© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach den glänzenden Ausführungen Weismann's wohl ohnedem feststehen. Sie scheinen mir von Semon in keinem Punkt widerlegt zu sein, wenigstens nicht von Semon, dem Selektionstheoretiker. Denn auch in betreff der Periodizität der Variationsbewegung lässt sich sehr wohl eine Nützlichkeit der Einrichtung konstruieren. Es musste dieselbe zweifellos dann, wenn das Tageslicht gerade in der Vegetationszeit durch starke Wolkenbildung häufig verdunkelt wurde, eine physiologische Bedeutung gewinnen. Da ferner die Akazien schon im älteren Tertiär vorkommen, so ist es nicht ausgeschlossen, dass die *Acacia lophantha*, *Mimosa pudica* etc. beziehungsweise ihre Vorfahren zeitweilig in nördliche Gegenden verdrängt wurden. Hier waren aber die Formen im Vorteil, bei welchen sich für die Nachwirkung der betreffenden Reizbewegung der zwölfstündige Turnus festgelegt hatte bezw. festlegte, da die anderen, bei welchen er dem Beleuchtungswechsel entsprach, an den kälteren, kürzeren Tagen die Blätter gerade in der Nacht entfalten mussten.

So kann die Engrammtheorie für die Tatsachen, welche man bis jetzt als Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften angeführt hat, weder als die einzige noch als die relativ beste Erklärung gelten, da die Erscheinungen in ihr noch weniger als in den anderen Erklärungsversuchen aufgehen. Es bleibt daher zunächst auch die Frage, ob es überhaupt eine Vererbung erworbener Eigenschaften gibt, unerledigt. Was die Analogie zwischen Vererbung und Erinnerung betrifft, so wird zwar der Gedanke, die so verschiedenen Erscheinungen unter einen Gesichtspunkt zu bringen und als Äußerungen eines und desselben Grundvermögens der organisierten Materie aufzufassen, fortfahren auf viele einen starken Reiz auszuüben, doch fehlt uns, nachdem der Semon'sche Beweis für dieselbe gescheitert ist, die Berechtigung, sie trotz der nichtzulösenden Widersprüche festzuhalten.

---

# Vergleichende Untersuchungen über die Darmatmung der Cobitidinen und Betrachtung über die Phylogenese derselben.

## Nach den in Gemeinschaft mit Cand. Med. B. Dédek durchgeführten Versuchen.

**Von Privatdozent Dr. Edward Babák.**

(Aus dem k. k. physiologischen Institut der böhmischen Universität in Prag.)

Über die Darmatmung der Cobitidinen, ihre Beziehung zur Kiemenatmung sowie besonders über den Einfluss des durch die Darmatmung veränderten Gasgehaltes im Blute auf die Aus-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lösung der Kiemendeckelbewegungen haben wir eine vorläufige Mitteilung[1]) sowie eine ausführliche Abhandlung publiziert[2]).

Gegenüber diesen vorwiegend physiologischen Arbeiten wollen wir hier besonders auf die ökologische Seite der betreffenden spezifischen Adaptation eingehen.

Die Darmatmung bei *Misgurnus fossilis* (und der uns zur Disposition gelangten japanischen Art *Misgurnus anguillicaudatus*) hat als akzessorische Respirationstätigkeit in dem Leben dieser Tiere eine weitgehende Bedeutung neben der Kiemenatmung. Bei sehr niedrigem Stoffwechsel, wie wir denselben durch niedrige Temperatur herstellen (etwa 5° C.), wird fast nur die Kiemenatmung angetroffen: es genügen da im durchgelüfteten Wasser einige schwache periodisch auftretende Kiemendeckelbewegungen vollständig, um den Sauerstoffbedarf des Körpers zu decken sowie die Kohlensäure auszuscheiden. Mit der steigenden Temperatur des Mediums erhöht sich die Kiemenatmung und der Fisch beginnt auch die Darmatmung zu benützen. Man kann da z. B. bei 15° C. im gut durchgelüfteten Wasser entweder fortwährende Kiemendeckelbewegungen beobachten, oder, wenn der Fisch den Darmkanal ventiliert, unterbrochene, durch längere apnoische Intervalle getrennte Kiemenatmung verzeichnen. Durch die oben erwähnten Untersuchungen wurde dargetan, dass man die Darmatmung des Schlammbeißers zur Lösung der Frage über den Auslösungsreiz des Atemrhythmus überhaupt und im besonderen zur Entscheidung der Frage über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei (Süßwasser-)Fischen benützen kann: wenn der Fisch genug sauerstoffhaltiger Luft verschluckt, wird das Blut durch die respiratorische Tätigkeit der Darmschleimhaut in dem Maße mit Sauerstoff versorgt, dass die Kiemendeckelbewegungen aufhören (Apnoea vera, ähnlich derjenigen beim Fötus im Mutterleibe); wenn dann in den nervösen Zentralorganen wiederum Sauerstoffmangel entsteht, so werden von neuem rhythmische Atembewegungen der Kiemendeckel ausgelöst. Falls der Fisch sauerstoffarme Luft verschluckt, kommt es zu keinen apnoischen Zuständen. Durch geeignete Versuchsanordnungen konnte dann gezeigt werden, dass selbst große Kohlensäuremengen in der verschluckten Luft keine Dyspnoe bedingen, so dass bei diesen Fischen der Sauerstoffmangel allein, nicht der Kohlensäureüberschuss im Blute die automatische Tätigkeit des Respirationszentrums auslöst. Dadurch wurde gleichzeitig sichergestellt, dass das Atemzentrum der Fische ganz ähnliche —

