

üben, und das ist die Hauptfrage. Wenn wir nach Analogien in der Literatur suchen, so erscheint es wahrscheinlich, daß wir es hier mit Faktoren zu tun haben, die gut resp. schlecht aufeinander abgestimmt sind. Wir müssen uns nur darüber klar sein, daß mit dieser Feststellung sehr wenig gewonnen ist, denn bei dem heutigen Stand unserer mikrochemischen Kenntnisse ist es unwahrscheinlich, daß wir sie werden beweisen können. Immerhin hat sie das für sich, daß sie den Zusammenhang dieser „Faktorenfrage“ mit den anderen Problemen der Entwicklungsphysiologie betont.

### Literatur.

1. E. Strasburger, Über geschlechtsbestimmende Ursachen. (Pringsheims Jahrb. 48, p. 432, 1910.)
2. C. Correns, Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Bornträger. 1907.
3. Zitiert nach C. Correns, Ein Fall von experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. (Sitzber. pr. Ak. Wiss. 1917, pr. 697 u. 698.)
4. C. Correns. (Sitzber. pr. Ak. Wiss. 1917, p. 685—717. — 1918, p. 1175—1200. — 1921, p. 330—354.)
5. G. H. Shull, Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica* L. (Ztschr. ind. Abst. u. Vererb.lehre. 12. 1914, p. 265—302.)
6. E. Baur, Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei *Melandrium album*. (Ztschr. ind. Abst. u. Vererb.lehre. 8. 1912, p. 335—336.)
7. Sakamura, Exp. Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomen. (Journ. of the Coll. of Science. Tokyo 39, 1920, p. 1—221.)
8. Physical Basis of Heredity (1920, p. 142).
9. R. Goldschmidt, Quantitative Grundlagen von Vererbung und Artbildung (p 15, 1920).
10. G. H. Shull, Reversible sex-mutants. (Bot. Gaz. 1910.)

## Der Schwimmblasenapparat bei *Cobitis*.

Von Alfred Horn.

(Aus der Bayerischen Biologischen Versuchs-Anstalt für Fischerei und dem zoologischen Institut der tierärztlichen Fakultät der Universität München.)

Mit 2 Abbildungen.

Die Schwimmblase von *Cobitis* ist nur noch in einem Rudiment erhalten, das in eine knöcherne Kapsel eingeschlossen ist. Die Ausbildung und Form dieser Knochenkapsel erkannte bereits Weber (1820) und er stellte auch als erster fest, daß sich eine Reihe kleiner umgewandelter Wirbelstücke zwischen die Schwimmblase und den Utriculus legen, die später nach ihm benannten „Weberschen Knöchelchen“.

Die Herkunft der Knochenkapsel war oft Gegenstand von Untersuchungen und Erörterungen. Hatte Huschke geglaubt, sie entstehe durch Verknöcherungen der äußeren Lamelle der Schwimmblase, so sieht sie Rathke (1820) „als den Wirbelbeinen angehörig“ an. Leydig (1853) wiederum spricht sie als verknöcherte äußere Bindegewebsschicht der Schwimmblase an, die mit dem 3. Wirbel verwachsen ist. Nach ihm ist die Knochenkapsel ein siebartiges Knochen-

gitter, das wie verknöcherte Bindegewebssubstanz aussieht. An der eigentlichen Schwimmblase der Fische überhaupt unterscheidet er zwei Häute, eine innere, seröse und eine äußere dickere Haut, welche bald weich, bald knorpelig oder selbst ganz verknöchert ist (wie bei *Cobitis*). Im wesentlichen die gleiche Ansicht wie Leydig vertritt Schulze (1877). Nußbaum und Sidoriak (1899) beschäftigen sich mit den Beziehungen der Schwimmblase von *Cobitis fossilis* mit dem Gehörorgan, besonders mit den lymphatischen Räumen derselben. Nach ihnen leiten sich die Verknöcherungen von den Wirbeln und Rippen ab.

Bloch (1900) liefert die eingehendste Untersuchung sowohl der Schwimmblase, als der Knochenkapsel, als der „Weberschen Knöchelchen“. Er faßt die Resultate seiner Arbeit in 14 Punkten zusammen, von denen uns hier folgende interessieren:

Der 2. (falsche) Wirbel ist aus Verschmelzung des 2. und 3. (wahren) Wirbels hervorgegangen.

