

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel

und

Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX.

1. April 1910.

N^o 7.

Inhalt: Babák, Über die Oberflächenentwicklung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit.
— Kapterew, Experimentaluntersuchungen über die Frage vom Einflusse der Dunkelheit auf die Gefühlsorgane der Daphnie.

Über die Oberflächenentwicklung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit.

Von Prof. Dr. Edward Babák (Prag).

I.

Die äußere Oberfläche der Organismen, wodurch der Stoffaustausch zwischen dem Körper und dem äußeren Medium vollzogen wird, ist gemäß den Bedürfnissen jedes Organismus quantitativ entwickelt und qualitativ eingerichtet.

Bei den niedersten Tieren ist die äußere Oberfläche des einzelligen Körpers relativ sehr groß, indem sein Volumen gewöhnlich sehr klein ist. Die Stoffaufnahme geschieht hier entweder durch die sämtliche Oberfläche (Sauerstoffaufnahme, Aufnahme von gelösten Stoffen) oder auch durch speziell geformte Partien derselben (Cytostoma etc., besonders bei der Aufnahme von festen Nahrungspartikeln, welche allerdings bei Rhizopoden ebenfalls auf beliebiger Stelle der Körperoberfläche eingezogen werden können); ähnliche Verhältnisse werden bei der Stoffabgabe aufgefunden.

Nebst der äußeren Oberfläche sind schon bei den Protozoen auch innere dem Stoffaustausch dienende Oberflächen entwickelt, indem z. B. um die aufgenommenen Nahrungskörperchen Vakuolen entstehen, welche man als Verdauungsvakuolen bezeichnet; man

führt gewöhnlich an, dass diese Vakuolen einerseits von der mit der Nahrung zugleich aufgenommenen Wassermenge gebildet werden, wonach andererseits aus der Protoplasmawand verdauende Fermente in diese Wasserschicht sezerniert werden; nach Štolc¹⁾ darf man wenigstens bei den Amöben zwischen den aufnehmenden Vakuolen, welche das mit dem Nahrungskörperchen mitgerissene Wasser enthalten, welches allmählich verschwindet und den eigentlichen Verdauungsvakuolen unterscheiden, welche sich bei der strömenden Bewegung des Protoplasmas in bestimmter Partie des Amöbenkörpers um die Nahrung durch Sekretion bilden. Die Protoplasmawände dieser Verdauungsvakuolen müssen wir gleichzeitig als resorbierende und wohl auch als die resorbierten Stoffe synthetisch (assimilatorisch) verarbeitende Oberflächen betrachten. Außerdem kommen bei den Protozoen eigene absondernde Vakuolen vor, welche als Exkretionsorgane fungieren. Man kann selbst vom „inneren Milieu“ (Claude Bernard) bei den Protozoen sprechen, soweit sich z. B. bei den kontraktile, rhythmisch pulsierenden Vakuolen ein ganzes System von Kanälchen, welches den Protoplasmakörper durchzieht und mit den Vakuolen und oft auch mit dem äußeren Medium kommuniziert, sicherstellen lässt: es handelt sich wohl um eine Einrichtung, welche dem Zirkulationsapparate, vielleicht auch den Atmungs- und Exkretionsorganen der höheren Tiere ähnlich ist.

Bei den Pflanzenzellen kommt ganz gewöhnlich eine mächtige Entwicklung der äußeren und zugleich der inneren Protoplasmaoberfläche zustande dadurch, dass Saft Räume entstehen, bei dem Zellenwachstum sich vergrößern und oft zusammenfließen so, dass das Protoplasma nur einen dünnen Überzug der Zellenwand bildet: dadurch wird wohl ein ausgiebiger Stoffaustausch zwischen dem äußeren Medium und dem Protoplasma, sowie zwischen diesem und dem Saft Raum Inhalte ermöglicht.

Ja man könnte überhaupt die Zellstruktur der Organismen von dem Standpunkte der Entwicklung der physikalisch-chemischen Reaktionsoberfläche begreifen, indem auf diese Weise das in winzige Klümpchen zerklüftete Protoplasma relativ zum kompakten Massenvolumen eine ungeheure Oberfläche besitzt, wobei gleichzeitig das differenzierte Kernplasma ebenfalls eine mächtige Kontaktfläche erreicht, auf welcher die stofflichen Beziehungen zwischen Karyoplasma und Cytoplasma intensiv gepflegt werden können. Man darf auch die Gestaltung der anderen Zellorgane auf diese Weise beurteilen: so z. B. würde es sich bei den Chloroplasten nicht nur um die Beziehung zu den chemischen Reaktionen, sondern auch zur Energieaufnahme handeln.

1) Štolc, a. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 1910. Prag.

Endlich ist es auch berechtigt, bei der alveolaren oder Schaumstruktur u. s. w. des Protoplasmas dieselbe Betrachtungsweise anzuwenden. —

Bei den höheren Tieren, wo weitgehende Organdifferenzierung vorkommt, finden wir die stoffaufnehmenden und stoffabgebenden Oberflächen, zugleich mit ihrer auffälligen quantitativen Entwicklung, hochgradig qualitativ differenziert.

Die Aufnahme der Nahrungsstoffe wird hauptsächlich durch die Oberfläche des Verdauungstraktes vollführt; derselbe kommt ausschließlich bei der Aufnahme der festen Nahrung in Betracht, wogegen das Wasser (und darin gelöste Stoffe) z. B. besonders bei den Amphibien durch die äußere Körperoberfläche aufgenommen werden können, ähnlich auch der Sauerstoff, welchen man ebenfalls als Nahrungsstoff betrachten darf.

