bei dem Meeresfische folgender: Es gehen zunächst in den Blutkapillaren der Drüse die roten Blutkörperchen unter dem Einfluss eines von der Drüse nach den Blutgefäßen abgeschiedenen spezifischen Giftes zugrunde. Der im vorliegenden Falle bei dem Untergange der Erythrocyten frei werdende Sauerstoff gerät in statu nascendi unter eine außerordentlich hohe Partialspannung — zirka drei Atmosphären —, womit es unausbleiblich ist, dass der Sauerstoff aus den Kapillaren nach den angrenzenden Drüsenepithelien in großer Dichte überdiffundiert. Die Drüsenepithelien verdichten dann diesen ihnen bereits unter relativ sehr hoher Tension zuströmenden Sauerstoff noch weiter, bis er die Spannung im Schwimmblasenlumen erreicht. Es fällt also bei den Meeresfischen der Anfang der Sauerstoffverdichtung ins Blut und die Beendigung in die Drüsenepithelien, bis der Sauerstoff dann schließlich in Gasform und in erforderlicher Spannung durch die Drüsenausführungsgänge nach dem Schwimmblasenlumen abgeschoben wird.

Bei den Süßwasserfischen, wie *Lucioperca*, die ja im Vergleich zu den Meeresfischen nur einen geringen Sauerstoffpartialdruck im Binnenraume der Schwimmblase aufweisen, eben in Anpassung an die äußeren Lebensbedingungen, beginnt die verlangte Sauerstoffverdichtung gleichfalls mit dem Zerfall der roten Blutkörperchen in den Drüsenkapillaren, und diese Vernichtung des Oxyhaemoglobins würde hier bereits eine ausreichende Triebkraft für den Sauerstoff abgeben, da eine Sauerstoffspannung in statu nascendi von drei Atmosphären einer Wassertiefe von 30 m entsprechen würde, die bei den Süßwasserfischen kaum in Frage kommen dürfte. Wahrscheinlich werden aber auch bei den Fischen der Binnengewässer aus Gründen, die ich hier übergehen will, die Drüsenzellen auf den Sauerstoff, bevor er in das Schwimmblasenlumen eintritt, eine selbständige verdichtende Tätigkeit ausüben, gerade wie bei den Meeresfischen. Sicher aber ist, dass die Drüsenzellen bei *Lucioperca* ein sehr viel geringeres Arbeitsmaß zu leisten haben als bei *Sciaena*. Die Verdichtung, die von ihnen gefordert wird, ist eine sehr viel geringere, und die Menge des zu sezernierenden Sauerstoffes relativ unbedeutend. Demzufolge fehlen beim Zander die Entwicklung der Sauerstoffdrüse in die Tiefe und die Ausführungsgänge derselben; die Drüsenepithelien haben eine andere Form.

Demnach sind bei *Sciaena* und *Lucioperca*, dem Meeres- und Süßwasserfisch, graduell erhebliche Differenzen in der Art und Weise des Sauerstoffübertritts vom Blute nach dem Binnenraume der Schwimmblase vorhanden. — Am schwächsten ist die Sauer-

stoffdrüse bei den Fischen ohne sogen. roten Körper, z. B. den Cyprinoiden, entwickelt (p. 93 meiner oben zitierten Arbeit).

Wenn nun der Fisch beim Schwimmen in die Tiefe sich dem wachsenden Wasserdrucke durch Sauerstoffsekretion anzupassen vermag, so ergibt sich daraus die Notwendigkeit, dass auch nach der entgegengesetzten Richtung eine Regulation des Schwimmblasendruckes vorhanden sein muss, die also bei abnehmendem Wasserdrucke eine Entfernung des Sauerstoffs aus dem Binnenraume der Schwimmblase ermöglicht, d. h. es muss die Schwimmblase auch noch über ein Absorptionsorgan verfügen. Wenigstens gilt dies für Fische mit geschlossener Schwimmblase, wo also der ductus pneumaticus fehlt.

Wie ich schon oben berührte, fand ich dieses Sauerstoff absorbierende Organ in dem Oval gegeben, da dies nach seinem Bau instande ist, relativ große Mengen Gas aufzunehmen. Es besteht aus einer außerordentlich entwickelten Blutgefäßverbreitung, die direkt dem die Schwimmblase auskleidenden Epithel an der dorsalen Wand anliegt und durch zweckmäßige Muskelanordnung gegen das Schwimmblasenlumen abgeschlossen werden kann.

Bedeutungsvollerweise haben, was ich noch einmal betonen möchte, alle die Fische, die kein Oval besitzen, einen ductus pneumaticus, der ihnen gestattet, überschüssiges Gas aus der Schwimmblase ins Maul auszustoßen und so einfach mechanisch zu entfernen, so dass also Oval und ductus pneumaticus gleiche Funktionen haben.