Die Knochenkapsel, in welcher die Schwimmblase eingeschlossen ist, steht in Verbindung mit dem zweiten (falschen) und dem vierten (wahren) Wirbel.

Die Knochenkapsel besitzt fünf Öffnungen. 2 laterale, 2 mediale und eine unpaare hintere, welche auf dem knöchernen Querkanal gelegen ist.

Der Rand der 5. unpaaren Öffnung umgrenzt das Homologon des Isthmus.

Es entspricht also die in die Knochenkapsel eingeschlossene Blase nicht der wahren Schwimmblase, sondern nur dem paarig gewordenen Divertikulum der normalen Cyprinoidenschwimmblase.

Die Knochenkapsel ist aufzufassen als eine Verknöcherung der Pleura und sehr wahrscheinlich deren parietalen Blattes. Die Löcher der Knochenkapsel sind von Bindegewebe erfüllt. Das Bindegewebe der Lücken überzieht auch die Balken. Daß die Knochenkapsel das verknöcherte Bindegewebe ist, geht daraus hervor, daß man bei Flächenschnittpräparaten alle Übergänge von der einfachen Bindegewebszelle bis zum Knochenkörperchen auffinden kann. Auf diese verknöcherte Bindegewebsschicht folgen nach innen zwei weitere bindegewebige Häute, von denen die äußere Haut weiß und atlasglänzend, die innere bläulichweiß ist.

Die äußere der Innenfläche der Kapselwand anliegende Schwimmblasenhaut besteht aus ungefähr zwei gleichmächtigen Schichten, die sich aus straffen, bisweilen geknickten Bindegewebsfasern zusammensetzen, einer äußeren, welche wohl dem visceralen Blatt der Pleura entsprechen dürfte und eine ihr enge anliegenden inneren, deren starre Fasern im großen und ganzen in der Richtung zur Körperachse verlaufen. Diese einzelnen Schichten sind umzogen von Membranen, die aus kernlosen breiten Fasern bestehen.

Die innere bläulichweiße Haut (Tunica interna) besteht aus lockigem Bindegewebe. Sie enthält spärlich Blutgefäße. Der Binnenraum der Schwimmblase ist von einer dünnen Lage Plattenepithel ausgekleidet, welche Jakobs schon festgestellt hat.

Die Cobitididen sind im Besitze eines Weberschen Apparates.

Die Cobitididen sind alle Physostomen. Der Ductus pneumatikus ist zu einem bindegewebigen Strang obliteriert.

Thilo (1913) behauptet, daß bei den Schlammpeitzgern die ganze äußere Hülle verknöchert ist. Nach ihm beginnt die Verknöcherung stets am vorderen Teile der Schwimmblase und zwar verknöchern zuerst die Bänder, welche die Blase an die Wirbelsäule befestigen. Hierauf verbreitern sich die Fortsätze und bilden ein knöchernes Dach. Endlich verknöchert die äußere Haut des hinteren Teils der Blase.

Zwei Ansichten, die die Herkunft der Knochenkapsel zu erklären versuchen, stehen also noch heute einander gegenüber. Nach der einen ist sie das Produkt der verbreiterten Rippen und Wirbel der ersten vier Körpersegmente, nach der anderen soll sie durch Verschmelzung von Teilen der Wirbelkörper mit Verknöcherungen innerhalb der Schwimmblasenhäute zustande kommen.

Um diese Frage entscheiden zu können, ging ich von der Überlegung aus, daß, falls die Schwimmblase durch Verknöcherung ihrer Wand die Knochenkapsel liefere, Teile derselben umgewandelt sein müßten, d. h. daß bei der Schwimmblase von *Cobitis* nicht mehr alle drei Schichten, die normalerweise die Schwimmblase bei den meisten Fischen zusammensetzen, vorhanden sind. Als Material für meine Untersuchungen wurde *Cobitis fossilis* und *Cobitis barbatula* verwandt. Kleinere Exemplare wurden mit geöffneter Leibeshöhle in toto in Formol, Sublimat-Eisessig oder Sublimat nach Petrunkevitch fixiert, während bei größeren Tieren nur der abgeschnittene Kopf-Brustteil fixiert wurde. In der Hauptsache wurde auf Schnitten untersucht, wengleich auch auf mikroskopische Präparation nicht verzichtet und aus ihr manche Erkenntnis geschöpft wurde.

