

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 Eisele.

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:

„De motu animalium“: „Die Schwimmblase der Fische ist eine physikalische Einrichtung, welche auf- und niedersteigende Bewegungen des Tierkörpers nach Art des Cartesianischen Tauchers im Wasser dadurch bewirkt, daß ihr Volumen und dem entsprechend das ganze spezifische Gewicht des Fisches durch Ausdehnung bzw. Kompression ihrer Wände infolge von Muskeltätigkeit der Flanken und des Rumpfes geändert wird“.

Weber (1820) schreibt auf Grund seiner anatomischen Studien über die später nach ihm benannten Weberschen Knöchelchen, die die Schwimmblase einiger Fische mit dem Labyrinth verbinden, derselben eine Hörfunktion zu. Nachdem heute sicher ist, daß die meisten Fische nicht hören und das Labyrinth ein Gleichgewichtsempfindungsorgan ist, fällt auch diese Ansicht.

Die Ansichten 3 und 4 fußen auf der Tatsache, daß bei vielen Fischen in der Schwimmblase oder in dem Ductus pneumaticus eine reiche Blutgefäßversorgung vorkommt. Diesen Wundernetzen kommt aber sicher in ihrer Hauptsache eine andere Funktion zu.

Es hat auch nicht an Stimmen gefehlt, die der Schwimmblase eine besondere Funktion überhaupt absprechen, während andere ihr mehrere Funktionen gleichzeitig zuschrieben.

So nützt nach Rathke (1838) „die Schwimmblase zu dreierlei: Zur Erleichterung des Schwimmens, zur Unterstützung des Hörens und zu besonderen Umänderungen in den Mischungsverhältnissen des Blutes; bei der einen Fischart aber mag die eine, bei der anderen eine andere Tätigkeit vorwaltend sein“ (p. 438).

Müller (1843) sagt: „Unter allen Organen zeichnet sich die Schwimmblase durch die große Mannigfaltigkeit und gänzliche Verschiedenheit der organischen und physikalischen Einrichtungen aus, welche sie in einzelnen Familien und Gattungen darbietet. Die Schwimmblase hat nicht eine Funktion allein, die Natur verwendet sie zu mehreren ganz verschiedenen Zwecken, die sie mit innerer, im Körper selbst erzeugter Luft erzielen kann“ (p. 136).

Leydig (1853) beschreibt die Schwimmblase unter dem Abschnitt „Respirationsorgane“ der Wirbeltiere.

In neuerer Zeit hat Moreau (1876) durch exakte Versuche die Ansicht Borellis und seiner Anhänger widerlegt. Moreau zeigte, daß die Veränderung der Größe der Schwimmblase von dem äußeren Druck, der in der Umgebung des Fisches herrscht, abhängig ist, und der Fisch passiv der äußeren Druckwirkung folgt, also gerade das Gegenteil von dem der Fall ist, was Borelli gelehrt hatte. Nach Moreau hat die Schwimmblase die Aufgabe das spezifische Gewicht des Fisches dem Werte 1 zu nähern und diesen durch passive Volumensänderung an den jeweiligen Wasserdruck anzupassen und den Fisch so in den Stand zu setzen, sich in einer bestimmten Wassershöhe dem „plan des moindres efforts“ mit minimalem Kraftaufwand seiner Muskeln zu halten und in der Horizontalen fortzubewegen.

In neuester Zeit versuchte Jäger (1903) die alte Anschauung Borellis mit derjenigen Moreaus zu vereinigen, wobei er jedoch wieder beweisen will, daß die Fische durch Muskeltätigkeit aktiv das Schwimmblasenvolumen variieren können; die endgültige Einstellung des Fisches auf ein bestimmtes Niveau übernähmen dann andere Organe der Schwimmblase.

Demgegenüber hat Baglioni (1909) einwandfrei dargetan, daß unter den verschiedensten Versuchsergebnissen keines ist, das die Borellische Theorie bestätigt, sondern vielmehr alle übereinstimmend zur Ansicht Moreaus führen. Die Schwimmblase besitzt eine hydrostatische Funktion, indem sie durch Verminderung des spezifischen Gewichts den Fisch in den Zustand setzt, in einer gewissen Wasserschicht mit geringstem Muskelaufwand seine Körperlage zu behaupten und Horizontalbewegungen auszuführen. Diese Wasserschicht kann gewechselt werden, wobei die Erhöhung des Gasdruckes durch rechte Sekretion von Gasen (in der Hauptsache Sauerstoff) stattfindet, die Druckverminderung entweder durch Resorption (Physoklysten) oder durch Abgabe von Gas durch den Ductus pneumaticus (Physostomen) geregelt wird. Außerdem muß man der Schwimmblase noch die Bedeutung eines eigentümlichen, spezifischen, hydrostatischen Sinnesorganes zusprechen, dessen adäquate Erregungen zweckmäßige reflektorische Schwimmbewegungen auslösen. Die Regelung des Gasinhaltes in der Schwimmblase steht direkt unter dem Einfluß des Nervensystems und geschieht als ein den äußeren Bedingungen entsprechender Reflexvorgang.

Der Ansicht Baglionis schließen sich nach einigen Versuchen Guyénot, Musy und Popta an.