Neuerdings macht Pütter²⁾ mit großem Nachdruck darauf aufmerksam, dass die Ernährung der Wassertiere überhaupt zu hohem Grade oder sogar ausschließlich durch äußere Körperoberfläche und ihre Differenzierungen (Kiemen) zustande kommt, indem vorwiegend im umgebenden Medium gelöste Stoffe als Nahrung dienen. Die Sauerstoffaufnahme geschieht oft durch besondere atmende Oberflächen der Tracheen, Kiemen oder Lungen, wobei die übrige Körperoberfläche dann nur in untergeordneter Weise respiratorisch tätig ist (bei den Amphibien hat aber die Atmungstätigkeit der Haut große Bedeutung: bei den Fröschen wird während des Winters der Gaswechsel vorwiegend durch die Haut vollzogen (Krogh³⁾); auch der Verdauungstraktus kann den Gaswechsel verrichten, z. B. bei den lungenlosen Salamandriden die Schleimhaut der Mundhöhle, welche bei den sämtlichen Amphibien eine gewisse respiratorische Funktion besitzt, oder die Labyrinthorgane der Mundhöhle bei den Labyrinthfischen, der Mitteldarm bei *Misgurnus*, der Enddarm bei den Libellulidenlarven u. s. w.).

Die Stoffabgabe findet oft durch dieselben Oberflächen statt, welche der Stoffaufnahme dienen, was besonders für die Atmungsflächen gilt, welche einerseits Sauerstoff aufnehmen, andererseits Kohlensäure sezernieren. Auch die Verdauungsflächen geben Stoffe ab, welche entweder im Haushalte des Körpers weiter tätig sind — sogen. Sekrete (Verdauungssäfte mit ihren Fermenten u. s. w.) oder welche als Auswurfstoffe, Exkrete entfernt werden müssen (nach manchen Autoren werden die Exkremente der fleischfressenden Tiere größtenteils als Exkrete der Verdauungsröhre aufgefasst); die Drüsen des Verdauungstraktes sind spezialisierte stoffabgebende Organe, welche sich oft durch außer-

2) Pütter, A., Zeitschr. f. allg. Physiol. VII, 1907, S. 281 u. 321, IX, 1909, S. 147.

3) Krogh, Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 15, 1909, S. 328.

ordentliche Oberflächenentwicklung auszeichnen. Endlich gibt es spezielle, Stoffe ins äußere Medium abgebende Organe, eigentliche Exkretionsorgane: Nieren u. s. w.

Die Entfaltung der äußeren Oberflächen kann man sich durch einige Beispiele veranschaulichen. Die Atmungsfläche der Lungen eines erwachsenen Mannes wird etwa mit 100 m^2 (nach verschiedenen Autoren $90\text{--}130\text{ m}^2$) angegeben; man schätzt die Zahl der Lungenalveolen auf etwa 400 Millionen von je $0,25\text{ mm}$ Durchmesser und $0,3\text{ mm}^2$ Oberfläche. Auf diese Weise lässt sich begreifen, dass das auf so großer Fläche sich ausbreitende Blut sich so vollkommen mit Sauerstoff sättigen kann, dass es auch nach künstlicher, womöglich ausgiebiger Durchschüttlung mit Sauerstoff von demselben nicht merklich mehr aufnimmt, als in dem Blute der Lungenvenen gefunden wird. — Die resorbierende Oberfläche des Dünndarms wird durch eine bedeutende Anzahl feiner Zotten (beim Menschen etwa 4 Millionen) mächtig vergrößert. — Die Anzahl der auf einer einzigen von den zahlreichen Nierenpapillen mündenden Harnsammelkanälchen wird auf 6000 geschätzt, von denen aber jedes wiederum aus vielen kleineren entsteht, welche wieder Fortsetzungen der kompliziert gewundenen Harnkanälchen der Rindensubstanz der Niere sind. — Ähnliche Verhältnisse werden bei den Hodenkanälchen etc. angetroffen.

Bei den höheren Tieren, insbesondere bei den Wirbeltieren ist das innere Medium — Lymphe, Blut — als Vermittler zwischen dem äußeren Medium und den Gewebelementen hochgradig entwickelt: hier kommen die eigentlichen inneren Oberflächen in auffallender Entfaltung vor (gegenüber den „inneren“ Drüsen-, Verdauungs- und Atmungsflächen, welche mittelbar oder unmittelbar mit dem äußeren Medium in Berührung sind). Das Gefäßsystem, besonders seine Kapillaren zeichnen sich durch großartige Oberflächenentfaltung aus, und im Blute nehmen wiederum die Erythrocyten, welche als Sauerstofftransportmittel fungieren, eine hervorragende Stellung in dieser Hinsicht ein.

Wenn man die Zahl der roten Blutkörperchen beim erwachsenen Manne auf etwa 5 Millionen in 1 mm^3 Blut schätzt, die Oberfläche eines Erythrocyten auf etwa $130\text{ }\mu^2$, so beträgt die Oberfläche der in 1 mm^3 Blut enthaltenen roten Blutkörperchen etwa 650 mm^2 , im sämtlichen Blute des Mannes etwa 3000 m^2 .

II.

Die Ausdehnung der äußeren und inneren Oberflächen des Organismus ist den jeweiligen Verhältnissen der äußeren Lebensbedingungen sowie der Bedürfnisse des Körpers vollständig angepasst (ähnlich wie ihre intime strukturelle Beschaffenheit).