Zur Herstellung der Schnitte wurden die in 70%igem Alkohol plus 5%iger Salpetersäure entkalkten Stücke in Zelloidin eingebettet — Paraffin erwies sich nicht als genügend — und gewöhnlich 20—30  $\mu$  dicke Schnitte durch den ganzen Körper angefertigt. Nur zur genaueren Einsicht in die Histologie wurden noch kleinere Teile der Kapsel in Paraffin 7  $\mu$  dick geschnitten. Als Farben kamen zur Verwendung Haemalaun nach Delafield, Haematoxylin nach Heidenhain, Orcein, Eosin und Pikrin-Wasserblau.

Betrachtet man eine Grundel von der Seite, so bemerkt man in der Höhe der Seitenlinie, dicht hinter der Brustflosse am oberen Rande des Kiemendeckels eine Stelle mit dunklerer Pigmentierung. Beim Abziehen der Haut sieht man, daß unter dieser Stelle die dorsale und ventrale Seitenrumpfmuskulatur nicht zusammenstoßen, und

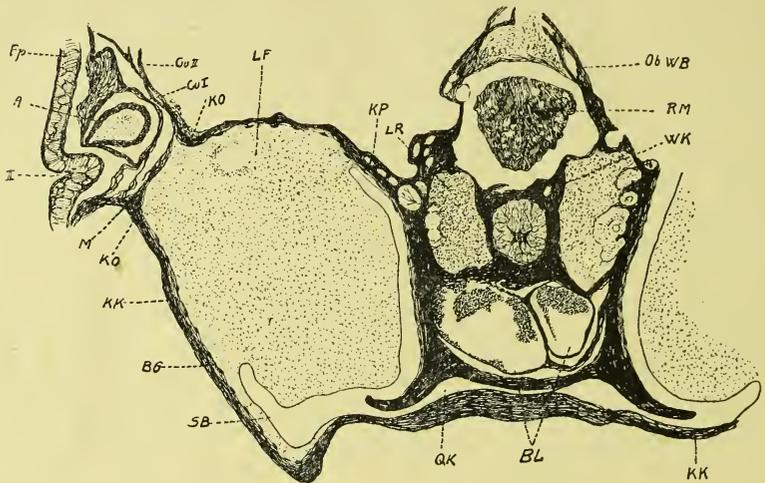
daß sich hier eine kleine Öffnung befindet, die die Form einer zusammengedrückten Ellipse hat. Wie schon Bloch abbildet und beschreibt, werden die Ränder derselben durch feine Knochenleisten etwas aufgeworfen. Wir haben hier die äußersten Teile der die Schwimmblase einschließenden Knochenkapsel (Abb. 1, KK) vor uns und können durch diese äußere, seitliche Öffnung derselben (vgl. Bloch) in die Höhlung der Kapsel blicken. Durch diese (Abb. 1, KO) Öffnung schimmert uns eine bläulichweiße Membran entgegen, die von Leydig, Bloch, Nußbaum u. a. als die äußere Schwimmblasenwand angesehen wurde. Wir werden noch erfahren, daß dies nicht der Fall ist.

Bei vorsichtiger Präparation unter der binokularen Lupe erkennt man nämlich schon, daß die äußere Haut, an der Stelle, an der die eben beschriebene Öffnung liegt, etwas fester haftet als an der übrigen Muskulatur. Untersucht man die abgezogene Haut, so findet man, daß an der Stelle, an der man äußerlich den Pigmentfleck wahrnehmen konnte, nach innen der Haut ein eigentümliches, dünnes Häutchen anhängt. Bei großen Exemplaren von *Cobitis fossilis* erkennt man ein deutliches, kleines Säckchen, das hier von der inneren Fläche der Haut absteht und anscheinend sich an die seitliche Öffnung in der Knochenkapsel anlegt.