1) Babák, E., Zur Frage über das Zustandekommen der Atembewegungen bei Fischen. Centralbl. f. Physiol. Bd. XXI, 1907.

2) Babák, E. und Dedek, B., Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Süßwasserfischen. Pflüg. Arch. Bd. 119, 1907.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

automatische, durch zentrale (Blut-, Ernährungs-)Reize bedingte — Tätigkeit aufweisen kann, wie dieselbe bei den höheren (homoiothermen) Wirbeltieren gefunden wird, dass sie also keinesfalls ausschließlich peripheren (reflektorischen) Ursprunges ist.

Nun kann man zeigen, wenn man das Tier in sauerstoffreiem (gut ausgekochten) Wasser hält, dass selbst hier, wo die Kiemendeckelbewegungen ohne Nutzen sind, die Darmatmung in dem Maße leistungsfähig ist, dass das Zentralnervensystem ausgiebig mit Sauerstoff versorgt wird: man kann selbst im ausgekochten Wasser längere apnoische Zustände antreffen. Gewöhnlich brechen dann plötzlich die angestrengten frequenten, d. h. dyspnoischen Kiemendeckelbewegungen aus, wonach der Fisch bald zur Wasseroberfläche emporsteigt, um Luft aufzunehmen (sowie verbrauchte Luft per anum zu entleeren). Dann kann man, wenn der Fisch sich wiederum ruhig am Boden niedergelegt hat, rasch sowohl in der Amplitude als auch in der Frequenz abnehmende Kiemendeckelbewegungen wahrnehmen, bis sie vollständig sistiert werden.

Durch steigende Temperatur des Mediums (sowie durch gleichzeitige Herabsetzung seines Sauerstoffgehaltes) kann man bewirken, dass der Fisch sehr oft den Darmkanal ventiliert: aber noch bei 25° C. kann man im ausgekochten Wasser kurze apnoische Pausen beobachten. Dies ist also ein eklatanter Beweis der Ausgiebigkeit der respiratorischen Funktion der Darmschleimhaut. Ja selbst bei 30° C. konnten wir sicherstellen, dass die Darmatmung allein den hochgesteigerten Gaswechsel noch gut versorgt.

Sehr interessant sind nun die vergleichenden Versuche an den zwei anderen bei uns lebenden Cobitidinen, *Nemachilus barbatula* (Bartgrundel) und *Cobitis taenia* (Steinbeißer). Alle drei Cobitidinen unterscheiden sich voneinander in bezug auf ihre Lebensweise; während *Misgurnus fossilis*, der größte von ihnen, sich gewöhnlich in flachen Gegenden und zwar in schlammigen Bächen, Sümpfen und Wassergräben aufhält, sich gerne in Schlamm verbirgt und hier im Winter ganze Monate zubringen soll, findet sich das kleinste Tier — *Cobitis taenia* — in fließenden sowie stehenden Gewässern mit sandigem oder steinigem Boden, gewöhnlich unter den Steinen, *Nemachilus barbatula* sowohl in der Ebene als auch in Gebirgsgegenden, aber ausschließlich im fließenden Wasser mit steinigem oder sandigem Grunde. Dementsprechend lässt sich *Misgurnus* und auch *Cobitis* leicht, *Nemachilus* verhältnismäßig schwieriger in Gefangenschaft halten.