So sehen wir z. B., dass die pflanzenfressenden Säugetiere eine großartige Oberflächenentwicklung des Verdauungstraktes zeigen im Vergleiche mit den Fleischfressern⁴⁾: beim Schafe und bei der Ziege beträgt die Darmlänge in Körperlängen ausgedrückt 26—28, beim Rinde 20 gegenüber den Raubtieren, wo der Wolf 4, die (wilde) Katze 3 zeigt; höchst auffallend sind die Unterschiede bei nahe verwandten, aber ganz verschieden sich ernährenden Säugetieren, z. B. bei Fledermäusen, wo die karnivoren Gattungen die relative Darmlänge 2—3, die pflanzenfressenden 6—7 aufweisen. Bei den Vögeln sollen die Fleischfresser die relative Darmlänge 1,7—3, die Pflanzenfresser sogar bis 9 besitzen, obwohl hier sonst sehr komplizierte Verhältnisse herrschen (in bezug auf die Abhängigkeit der Längeentwicklung der Verdauungsröhre von der Anwesenheit und vom Entwicklungsgrad der Blinddärme u. s. w.). Ebenfalls bei den Reptilien wird ähnliche Beziehung zwischen der Verdauungsröhre und der Art der Nahrung in vielen Fällen konstatiert (z. B. nach Lönnberg weisen die insektenfressenden Iguaniden eine relative Dünndarmlänge zwischen 114—126 ‰, Dickdarmlänge 28—59 ‰ auf, während die pflanzenfressenden Iguaniden sich durch außerordentlich langen Dünndarm 180—291 ‰ und Dickdarm 88—143 ‰ auszeichnen, oder insektivere Lacertiden weisen eine Dünndarmlänge 80—91 ‰, Dickdarmlänge 25—31 ‰, während die omnivore *Lacerta Galloti* 163 ‰ und 42 ‰ misst). Selbst bei den Fischen bemerkt man Andeutungen von solchem Verhalten, indem z. B. Milne-Edwards beim Hecht die relative Darmlänge 1, beim Karpfen dagegen 2 angibt.

Große Bedeutung für unsere Frage müssen wir den verhältnismäßig seltenen Fällen zuschreiben, wo ein und derselbe Organismus während seines Lebens die Nahrungsweise wesentlich wechselt und zugleich bedeutende Unterschiede in der Entwicklung der Verdauungsfläche aufweist: dies kommt bei den metamorphosierenden Tieren vor — vor allem aber bei den Anuren. Die Länge der Verdauungsröhre bei den ausgewachsenen Geschlechtstieren von *Rana esculenta* beträgt (nach Gaupp⁵⁾) im Mittel 2,9 (bei *Rana fusca* 2,1) Rumpflängen, während ich bei den in freier Natur gefangenen Kaulquappen von *Rana esculenta* die relativen Darmlängen von 16 (bei den mit winzigen Knospen der hinteren Extremitäten versehenen Stadien), 12 (mit etwas größeren, schon deutlich gegliederten hinteren Extremitäten), 9 (mit vollständig ausgebildeten und ausgiebig als Loko-

4) Babák, E.: Über den Einfluss der Nahrung auf die Länge des Darmkanals. Biol. Centralbl. XXIII, 1903, S. 477. — Experim. Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. Arch. f. Entwickelungsmech. XXI, 1906, S. 611.

5) Gaupp, E., Anatomie des Frosches. 1899.

motionsorgane tätigen hinteren Extremitäten) gemessen habe. Nun sind die Kaulquappen typisch omnivor, während die metamorphosierten Tiere insektivor, überhaupt fleischfressend sind. Ohne Zweifel müssen wir diese Unterschiede einerseits mit der weniger ausgiebigen Nahrung der Larven (welche sich ununterbrochen ihren Darm mit Schlammerte füllen und damit Infusorien, Rädertierchen, Diatomeeen u. s. w. einschlürfen, sowie die Pflanzenteile benagen) in Beziehung bringen, andererseits aber mit den relativ weit größeren Nahrungsbedürfnissen der mächtig heranwachsenden und sich entwickelnden embryonalen Organismen der Kaulquappen; demgegenüber findet der verhältnismäßig langsam wachsende und dann stationär bleibende Körper des metamorphosierten Frosches in den Insekten, kleineren Amphibien etc. höchst konzentrierte und leicht verdauliche Nahrung. Es liegt hier also vor uns gleichsam ein von der Natur durchgeführter anschaulicher Beweis, dass sich ein und derselbe Organismus eine Verdauungsoberfläche je nach seinen Bedürfnissen herstellt.

Die Beziehung der Oberflächenentwicklung der Verdauungsröhre zum relativen Nahrungsbedarf des Körpers ergibt auch die Vergleichung der poikilothermen und homoiothermen Wirbeltiere; bei Fischen, Amphibien, ja selbst Reptilien kommen Verdauungsröhren vor, welche kaum die Körperlänge überschreiten, wogegen die Vögel und Säugetiere, deren hohe beständige Körpertemperatur bedeutende Intensität des Stoffwechsels erfordert, vielfach gewundene, die Körperlänge immer weit überschreitende Darmlängen besitzen; nebstdem erreicht die Oberflächenvergrößerung durch Falten- und Zottenbildung vorwiegend erst bei den Homoiothermen ihren Gipfelpunkt.

Aber selbst in einem und demselben Körper findet die morphologische Durchmusterung der einzelnen Abteilungen des Darmes auffällige Beziehungen zur Größe der funktionellen Betätigung derselben: so hat der Dünndarm der Fleischfresser nach der weitgehenden Verflüssigung und sogar auch schon chemischen Bearbeitung der aufgenommenen Nahrung durch den Magen die gründliche Verdauung, Resorption und Assimilation des Hauptanteiles der Nahrungsmenge durchzuführen, während der Dickdarm nur die Resorption (vorwiegend von Wasser) zu Ende bringt und sonst hauptsächlich als Reservoir der Exkremente dient, deren Menge bei den Karnivoren etwa nur 1% der festen Bestandteile der Nahrung ausmacht; wir begreifen im Zusammenhange mit dieser kleinen Funktion, dass bei den ganz ausgesprochenen Fleischfressern, z. B. bei dem Löwen und Seehund, die Dickdarmlänge nur 3% der gesamten Verdauungstraktuslänge erreicht. Beim