Es wurde nun an Serienschnitten tatsächlich folgender Befund festgestellt. Etwas hinter der erwähnten Öffnung der Kapsel stülpt sich die äußere Haut sowohl Epithel als Cutis mit einem feinen Porus (Abb. 2, I) an der Grenze des vierten Wirbels ein und bildet einen engen Kanal, der unter der Oberfläche nach vorne zieht, sich allmählich erweitert, in der Höhe des hinteren Randes der Öffnung nochmals mit einem engeren, feineren Porus nach außen abzweigt und sich nachinnen schließlich ampullenartig erweitert (Abb. 1, A, Abb. 2, A). Mit seiner breitesten Basis legt sich das Säckchen an die seitliche Öffnung der Knochenkapsel. Dieses Säckchen ist bisher übersehen worden. Das Säckchen wird von einer bindegewebigen Hülle umkleidet (Abb. 1, Cu1), die von dem subkutanen Gewebe der Haut gebildet wird. Kurz vor dem Herantreten dieses Stranges an das Säckchen zweigt davon eine Lamelle ab (Abb. 1, Cu2), die sich vor die Kapselöffnung legt. Das an der Kapselöffnung liegende Bindegewebe ist mit den Kapselrändern, die nicht knöchern, sondern knorpelig bleiben und von einer dicken Bindegewebsschicht umhüllt sind, fest verwachsen. Auf diese Weise wird die Kapselöffnung durch eine straff gespannte Membran (Abb. 1, M) abgeschlossen. Zweifellos wurde diese von Leydig, Bloch, Nußbaum, Jakobs u. a. als Schwimmblasenwand angesehen. Jedoch völlig zu Unrecht. Denn wie wir uns auf Serienschnitten überzeugen können, ist die Schwimmblase selber weit davon entfernt, den ganzen Hohlraum der Kapsel auszufüllen. Nur an der inneren, dem Wirbel zugekehrten Fläche sehen wir die Reste einer Schwimmblase (Abb. 1, Sb).

Bloch hat schon überzeugend nachgewiesen, daß wir in der Schwimmblase der Cobitididen nur den Rest des vorderen Diverticulus der zweigeteilten Cyprinoidenschwimmblase vor uns haben.

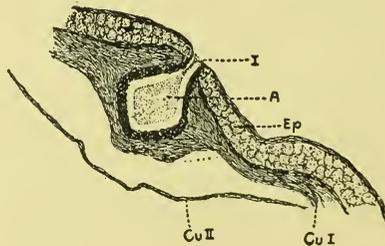
Abb. 1.



A = Ampulle (Säckchen).  
 BG = Bindegewebe.  
 CuI = Cutis.  
 CuII = Cutis.  
 Ep = Epidermis.  
 KP = Knochenkapselporen.  
 KÖ = Kapselöffnung  
 KK = Knochenkapsel.  
 LR = Lymphraum.  
 LF = Lymphflüssigkeit.

M = Membran.  
 Ob.WB = Oberer Wirbelbogen.  
 P.Ep = Plattenepithel.  
 QK = Querkanal (Verbindungskanal der beiden Schwimmblasenreste).  
 RM = Rückenmark.  
 SB = Schwimmblase.  
 WK = Wirbelkörper.  
 BL = Blutgefäß.

Abb. 2.



I = Hintere Ampullenöffnung.  
 A = Ampulle.  
 Ep = Epithel.

Cu I = Cutis.  
 Cu II = Cutis.

Nur ist die Schwimmblase viel kleiner als die Knochenkapsel. Die Schwimmblasenreste bei *Cobitis fossilis* und *Cobitis barbatula* stellen nur noch zwei hohle Kugelkalotten dar, die ventral durch einen

(knöchernen) Querkanal verbunden sind (Abb. 1, QK). Auf dem Querschnitt bieten die Schwimmblasenreste das Bild eines fest der medianen Innenfläche der Knochenkapsel angeschmiegtten Halbmondes (Abb. 1, SB). Die dem Wirbel zugekehrte Kalotte liegt der Kapsel nicht ganz bis zur Mitte an und knickt dann im spitzen Winkel ab, um so die konkave Außenfläche zu bilden.

Was den Aufbau der Schwimmblasenwand betrifft, so sind in der konkaven also auch in der konvexen Wand die gleichen Schichten, die schon Nußbaum und Sidoriak feststellten (p. 222). Es war nicht schwer unter Wasser die Schwimmblase in zwei Schichten zu trennen. Die äußere Schwimmblasenhaut besteht aus zwei Lagen, die durch lockeres Bindegewebe miteinander verbunden sind. Beide Membranen bestehen aus dicht nebeneinander verlaufenden Faserbündeln. In der äußeren Membran verlaufen alle Faserbündel zirkulär, in der inneren dagegen in der Richtung der langen Achse der Blase, d. h. von rechts nach links. Die innere Schwimmblasenhaut besteht ebenfalls aus zwei Membranen; sie werden von derbem, faserigem und elastischem Bindegewebe gebildet. Die Fasern verlaufen unregelmäßig. Die innere Membran wird von einer dünnen Schicht Plattenepithel ausgekleidet. Beide Membranen sind miteinander durch eine dünne, faserige Bindegewebsschicht verbunden. Auch ich stimme mit Nußbaum und Sidoriak überein, wenn sie die Ansicht Jakobs als falsch bezeichnen, da dieser augenscheinlich beide Schichten verwechselt hat.