*Cobitis taenia* liegt die größte Zeit am Boden, immerwährende Kiemenatmung aufweisend, während *Misgurnus fossilis* im gut durchgelüfteten Wasser zeitweise apnoische Zustände zeigt. Die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Darmatmung erscheint bei *Misgurnus* oft selbst im gut durchgelüfteten Wasser, wo die Kiemenatmung allein den Gaswechsel verrichten könnte; bei *Cobitis* wird aber nicht selten stundenlange dyspnoische Kiemenatmung, als Folge ungenügender Sauerstoffversorgung des Zentralnervensystems, angetroffen, ohne dass das Tier die Darmatmung benützt. Und so kann auch *Nemachilus* sehr unruhig im Wasser umherschwimmen, ohne von der Oberfläche Luft aufzunehmen; zeitweise liegt er, den Vorderkörper aufgestützt, am Boden, dyspnoisch atmend; seine Kiemendeckelbewegungen sind bei weitem nicht so frequent als bei *Cobitis*, um so mehr aber größer.

*Cobitis* und *Nemachilus* greifen in der Tat zu der Darmventilation erst in der Not, während diese akzessorische Respirationstätigkeit beim *Misgurnus* gleichsam ganz regelmäßig vorkommt. Dem entspricht auch das ganze Aussehen des Verhaltens bei der Darmventilation: *Misgurnus* nimmt rasch Luft in den Mund auf und mit dem Vorderkörper zum Boden umbiegend, entleert er aus dem beim Nachfolgen des Vorderkörpers der Wasseroberfläche genäherten Hinterkörper die verbrauchte Luft; es handelt sich beinahe um einzigen Akt. *Cobitis* dagegen hängt oft längere Zeit mit dem Munde an der Wasseroberfläche, so dass die neu verschluckte Luft gleichsam die im Enddarm befindliche sukzessiv herauspresst; die Darmventilation ist mehr unterbrochen und protrahiert; und selbst wenn sie schnell durchgeführt wird, haftet ihr etwas Ungeschicktes an. Noch geringer ist die Adaptation bei *Nemachilus*: der Fisch verschluckt lange mit Anstrengung Luft, ehe es ihm gelingt, sich damit den Darmkanal zu füllen; die Entleerung geschieht sehr schwierig, mit sichtlicher Anstrengung.

Im ausgekochten Wasser, besonders wenn man darüber noch sauerstoffarme Atmosphäre künstlich herstellt, lässt sich leicht der Andrang zur Darmventilation auch bei *Cobitis* und *Nemachilus* wecken. Man kann nun bei diesen häufigen Ventilationen die Verschiedenheiten des ganzen Vorganges bei den drei Cobitidinen verfolgen. *Misgurnus* verschluckt die Luftblase oder mehrere hintereinander ganz prompt; *Cobitis* schnappt nach der Luft so, dass bei den Versuchen, dieselbe zu verschlucken, manchmal kleinere oder größere Luftblasen durch die Kiemendeckelöffnungen nach außen hervortreten; *Nemachilus* aber führt gleichsam einen Luftstrom von der Mundöffnung durch die Kiemendeckelöffnungen nach außen hindurch, ohne viel davon zu verschlucken.

Es liegt hier sozusagen die Phylogenese der Darmventilation vor uns, besonders wenn man noch andere Fische (den Cobitidinen verwandte — z. B. die Cyprininen — oder auch entferntere) zur Vergleichung heranzieht. Die Karpfen, Grundel (*Gobio*) u. s. w. halten sich im sauerstoffarmen Wasser nahe der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Oberfläche auf und nehmen bei den Atembewegungen zugleich mit Wasser Luftblasen auf; bei den Atembewegungen wird nun das Wasser mit denselben durchgeschüttelt. Man kann dies besonders bei *Nemachilus* verfolgen; der Fisch hält eine große Luftblase im Munde und bei den durch die Kiemenatmung bewirkten Wasserströmungen wird dieselbe fortwährend hin und her bewegt, verkleinert, teilweise durch die Mundöffnung, teilweise durch die Kiemendeckelöffnungen entleert etc. Es kann dies als die Vorstufe der Darmventilation gelten: und wirklich beschränkt sich bei *Nemachilus* die akzessorische Respiration oft auf diese Mundventilation. Besonders bei größeren Exemplaren von *Nemachilus* haben wir nur ausnahmsweise, oder überhaupt nicht die Darmventilation gesehen. Bei ganz kleinen Tieren konnte aber die Darmventilation sehr leicht ausgelöst werden. Wir haben einige Wochen große und kleine *Nemachilus*-Exemplare im sauerstoffarmen Wasser gehalten: jeden Tag wurde ihnen ausgekochtes Wasser gegeben; die kleinen hielten sich gewöhnlich am Boden auf, hie und da zur Oberfläche aufsteigend, um Luft zu verschlucken oder die Mundventilation durchzuführen; die großen waren fast immerwährend an der Wasseroberfläche, hauptsächlich durch die Kiemendeckelöffnungen die Luft entleerend, seltener per anum.