Pflanzenfresser aber fällt dem Dickdarm noch eine weitgehende Verdauungs-, Resorptions- und Assimilationsarbeit zu, da der aus dem Dünndarm kommende Inhalt noch wenig ausgenützt ist; der Dickdarm nimmt auch die Beförderung der voluminösen bis 40% Unverdautes und Unverdauliches enthaltenden Kotmassen über (nach Süssdorf); damit erklären wir uns, dass die Dickdarmlänge bei den Pflanzenfressern sogar 40% der gesamten Verdauungsröhre betragen kann. —

Ähnliche Verhältnisse liegen auch vor, wenn wir die Ausdehnung der atmenden Oberfläche des tierischen Organismus in Erwägung ziehen. Die homoiothermen Wirbeltiere besitzen den poikilothermen gegenüber ungemein komplizierte, durch großartige Oberflächenentwicklung sich auszeichnende Lungenorgane. Es ist höchst lehrreich, z. B. die getrocknete aufgeblasene Froschlunge mit den Präparaten der menschlichen Lunge zu vergleichen; die winzigen mit mikroskopischen Alveolen dicht besetzten Alveolargänge derselben sind strukturelle Analoga der ganzen Amphibienlunge, so dass die mächtige Ausdehnung der atmenden Oberfläche bei den mit intensivem Gaswechsel ausgestatteten Warmblütern ganz anschaulich zutage tritt.

Und wiederum können wir auf dieser Stelle das schon oben bei der Gelegenheit der Entwicklung der verdauenden Oberfläche angeführte Beispiel des embryonalen und metamorphosierte Froschorganismus zitieren: die Froschlarve atmet einerseits, wie der ausgewachsene Frosch, mittelst der äußeren Körperoberfläche; dieselbe ist bei der ganz kleinen Larve relativ weit bedeutender als bei dem ausgewachsenen Tiere, trotzdem ist sie aber noch durch äußere Kiemen mächtig vergrößert; andererseits atmet das Geschlechtstier durch Lungen, wogegen man bis vor kurzem geneigt war, die Lungenatmung erst den metamorphosierenden Tieren zuzuschreiben; aber unsere Beobachtungen haben festgestellt⁶⁾, dass schon junge Larvenstadien aus der Zeit, wo sich die äußeren Kiemen rückbilden, Lungenatmung zeigen: sie kommen zur Wasseroberfläche, um Mund- und höchstwahrscheinlich auch die Lungenventilation zu vollführen, was im sauerstoffarmen Wasser weit öfters geschieht als im gut durchgelüfteten; außerdem findet man bei der Präparation ganz junger Froschlarven die Lungen mit Gas prall gefüllt, und, wenn man den Tieren den Zutritt zur Wasseroberfläche verhindert, gelingt es schwer, selbst im gut durchgelüfteten und rasch gewechselten Wassermedium die Larven längere Zeit zu züchten — obzwar sie nach dem Verluste der äußeren weit mächtigere „innere“ Kiemen entwickeln. Es wird also bei etwas

6) Babák, E.: Über die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren etc. Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. 123, 1909, S. 481.

älterer Froschlarve der Gaswechsel durch die relativ große äußere Körper- sowie die Lungenoberfläche und dann durch die stark ausgedehnte Fläche der „inneren“ Kiemen vollzogen, in Übereinstimmung mit dem relativ intensiven Stoffwechsel der Larve, dagegen beim metamorphisierten Tiere nur durch die Haut- und Lungenoberfläche, wiederum in Übereinstimmung mit dem relativ kleinen Stoffwechsel des Geschlechtstieres (neuere in Bohr's Laboratorium durchgeführte Versuche zeigen, dass die Lungenatmung beim ausgewachsenen Frosche hauptsächlich während des Geschlechtslebens vorkommt, während im Winter der Froschorganismus vorwiegend durch die Haut atmet)⁷⁾.

Den relativ weit bedeutenderen Sauerstoffbedarf der Anurenlarven den Geschlechtstieren gegenüber haben die von Amerling⁸⁾ durchgeführten Untersuchungen sichergestellt: das Zentralnervensystem der Larven ist gegen Sauerstoffmangel weit empfindlicher als bei den ausgewachsenen Tieren. Nun lassen sich aber noch folgende interessante Beziehungen konstatieren: die ganz jungen Entwicklungsstadien z. B. von *Rana fusca*, welche soeben der Gallerthülle entschlüpft sind und nur äußere Kiemenbüschel mit relativ kleiner Oberfläche besitzen, sind verhältnismäßig dem Sauerstoffmangel gegenüber bedeutend widerstandsfähiger als spätere Entwicklungsstadien ohne äußere Kiemen, bei denen aber die „inneren“ Kiemen mächtig entwickelt sind; ich möchte die Entwicklung der „inneren“ Kiemen bei Anurenlarven als den morphologischen Ausdruck des stark anwachsenden Sauerstoffbedürfnisses ansehen, dem die äußeren Kiemen bei weitem nicht Genüge leisten können, nicht einmal vielleicht durch stärkere Herausbildung, welche wiederum mit mancherlei Inkonvenienzen verbunden würde, so dass die erforderliche Vergrößerung der Atmungsoberfläche durch die Hervorbringung der gedeckten „inneren“ Kiemen, also durch Einschlagen einer neuen Entwicklungsrichtung zustande kommt; die äußeren Kiemen werden dann bei den Anurenlarven nur als vorübergehende Organe angelegt, gleichsam als Reminiszenzen auf den Bauplan des embryonalen Amphibienkörpers, nachher verkümmern sie als überflüssige Organe neben den geeigneteren „inneren“ Kiemen (doch man kann ihre Verkümmerng durch erhöhtes Sauerstoffbedürfnis experimentell etwas aufhalten, wie weiter unten geschildert wird). Auch vergleichende Betrachtung der verschiedenen Anurenarten kann man in derselben Richtung verwerten: so haben wir gefunden, dass die jungen Larven von *Rana esculenta* weit minder entwickelte

7) Bohr in Nagel's Handb. d. Physiol. d. Menschen, Bd. I, S. 161.