Was für ein Gebilde stellt nun der übrigbleibende, nicht von der Schwimmblase ausgefüllte Knochenkapselraum dar? Auf Schnitten ist er ausgefüllt von einem feinen Gerinnsel (Abb. 1, LF), das seiner Struktur nach auf eine lymphatische Flüssigkeit schließen läßt und die im gleichen Gerinnungszustand in den lymphatischen Gängen des Utriculus sich findet. Nun machten es die Untersuchungen von Nußbaum und Sidoriak sehr wahrscheinlich, daß lymphatische Kanäle an die Schwimmblasenkapsel heranziehen. Diese Forscher (p. 215) schreiben: „Das Webersche Cavum sinus imparis, in dessen vorderem Teile der die Verbindung der beiden Labyrinth vermittelnde Ductus endolymphaticus samt seiner sackförmigen hinteren Verlängerung verläuft, bildet den ersten lymphatischen Raum. Dieser Raum kommuniziert hinten direkt mit zwei engen Kanälen, die auf der Dorsalseite des ersten Wirbelkörpers verlaufen und mit zwei vertieften Öffnungen in die zwei ansehnlichen lymphatischen Räume, die wir als submembranöse Gänge bezeichnen, frei münden. Diese Gänge, die mit einer Schicht abgeplatteter Epithelzellen ausgekleidet sind, kommunizieren nun noch mit den lymphatischen Räumen, welche jederseits zwischen Stapes und Claustrum eingeschlossen sind. Durch die Ductus submembranacei wird also eine Verbindung zwischen den Atria sinus imparis (das sind Hohlräume zwischen Stapes und Claustrum) und den hinteren Verlängerungen des Cavum sinus imparis hergestellt. So

sehen wir, daß also eine Verbindung zwischen Schwimmblase und Gehörgang besteht.“

Meine Vermutung, daß wir es in dem größeren Teile der Kapselhöhhlung mit einem endolymphatischen Raum zu tun haben, wird bestätigt durch den Vergleich der Innenauskleidung von diesen mit der weiter kopfwärts gelegenen Lymphräumen. Hier wie dort finden wir ein niederes Plattenepithel (Abb. 1, PEp), unter dem eine straffe Bindegewebslage hinzieht.

Eine direkte offene Verbindung zwischen diesen großen Lymphräumen mit denen des Utriculus konnte ich nicht finden, zweifle aber nicht, daß sie in den von Nußbaum und Sidoriak beschriebenen submembranösen Gängen (Abb. 1, LR) tatsächlich besteht oder gestützt. Die Bindegewebsmassen, die um die Knochenhöhlen der Kapselwand sowohl als auch der lymphatischen Gänge liegen, fasn beim Schneiden meistens etwas auf, so daß es mir unmöglich war, kleinere Gänge durch mehrere Schnitte hindurch zu verfolgen.

Fragen wir uns noch nach der Herkunft der Knochenkapsel. Nachdem, wie wir gesehen haben, die Schwimmblase gar nicht den ganzen Innenraum der Kapsel ausfüllt, wird man wohl auch kaum deren Wand für die Bildung der Verknöcherung verantwortlich machen können. Bloch bringt in seiner Abhandlung eine rein schematische Darstellung der Entwicklung der Schwimmblase und der Kapsel, den Beweis aber für diese Hypothese führt er nicht. Ich stehe wie Nußbaum und Sidoriak und auch teilweise wie Thilo auf dem Standpunkt, daß die mit den Wirbeln äußerst fest verwachsene Knochenkapsel das Produkt aus Wirbeln und Rippen ist, wofür ja besonders das Auftreten von Knorpel in derselben spricht.