Um die Luft prompt zu verschlucken, müssen die Kiemendeckel in dem entscheidenden Augenblicke fest zugeschlossen werden; dies wird öfters schon bei *Cobitis* beobachtet, obwohl man auch hier nicht selten die Luft teilweise durch die Kiemendeckelöffnungen durchgepresst findet.

In Übereinstimmung mit der unvollkommenen Entwickelung des Mechanismus der Darmventilation haben wir bei *Cobitis* und *Nemachilus* auch geringe respiratorische Leistungsfähigkeit der Darmschleimhaut sichergestellt. Wenn *Cobitis* im ausgekochten Wasser aus einer reinen Sauerstoffatmosphäre den Darmkanal ventiliert, kommt es nur zur unbedeutenden Verlangsamung der dyspnoischen Kiemendeckelbewegungen: die Darmschleimhaut ist offenbar nicht imstande, selbst wenn sie mit reinem Sauerstoff in Berührung ist, genügende Menge davon in das Blut zu transportieren. Es scheint, dass bei *Nemachilus* noch geringere Ausbildung der Atemtätigkeit des Darmepithels vorliegt. Es lässt sich nach diesen Beobachtungen erwarten, dass die eigentümliche morphologische Adaptation des Atmungsepithels, wie sie am besten zuletzt von Calugareanu[1]) bei *Misgurnus*

1) Calugareanu, D., Die Darmatmung von *Cobitis fossilis*. I. Mitt. Über den Bau des Mitteldarmes. Pflüg. Arch. Bd. 118, 1907, p. 42—51.

© Biblioteka Główna Uniwersytetu Łódzkiego, http://www.bibliotekauniwersytecka.pl, www.zobodat.at

*fossilis* beschrieben wurde, bei *Cobitis* und vielleicht noch mehr bei *Nemachilus* nur angedeutet sein wird.

Die hochentwickelte respiratorische Funktion der Darmschleimhaut bei der Gattung *Misgurnus* ist also bei den nahe verwandten Gattungen *Cobitis* und *Nemachilus* gleichsam in ihren niederen phylogenetischen Vorstufen anschaulich dargestellt. Es ist möglich, dass die Cobitidinen überhaupt (also z. B. auch die uns unzugänglichen Gattungen *Botia*, *Lefua*, *Diplophysa*, *Lepidocephalichthys*, *Acanthophthalmus*, *Apua* u. s. w.) die Darmatmungstätigkeit in verschiedenem Grade entwickelt besitzen, und es würde sich ohne Zweifel lohnen, betreffende vergleichende physiologische (sowie histologische) Untersuchungen anzustellen.

Man kann sich vorstellen, dass die Vorfahren der heutigen Cobitidinen überhaupt öfters zu der Mundventilation Zuflucht genommen haben, vielleicht infolge der geänderten äußeren Bedingungen des Gaswechsels. Die Schleimhaut der Mundhöhle kann wahrscheinlich genug ausgiebigen Gaswechsel vermitteln, ohne die durch Luftblasen in der Mundhöhle stattfindende Sauerstoffsättigung des zu den Kiemen strömenden Wassers zu erwähnen; bei den Labyrinthfischen, von denen wir in der oben angeführten Arbeit besonders die Osphromeniden und Anabantiden studiert hatten, kam es zur Entwickelung ganz komplizierter Luftatmungsorgane, wo sich die zarte Mundschleimhaut auf knöchernen Stützen mächtig in die Fläche entwickelt hat. Wenn die aufgenommenen Luftblasen bei den angestrengten Mundventilationsbewegungen verschluckt wurden, konnte gewiss auch die Darmschleimhaut einigermaßen den Gaswechsel versorgen. Wir wissen z. B. aus Schierbeck's[1]) Untersuchungen, dass die Magenschleimhaut (besonders während der Verdauungsperiode) wirkliche Kohlensäuresekretion zeigt: man kann diese Sekretion künstlich ändern, und sogar eine Kohlensäurespannung von 140 mm hervorrufen, also erheblich mehr, als im normalen Blute vorkommt. Ohne Zweifel kann auch die Darmschleimhaut Sauerstoff resorbieren. So konnte also die Darmschleimhaut auch bei den Fischen an Gaswechseltätigkeit Anteil nehmen (bei *Nemachilus* kann das Leben im ausgekochten Wasser bedeutend verlängert werden, wenn das Tier ausgiebig den Darmkanal mit sauerstoffhaltiger Luft ventiliert, wie es bei jungen Tieren vorkommt).