8) Amerling, K.: Über die Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffmangel etc. während der Ontogenie des Frosches. Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. 121, 1908, S. 363.

äußere Kiemen besitzen als die Kaulquappen von *Rana fusca*, was in voller Übereinstimmung mit unserer Erfahrung ist, dass die jungen Larven von *Rana esculenta* gegenüber dem Sauerstoffmangel merklich resistenter, also merklich weniger sauerstoffbedürftig sind, als die entsprechenden Entwicklungsstadien von *Rana fusca*, d. h. die sonst nahe verwandten Arten entwickeln die Atmungsflächen je nach ihrem Bedarfe.

Endlich muss ich noch auf die neuerdings von mir gemachten Erfahrungen über die Physiologie des Atemzentrums bei den Amphibien aufmerksam machen, denen eine große ökologische Bedeutung beizumessen ist. Die Anurenlarven zeichnen sich⁹⁾ durch den Besitz eines regelmäßig rhythmisch tätigen Atemzentrums aus, welches ähnlich wie dasjenige der Homiothermen und besonders wie dasjenige der Süßwasserfische und mancher Arthropoden¹⁰⁾ durch Oszillationen des Sauerstoffgehaltes im Zentralnervensystem seine Tätigkeit reguliert: im sauerstoffarmen Wasser werden die Atembewegungen öfters und stärker ausgeführt, im sauerstoffreichen Wasser seltener und schwächer. Dies bildet einen auffälligen Gegensatz den metamorphosierten Tieren gegenüber, deren Atemzentrum vom Sauerstoffgehalte des äußeren Mediums, was die Regulation der Kehlatmungsbewegungen betrifft, unabhängig ist. Das mächtige Sauerstoffbedürfnis des embryonalen Froschorganismus stellt sich nicht nur große Atmungsfläche her, sondern schafft sich auch die vorzügliche automatische Regulation ihrer Ventilation, je nach dem Sauerstoffgehalte des äußeren Mediums, eben durch diesen Sauerstoffgehalt. Der metamorphosierte Froschorganismus aber besitzt entsprechend seinem geringen Stoffwechsel nur kleine Atmungsfläche ohne die feine Regulation durch Blutreizung des Atemzentrums.

Von den Urodelenuntersuchungen¹¹⁾ führe ich die bei Amblystomalarven sichergestellte Tatsache an, dass ganz junge Larven in ihrer durch äußere Kiemen vergrößerten Körperoberfläche vollständig ausreichende gaswechselverrichtende Fläche besitzen, so dass überhaupt keine Atembewegungen nötig sind; erst mit dem wachsenden Körpervolumen entwickelt sich das Bedürfnis der Atembewegungen, durch welche der Wechsel des äußeren Mediums vollführt wird, und man kann Schritt auf Schritt die „Entstehung des Atemzentrums“ bei diesen Tieren verfolgen.

9) Babák, E., Über die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren etc. Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. 123, 1909, S. 481.

10) Babák, E. und Dědek, B.: Unters. üb. d. Auslösungsreiz d. Atembeweg. b. Süßwasserfischen. — Babák, E. und Foustka, O.: Unters. üb. d. Auslösungsreiz d. Atembeweg. b. Libellulidenlarven. Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. 119, 1907.

11) Babák, E. und Kühnová, M.: Über den Atemrhythmus und die Ontogenie d. Atembeweg. b. Urodelen. Pflüg. Arch. Bd. 130, 1909.

In Beziehung zu den äußeren Lebensbedingungen und dem Sauerstoffbedürfnisse stehen wohl auch die verschiedenen morphologischen Tatsachen der Lungenentwicklung bei den Urodelen: man findet hier alle Übergänge bis zum vollständigen Schwund der Lungen (Wilder¹²⁾ bei den amerikanischen Gattungen *Desmognathus*, *Plethodon*, *Gyrinophilus*; Camerano¹³⁾ bei den italienischen Arten *Spelerpes fuscus*, *Salamandrina perspicillata*); der Gaswechsel wird hier nur durch die Hautatmung und durch die Mundventilation vollzogen.

Ebenfalls bei den metamorphosierten Anuren hat die Mundschleimhaut große respiratorische Bedeutung, die Kehlatmungsbewegungen dienen ja hauptsächlich zur Ventilation der Mundhöhle; bei den landlebenden Urodelen (*Salamandra maculosa*) haben wir¹⁴⁾ sichergestellt, dass die Kehlatmungsbewegungen gewöhnlich ununterbrochen vollführt werden, als wichtige Bedingung der Atmungstätigkeit der Mundschleimhaut, welche vielleicht ausgiebiger ist als die Gaswechseltätigkeit der Haut; beim Sauerstoffmangel in der Atmosphäre wird die Lungenventilation angefacht, indem das Lungenatmungszentrum seine Tätigkeit je nach der Sauerstoffversorgung ändert, wogegen das Atemzentrum für die Kehlatmung von Oszillationen der Sauerstoffversorgung in hohem Maße unabhängig ist. Weitere Untersuchungen werden wohl noch manche interessante Tatsachen für die Ökologie der Atemtätigkeit bringen.