Eine dritte Vorrichtung, unter deren bestimmenden Einfluss das Gasgemenge in dem Binnenraume der Schwimmblase gestellt ist, besteht darin, dass das das Schwimmblasenlumen abschließende Plattenepithel in distaler Richtung für Sauerstoff undurchgängig ist, wie ich es in meiner Arbeit p. 99 dargelegt habe. Auszunehmen ist von dieser Undurchlässigkeit für Sauerstoff allein das Plattenepithel des Ovals, das selbstverständlich für Sauerstoff durchgängig sein muss.

Fasse ich das Gesagte zusammen, so kann ich die Physiologie der Schwimmblase dahin präzisieren, dass der Fisch, abgesehen von dem Effekt seiner mechanischen Einstellung durch die Schwimmblase, durch diese in allen Wassertiefen das spezifische Gewicht seiner Umgebung, also = 1, erreicht. Zu dem Ende ändert der Fisch bei plötzlichem Höhenwechsel das Volumen seiner Schwimmblase aktiv durch Muskeltätigkeit. Die endgültige Einstellung des Fisches auf ein bestimmtes Niveau, auf dem er verharret, übernehmen die Organe der Schwimmblase. Die Schwimmblasenluft entstannt also dem Blute, und zwar wird eine Vermehrung, resp. Verminderung der Schwimmblasenluft lediglich dadurch erzielt, dass der Fisch aktiv Sauerstoff in den Binnenraum der Schwimmblase sczerniert, resp. ihn bei den Physoclisten wieder durch das Oval

austreten lässt. Die Stickstoff- und Kohlensäuremengen bleiben dagegen konstant, da sie durch Diffusion vom Blute aus geliefert werden.

Durch die Schwimmblasenorgane ist also ein Mechanismus eingestellt, der in seiner Wirkung auf die Größe der Schwimmblase das spezifische Gewicht des Fisches aufs exakteste reguliert. Wie hingegen beim einfachen Luftschlucken eine so feine Regulierung zustande kommen soll, ist gar nicht abzusehen. Wo es einmal beobachtet ist, wie bei den jungen Lachsen (p. 530 der Thilo'schen Arbeit), sieht man sofort das Gefährliche und Unzulängliche einer solchen Einrichtung. Andererseits könnte man, wollte man mit Thilo gehen, für die beschriebenen Schwimmblasenorgane gar keinen Zweck einsehen, oder mit anderen Worten, die ganze Thilo'sche Erklärung gibt keinen Anhalt dafür, warum die Schwimmblase mit so eigentümlichen Organen ausgestattet ist.

Zum Schluss dieser Ausführungen möchte ich nicht verfehlen, auch hier noch darauf hinzuweisen, dass die ganze Tätigkeit der Schwimmblasenorgane durch nervösen Einfluss offenbar in ähnlicher Weise ausgelöst wird, wie die Funktion der Lunge der höheren Tiere. Überschreitet die Ausdehnung der Schwimmblase ein gewisses Maß, so wird — entsprechend den Vagusfasern in der Lunge — eine bestimmte Art von Nervenfasern in der Schwimmblase gereizt, und Öffnung des Ovals und damit Sauerstoffaustritt ins Blut erfolgen. Wird das Volumen der Schwimmblase zu klein, so wird die entgegengesetzt funktionierende Art von Nerven erregt und der rote Körper zur Sauerstoffsekretion veranlasst.

Fr. N. Schulz: Über das Vorkommen von Gallenfarbstoffen im Gehäuse von Mollusken.

In: Zeitschrift für allg. Physiologie, III. Bd., 2. Heft, 1903, p. 91—130.

Durch Krukenberg ist schon im Jahre 1883 das Vorkommen von Gallenfarbstoffen in Molluskengehäusen (*Haliothis, Turbo, Trochus*) wahrscheinlich gemacht worden (C. Fr. W. Krukenberg, Zur Kenntnis der Genese der Gallenfarbstoffe und der Melanine. I. Über das Vorkommen des Biliverdins in Molluskengehäusen und über seine Darstellung aus dem roten Schalenfarbstoffe von Turbiden und Halioten. Centralbl. d. med. Wissensch. 1883, Nr. 44, p. 785—786 s. auch Vergl.-physiol. Vorträge, 1886, p. 142—148). Krukenberg stützte seine Behauptung hauptsächlich auf den positiven Ausfall der Gmelin'schen Gallenfarbstoffreaktion und auf die spektralen Eigenschaften der so gewonnenen Oxydationsprodukte. Bei der großen Tragweite dieser Entdeckung hielt es Verf. für geboten, die Pigmente der untersuchten Mollusken einer eingehenderen Prüfung zu unterwerfen, als es durch Krukenberg geschehen ist. Die Methoden, die Verf. dabei eingeschlagen hat, und die ihn zu den weiter unten mitgeteilten Ergebnissen geführt

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Jaeger Alfred

Artikel/Article: [Die Physiologie der Schwimmblase der Fische. 129-142](#)