Bei einigen Arten wurde also vielleicht diese respiratorische Fähigkeit der Darmschleimhaut bei ungünstigem Sauerstoffgehalt des Medium oft ausgenützt, wodurch die funk-

1) Schierbeck, N. P., Fernere Untersuchungen über das Auftreten der Kohlensäure im Magen. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. V, 1895, p. 1895, p. 11—12.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tionelle Anpassung derselben allmählich zustande gekommen ist. Die bedeutendste Entwickelung erlangte die Darmatmung bei *Misgurnus*, welcher sonst in sauerstoffarmem Wasser die übrigen Lebensbedingungen sehr günstig findet. *Cobitis* hält sich in besser durchgelüftetem Wasser auf, dementsprechend finden wir bei ihnen bedeutend niedriger entwickelte Darmatmung. *Nemachilus* endlich bietet sozusagen die Verhältnisse dar, von welchen die hochentwickelte Darmatmung von *Misgurnus* ihren Anfang genommen hat: da er dem Leben im fließenden Wasser angepasst ist, hat sich die ursprüngliche Stufe der respiratorischen Darmtätigkeit erhalten.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass mit dieser Vervollkommnung der akzessorischen Respiration die respiratorische Funktion der Kiemen bei *Misgurnus* sich vermindert hat; dafür sprechen schon die Beobachtungen über die gegenseitige Beziehung der beiderlei Atmungsfunktionen, wie wir dieselben in der oben genannten Abhandlung sichergestellt haben (bei den Osphromeniden ist die Kiemenatmung stark rückgebildet). Demgegenüber weist *Nemachilus* ungeschmälerte Kiemenatemtätigkeit auf. Es ist möglich, dass auch morphologische Verschiedenheiten in der Ausbildung der Kiemen bei verschiedenen Cobitidinen bestehen.

Endlich verdient der Umstand etwas Beachtung, dass junge, noch ganz kleine (3—4 cm) Exemplare von *Nemachilus* weit bedeutendere Anpassungsfähigkeit an den Sauerstoffmangel des Wassers besitzen als alte Tiere, indem sie ausgiebig und verhältnismäßig leicht und geschickt den Darmkanal ventilieren. Dementsprechend sind sie lange Wochen in täglich erneutem ausgekochten Wasser am Leben geblieben, während die großen Tiere bald sämtlich ausgestorben sind. Die ontogenetisch jüngeren Entwickelungsstadien zeigen gleichsam die ursprüngliche Plastizität der Cobitidinenvorfahren, auch was die Disposition zur Entwickelung der respiratorischen Darmtätigkeit betrifft. Das soll allerdings nicht bedeuten, dass man aus jungem *Nemachilus* einen *Misgurnus* großziehen kann.

Durch diese Zeilen soll auf eine Gruppe zusammenhängender, größtenteils physiologischer Tatsachen hingedeutet werden, wie sie die vergleichende Untersuchung der Cobitidinen ergeben hat. Wir haben Versuche im Gange, welche die Widerstandsfähigkeit dieser Fische gegen Sauerstoffmangel, die Größe der roten Blutkörperchen etc. berühren. So könnte es gelingen, durch vergleichende physiologische Forschung selbst morphologische Verhältnisse zu beleuchten und der phylogenetischen Betrachtung Grund zu verschaffen.

---

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 27

Autor(en)/Author(s): Babák Edward

Artikel/Article: Vergleichende Untersuchungen uÌˆber die Darmatmung der Cobitidinen und Betrachtung uÌˆber die Phylogenese derselben. 697-703