Die Mundventilation hat sich bei gewissen Fischen einerseits zur Luftatmung der Mundschleimhaut, andererseits zur Luftatmung der Verdauungsröhre herangebildet. Von den „Labyrinthfischen“, bei denen die zarte blutreiche Schleimhaut der kompliziert gebauten labyrinthartigen Organe in dorsaler Erweiterung der Kiemenhöhle zur Verrichtung des Gaswechsels zwischen dem Blute und der durch die Mundöffnung aufgenommenen Luft dient, haben wir von den Osphromeniden besonders die sogen. Makropoden, und dann die Anabantiden studiert und gefunden, dass diese Luftatmung bei geeigneten Versuchsanordnungen den respiratorischen Gaswechsel ohne Kiemenatmung vollständig besorgen kann¹⁵⁾.

Bei den Cobitidinen konnten wir besonders bei *Misgurnus fossilis* die Ausgiebigkeit des Gaswechsels zwischen der Darmschleimhaut und der verschluckten Luft sicherstellen, sowie die phylogenetische Entwicklung der Darmatmung auf Grund der vergleichenden Untersuchungen (bei den Cobitidinen *Nemachilus barbatula* und

12) Wilder, H. H.: Lungenlose Salamandriden. Anat. Anz. IX, 1894, S. 216.

13) Camerano, L.: Ricerche anatomofisiol. intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. Anat. Anz. IX, 1894, S. 676.

14) Babák, E. und Kühnová, M. siehe Anm. 11.

15) Babák, E. und Dědek, B.: Untersuch. üb. d. Auslösungsreiz d. Atembeweg. b. Süßwasserfischen. Pflüg. Arch. f. Physiol. Bd. 119, 1907, S. 1907.

Cobitis taenia) aus der Luftventilation der Mundhöhle („nach Luft schnappen“, oder „Notatmung“, wie es zuletzt Winterstein¹⁶⁾ genannt hat) wahrscheinlich machen¹⁷⁾).

Die Verwendung der Darmoberfläche zur Verrichtung des Gasaustauschs kommt auch bei den Libellulidenlarven vor, bei denen wir eingehende Untersuchungen über das Zustandekommen der rhythmischen Atembewegungen vollführt und ähnliche Bedingungen dieser Automatie gefunden haben, wie bei den Fischen und Anurenlarven¹⁸⁾. Es ist bemerkenswert, dass bei den Libellenlarven, welche wahre Räuber unter den im Wasser lebenden Arthropoden vorstellen, als Anpassung an die Bedürfnisse des intensiven Stoffwechsels großartig entwickelte gaswechselverrichtende Oberflächen im Enddarme vorkommen, zugleich mit der äußerst feinen automatischen Regulierung des Atmungswasseraustausches je nach dem Sauerstoffgehalte des äußeren Mediums — eine in sämtlichen wesentlichen Zügen ähnliche Einrichtung, wie wir sie oben bei den Anurenlarven beschrieben haben. In zwei voneinander so weit entfernten Gruppen der Tierwelt sehen wir also unter den gleichen ökologischen Verhältnissen ganz ähnliche morphologische und physiologische Einrichtungen auftreten, nämlich bei starkem Sauerstoffbedürfnisse mächtige Entfaltung der atmenden Oberflächen und vorzügliche automatische Regulation ihrer Ventilierung (der Atembewegungen) durch den Grad der Sauerstoffversorgung des Zentralnervensystems; diese Analogie erstreckt sich auch auf die zeitlichen Verhältnisse der Ontogenie, indem es sich in beiden Fällen um larvale Organismen handelt.

Auf Grund der vergleichenden Untersuchungen über die Entstehung der Atemregulation in der Ontogenie und Phylogenie der Wirbeltiere kann ich bisher ungefähr folgende Vorstellung darüber konstruieren. Solange die atmende Körperoberfläche ausreicht, das Sauerstoffbedürfnis des Körpers vollständig zu decken, treten keine Atembewegungen zum Vorschein (Embryonen und kleine Larven von Amphibien); wenn das Sauerstoffbedürfnis des Organismus stärker anwächst (durch das fortschreitende Allgemeinwachstum des Körpers), wird die atmende Oberfläche entsprechend vergrößert (z. B. durch Ausbildung der äußeren

16) Winterstein, H., Beitr. z. Kenntnis der Fischatmung. Pflüg. Arch. Bd. 127, 1909.

17) Babák, E.: Vergleichende Untersuchungen über die Darmatmung der Cobitiden und Betrachtung über die Phylogenese derselben. Biol. Centralbl. XXVII, 1907, S. 697.

18) Babák, E. und Foustka, O.: Untersuch. üb. d. Auslösungsreiz d. Atembeweg. b. Libellulidenlarven etc. Pflüg. Arch. f. Physiol. Bd. 119, 1907, p. 530. — Babák, E. und Roček, J.: Über die Temperaturkoeffizienten des Atemrhythmus bei reicher und ungenügender Versorgung d. Atemzentrums mit Sauerstoff. Pflüg. Arch. Bd. 130, 1909.

und inneren Kiemen bei Anurenlarven) und es erscheinen spezielle Muskelbewegungen, durch welche der Wechsel des äußeren Mediums über der atmenden Oberfläche durchgeführt und dadurch der Gasaustausch zwischen demselben und dem inneren Medium erleichtert wird. Diese Atembewegungen treten zuerst selten und unregelmäßig, gewöhnlich bei Allgemeinbewegungen des Körpers, später dichter und rhythmisch hervor („primär automatisch tätige Atemzentren“ bei den jungen Urodelenlarven, bei ausgewachsenen Amphibien die Atemzentren für Kehlbewegungen der Anuren und Urodelen); sie werden reflektorisch beeinflusst, aber sind von Sauerstoffversorgung des Zentralnervensystems in hohem Maße unabhängig. Bei sehr intensivem Stoffwechsel entwickeln die Organismen Atemzentren, welche durch Oszillationen der Sauerstoffversorgung des Zentralnervensystems ihre Tätigkeit fein regulieren („sekundär automatisch tätige Atemzentren“: niedere Stufe derselben bei älteren Amblystomalarven und bei den Lungenatemzentren der Urodelen, höhere bei Anurenlarven, Fischen, die höchsten bei den Homoiothermen). —

Was die Entfaltung der inneren Reaktionsoberflächen des tierischen Organismus betrifft, finden wir bei der vergleichenden Betrachtung der Erythrocyten bei Wirbeltieren höchst lehrreiche Verhältnisse, welche ebenfalls die Anpassung an die Sauerstoffbedürfnisse des Stoffwechsels kundgeben.