Den Wert des komplizierten Apparates dürfen wir wohl in einer Hilfsvorrichtung zur Aufnahme geringer Druckunterschiede sehen. Wie Bloch eingehend beschrieben hat, ist der Webersche Apparat bei den *Cobitis*-Arten recht kompliziert. Nußbaum und Sidoriak haben festgestellt, daß die Stapedes den nach innen vorn gelegenen Kapselöchern (Abb. 1, KP) aufsitzen und hier Verbindung mit der eigentlichen Schwimmblasenwand erreichen. Ich kann diese Verhältnisse bestätigen. Wir sehen also hier einen komplizierten Übertragungsapparat zwischen der Schwimmblase und dem Gehörorgan. Auf der anderen Seite der Schwimmblase dagegen sehen wir einen kugeligen Hohlraum mit Flüssigkeit gefüllt. Der Hohlraum ist infolge der knöchernen Umhüllung kaum veränderlich und ist an der einzigen seitlichen Öffnung, denn die anderen kleinen Löcher finden sich im Bereich der Schwimmblase (Abb. 1, M), durch eine elastische Membran (Abb. 1, M) abgeschlossen, auf die der äußere Druck durch das eingestülpte Hautsäckchen direkt wirken kann. Die geringsten Druckschwankungen von außen müssen sich dieser mikrofonartigen Membran mitteilen und werden durch die allseits umschlossene Flüssigkeitsmenge auf die Hohlkalotte Schwimmblase übertragen und müssen die ihnen auf-

sitzenden Weberschen Knöchelchen in Bewegung bringen, wodurch die Schwingungen sofort den Utriculus und von da dem Zentralorgan mitgeteilt werden. Es ist ja bekannt, daß die Cobitididen sehr scharf auf Wetterschwankungen reagieren und *Cobitis fossilis* sogar als Wetterprophet im Aquarium gehalten wird. Aller Wahrscheinlichkeit nach dürfen wir in dem hier beschriebenen Apparat das Organ sehen, das ihn zu diesem Verhalten befähigt.

### Literaturverzeichnis.

- Bloch, L., 1900. Schwimmblase, Knochenkapsel und Weberscher Apparat von *Nemachilus barbatula*, Günth.; in: Jen. Zeitschr. f. Naturw.  
(Hier findet sich ein genaues Literaturverzeichnis der älteren Arbeiten.)  
Jakobs, Ch., 1898. Über die Schwimmblase der Fische. Diss. Tübinger zoolog. Arbeiten, Leipzig.  
Nußbaum, J. und S. Sidoriak, 1900. Das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei dem Schlammbeißer (*Cobitis fossilis*); in: Anat. Anzeiger vol. 16.  
Sidoriak, S., 1899. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des endolymphatischen Apparates des Fisches; in: *ibid.* vol. 15.  
Philo, O., 1913. Verknöcherte Schwimmblasen; in: Zool. Anzeiger vol. 41.

## Histologische Studien an der Schwimmblase einiger Süßwasserfische.

Aus der Bayerischen Biologischen Versuchsanstalt für Fischerei und dem Zoologischen Institut der tierärztlichen Fakultät der Universität München.

Von Ludwig Eißele.

Mit 5 Abbildungen.

Über kein Organ des tierischen Körpers wurden wohl so verschiedene Ansichten, Funktion und den Bau betreffend, im Laufe der Zeit geäußert, als über die Schwimmblase der Fische. Schon Aristoteles kennt das Vorhandensein von Luft in den Eingeweiden der Fische und glaubt, daß dieselbe dem Hervorbringen von Tönen diene. Im Mittelalter sollte die Schwimmblase zunächst ein Hilfsorgan für die Verdauung sein, wofür das Vorhandensein eines Luftganges zwischen Schwimmblase und Darmtractus sprach. Diese Auffassung mußte fallen, da viele Fische (Physoklysten) keinen solchen Ductus pneumaticus besitzen. In der Folgezeit kristallisierten sich vier Anschauungen heraus, die alle eine wechselnde Zahl von Anhänger fanden:

1. Die Schwimmblase bewirkt rein mechanisch durch Volumwechsel aktiv die Vertikalbewegung des Fisches.
2. Sie ist ein Teil des Gehörorgans.
3. Sie ist Respirationsorgan, und endlich
4. Sie ist Hilfsorgan des Blutkreislaufes.

Die erste, allmählich zur klassischen Anschauung gewordene Ansicht stammt von Borelli (1704). Er sagt in seinem Werke:

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [42](#)

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

Artikel/Article: [Der Schwimmblasenapparat bei Cobitis. 118-125](#)