Die Erythrocyten sind spezielle Formelemente, welche gleichsam als Sauerstoffdepots dienen, indem sie ihren Sauerstoffvorrat in das Blutplasma diffundieren lassen, wo derselbe in dünner Lösung zur Disposition der Gewebszellen steht; dazu sind sie einerseits chemisch angepasst (da sie vorwiegend aus sauerstoffbindendem Hämoglobin bestehen), andererseits morphologisch (da sie abgeplattet sind und demnach große Oberfläche aufweisen; es scheint mir, dass der Verlust ihres zelligen Baues — in den kernlosen Blutkörperchen der Säuger — ebenfalls der Ausdruck ist der weitgehenden speziellen Anpassung).

Bei den Amphibien kommen die größten Erythrocyten vor: z. B. bei *Rana fusca* 22,3 μ der große, 15,7 der kleine Durchmesser der ovalen Blutkörperchen, bei *Triton cristatus* 29,3 und 19,5, *Proteus* 58 und 33, *Amphiuma* sogar 80 μ . Die Fische besitzen durchwegs kleinere Erythrocyten, z. B. die *Teleostei* 13–17 μ im großen Durchmesser, ebenfalls die Reptilien, z. B. die Eidechse 15,7 und 9,1, die Schildkröte 21,2 und 12,4. Die ovalen und ebenfalls kernhaltigen Blutkörperchen der Vögel sind kleiner als bei den Poikilothermen: z. B. beim Sperling 11,9 und 6,8, beim Huhn 12,1 und 7,2, bei der Ente 14,7 und 6,5. Bei den Säugern sind die Erythrocyten kernlos und (die Kameeltiere ausgenommen) rund, sämtlich kleiner als bei den übrigen Wirbeltieren: z. B. bei *Moschus javanicus*

2,5 μ , Ziege 4,1, Schaf 5, Pferd 5,6, Schwein 6, Katze 6,5, Kaninchen 6,9, Hund 7,3, Meerschweinchen 7,5, Faultier 9,1, Elefant 9,4.

Man kann schon in diesen großen Verhältnissen die Beziehung der Erythrocytengröße zum relativen Sauerstoffbedarfe der einzelnen Wirbeltierstämme erblicken; die poikilothermen Wirbeltiere reichen mit relativ kleinerer sauerstoffaufnehmenden und -abgebenden Erythrocytenfläche aus als die Homoiothermen, demnach besitzen sie große Erythrocyten; und hier wieder die Amphibien die größten, während die weit sauerstoffbedürftigeren Fische und Reptilien kleinere Blutkörperchen mit relativ größerer Oberfläche aufweisen.

Wir haben es versucht, noch weitergehend diese Beziehungen zu erforschen; wenn man Tritonen in Wasserstoffatmosphäre einschließt, so verlieren sie die spontane, dann auch die reflektorische Beweglichkeit um einige Stunden später als die Frösche: in Übereinstimmung mit dem relativ kleineren Sauerstoffbedürfnisse sind ihre Erythrocyten größer ausgebildet als bei den Anuren. Aber weit auffälliger und wichtiger noch sind diese Beziehungen bei den drei einheimischen Cobitidinenarten, welche verschiedene Lebensweise zeigen und dementsprechend auch bei experimenteller Untersuchung verschieden starkes Sauerstoffbedürfnis. *Misgurnus fossilis* (Schlampeitzger), der größte von ihnen, hält sich in flachen Gegenden in schlammigen Bächen, Sümpfen und Wassergräben auf, wo er sich gerne in Schlamm verbirgt; das kleinste Tier, *Cobitis taenia* (Steinbeißer) lebt sowohl in fließenden wie in stehenden Gewässern mit steinigem oder sandigem Boden, gewöhnlich unter den Steinen, *Nemachilus barbatula* (Bartgrundel) 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* in der Gefangenschaft leicht, *Nemachilus* aber weit schwieriger halten. *Misgurnus* weist typische und regelmäßige Luftatmung mittelst der Darmoberfläche auf, während bei *Cobitis*, aber noch weit mehr bei *Nemachilus* die Atemtätigkeit des Darmepithels geringer entwickelt ist. Diese drei nahe verwandten Fische (man führt sie ja manchmal noch heutzutage an als Arten einer einzigen Gattung *Cobitis*) unterscheiden sich voneinander bedeutend, was die Widerstandsfähigkeit gegenüber Sauerstoffmangel betrifft. In der Tabelle geben wir bei den drei Fischen die Zeitintervalle an, welche erforderlich sind, um Sauerstoffmangelparalyse (nach der Einschließung der Tiere im gut ausgekochten Wasser) zu erzielen, sowie die Durchmesser ihrer Blutkörperchen.

Bei diesen ganz nahe verwandten Fischen hat derjenige, welcher zum Sauerstoffmangel am widerstandsfähigsten ist, also den kleinsten relativen Sauerstoffbedarf hat, die größten Blutkörperchen, dagegen der zum Sauerstoffmangel empfindlichste die kleinsten. Denn mit

der Volumverkleinerung wächst die relative Oberfläche, welche hier Atmungsfunktion verrichtet.

	<i>Nemachilus</i>	<i>Misgurnus</i>	<i>Cobitis</i>
Die Zeit, welche zur Lähmung im Sauerstoffmangel nötig ist	1 Std. 30 Min.	2 Std. 30 Min.	3 Std. 30 Min.
Der große und der kleine Durchmesser der Erythrocyten in μ	13,0 8,6	15 12	19,7 12

Von diesem Standpunkte lässt sich wahrscheinlich auch die relativ größere Volumentwicklung der Erythrocyten bei den Säugtierembryonen begreiflich machen; der 9 mm menschliche Fötus z. B. hat Erythrocyten von 9—16 μ (Paget) gegen 7,7 beim Erwachsenen (dieser Unterschied fällt noch größer aus, da die embryonalen Blutkörperchen kugelig sind, also ganz kleine relative Oberfläche aufweisen), ähnlich der 8 mm Fötus des Schafes 11—14,6 μ (gegenüber 5 beim erwachsenen Tiere); außerdem ist ihre Anzahl in der Volumeinheit des Blutes weit kleiner. Nun ist der Fötus gleichsam im Wärmekasten eingeschlossen, so dass er die Wärmeverluste durch intensive Zersetzungsprozesse nicht zu decken braucht.

Endlich lässt sich die nämliche Beziehung auch bei der Vergleichung verschiedener Säugerarten zeigen, worüber man bisher gezweifelt hat. Man darf allerdings nicht die zu vergleichenden Tiere nach der Größe der Erythrocyten aneinanderreihen (s. oben!), wie es regelmäßig geschieht, denn dann findet man, dass gar keine Beziehung der Erythrocytengröße zur Körpergröße besteht, da z. B. das Meerschweinchen weit größere Erythrocyten als das Pferd, die Ziege weit kleinere als das Pferd u. s. w. besitzt. Ich habe verwandte Tiere ihrer Körpergröße nach in die Reihe zusammengestellt, und da kam die interessante Beziehung zur Erythrocytengröße zum Vorschein: das kleinste Huftier, *Moschus javanicus*, hat die kleinsten Blutkörperchen von 2,5 μ , die Ziege 4,1, das Schaf 5, das Rind und das Pferd 5,6 (und aus der verwandten Ordnung der Elefant 9,4 μ). Mit der sinkenden Körpergröße wächst die relative Oberfläche an und dementsprechend werden die Wärmeverluste größer, also der Stoffwechsel intensiver (ein 3 kg wiegender Hund weist auf 1 kg des Gewichtes eine Hautoberfläche von 720 cm² und die Wärmeabgabe von 88 großen Kolorien pro Tag, dagegen ein Hund von 30 kg nur 340 cm² und 36 Kolorien, nach Rubner); mit dem sinkenden Körpergewicht wird also relative Vergrößerung der atmenden Oberfläche erforderlich, was sich durch die kleinen Durchmesser der Erythrocyten bei Moschus, Ziege u. s. w.

kund gibt (gleichzeitig steigt ihre Anzahl an, so z. B. wird sie in 1 mm³ Blut bei der Ziege auf 19 Millionen angegeben). —

Ebenfalls von dem Standpunkte der Anpassung der Größe der Reaktionsflächen an die jeweiligen Bedürfnisse lassen sich verschiedene morphologische Verhältnisse in einem und demselben Körper erklären. So weisen z. B. die intensiv tätigen Abschnitte des Nervensystems bei den Wirbeltieren — die graue Substanz — dichte Blutkapillarennetze auf, während zur Deckung der unbedeutenden Vorgänge in der weißen Substanz ganz geringe Blutversorgung genügt; bei großen Nervenzellen wird sogar das Innere derselben durch Kapillaren durchquert; so werden auch z. B. bei den Insekten die Nervenzellen mit dichtem Tracheenkapillarengeflecht umspinnen u. s. w.

(Schluss folgt.)

Experimentaluntersuchungen über die Frage vom Einflusse der Dunkelheit auf die Gefühlsorgane der Daphnien.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von Paul Kapterew.

(Aus dem zoolog. Institut der Moskauer Universität. Laboratorium des Herrn Prof. N. v. Zograf.)

Im Frühling 1908 versuchte ich einige Experimente aus dem Gebiete der „Experimentalmorphologie“ anzustellen, d. h. ich wollte die Veränderungen feststellen im Organismus einiger Tiere, und zwar niederer Krebse, die unter dem Einfluss der Züchtung unter für sie neuen Bedingungen standen, wie z. B. im Wasser von verschiedener chemischer Beschaffenheit, bei mangelnder Nahrung, fehlendem Sauerstoff, Mangel an Licht u. s. w.

Meine größte Aufmerksamkeit wandte ich der letzteren Art von Experimenten zu — der Erziehung von Tieren im Dunkeln, da diese mir am interessantesten erschienen und am dankbarsten; wenn man die Möglichkeit einer „direkten Anpassung“ und der Reduktion eines Organs infolge eines Nichtgebrauches zugibt, so müsste hier sehr anschaulich der Zusammenhang zwischen dem Mangel an Licht und der Reduktion der Gesichtsorgane einerseits und der Hypertrophie anderer Gefühlsorgane andererseits zutage treten.

Es ist richtig, dass hier sofort die Frage auftaucht, ob es in der Tat möglich ist, die Veränderungen an den Empfindungsorganen der Tiere in relativ kurzem Zeitraume wahrzunehmen, oder ob das Experiment ein vergebliches ist. In gewisser Beziehung geben hierauf die auf diesem Gebiete einzig dastehenden Versuche von Armand Viré über Krebse aus den Gattungen *Gammarus* und

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Babák Edward

Artikel/Article: [Über die Oberflächenentwicklung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit. 225-239](#)