Vor Moreau wurde, wie schon erwähnt, angenommen, daß das spezifische Gewicht des Fisches durch Ausdehnung bzw. Kompression der Schwimmblasenwände infolge von Druck der Flanken- oder Rumpfmuskulatur verändert werde. Eine Ausnahme machte Müller (1843). Er schreibt: „Die mehrsten Fische sind nicht imstande, willkürlich ihre Schwimmblasen zu erweitern und die Luft derselben zu verdünnen. Die Muskeln der Schwimmblase sind der Verdichtung der Luft bestimmt“ (p. 147). Nur bei einigen Fischen soll beides möglich sein. Bei einigen Gattungen von Welsen will Müller einen Springfederapparat entdeckt haben, und zwar arbeite derselbe so, daß die Verlichtung beständig wirksam ist und von der Elastizität einer Feder berührt, die Verdünnung aber von der Aktion und Ausdauer der Muskelkräfte abhängt, welche die Feder außer Erfolg setzen. Die gleiche Möglichkeit aktiver Muskelwirkung auf die Volumensänderung der Schwimmblase glaubt Müller bei den Cypriniden gefunden zu haben in dem kombinierten System einer vorderen elastischen und hinteren unelastischen Schwimmblase, wodurch der Fisch imstande wäre, den vorderen oder hinteren Teil leichter zu machen und die horizontale Gleichgewichtslage des Fisches zu ändern. Müller stützt

seine Ansicht auf das Vorhandensein eines Schließmuskels zwischen beiden Abteilungen der Schwimmblase. Weiter schreibt er: „Es reicht also bei einem Fisch eine geringe Zusammendrückung der Schwimmblase, sei es durch ihre eigenen Muskeln oder, wenn sie keine besitzt, durch die Muskeln der Seitenwände des Tieres hin, um den Fisch steigen oder sinken zu lassen“ (p. 167). Wie vorhin erwähnt, nimmt auch Jäger eine aktive Muskeltätigkeit an und vertritt die Ansicht, daß die Cypriniden ihre Schrägstellung beim Auf- und Niedersteigen durch aktive Volumensänderung in beiden Blasen ermöglichen, wobei die hintere Blase nur die Rolle eines Luftreservoirs spiele. Auch er stützt sich darauf, daß beide Blasenteile an ihrer Basis einen Schließmuskel hätten.

Deineka (1904) erklärt das Steigen und Fallen des Karpfen folgendermaßen: „Ist der Schwerpunkt des Fisches aus irgendeinem Grunde zum Schwanz hin verschoben, so wird das in der Schwimmblase enthaltene Gas durch starke Muskelkontraktionen ihrer Wandung in die näher zum Schwanz gelegene Abteilung, im Falle einer Verlagerung des Schwerpunktes zum Kopfe in umgekehrter Richtung übergeführt“ (p. 152).

Die Ansicht Thilos¹⁾ (1903) wird in einem Referat von Janson (1905) so dargelegt: „das Zusammendrücken der Schwimmblase wird durch die Rückenmuskeln bewirkt, die Ausdehnung dagegen besorgt die in der Schwimmblase unter Druck stehende Luft“.

Endlich schreibt Hesse (1912) den Muskeln der Schwimmblasenwand die Fähigkeit zu, Druck und Volumensschwankungen zu regulieren.

Es sind also hauptsächlich zwei Anschauungen, die die Möglichkeit einer aktiven Muskelwirkung auf die Variation des Schwimmblasenvolumens wahrscheinlich zu machen versuchen. Einerseits wird die Körpermuskulatur des Fisches, andererseits die Muskulatur der Schwimmblasenwand dafür haftbar gemacht. Wenn die erstere Auffassung zutreffen sollte, müßte gefordert werden, daß die Wände der Schwimmblase allseits einem gleichen Druck ausgesetzt werden. Die Körpermuskulatur der Fische aber mit ihrer eigentümlichen Anordnung und verschiedenen Verteilung in der Umgebung der Schwimmblase dürfte einen derartigen Druck nicht ausüben können; weiterhin wäre zu bedenken, ob durch einen solchen Druck nicht auch andere Organe in Mitleidenschaft gezogen würden und z. B. besonders der Darm so gedrückt werden würde, daß ihn keine Nahrung mehr passieren könne, daß sogar ein Druck auf die Schwimmblase erst wirksam werden konnte, wenn die Eingeweide schon stark gepreßt sind. Außerdem gibt es Fische, deren Schwimmblase nicht von allen Seiten von der Körpermuskulatur umgeben ist und solche, deren Schwimmblase in eine Knochenkapsel eingehüllt ist. Aus diesen Gründen machen andere

1) Thilo scheint selber in seinen verschiedenen Schriften zu einer nicht ganz einheitlichen Ansicht über diesen Punkt gelangt zu sein.

Autoren, die eine aktive Volumänderung der Schwimmblase annehmen, die Muskelschichten in ihr selbst dafür verantwortlich.

Deshalb unternahm ich es, die histologische Struktur der Schwimmblasenwand eingehend zu untersuchen und dabei besonders auf das Vorhandensein von Muskulatur und elastischem Gewebe zu achten. Bei der Auswahl der mir zur Verfügung stehenden Fische ging ich von dem Gesichtspunkte aus, möglichst verschiedenartige Formen der Schwimmblase zu betrachten und sowohl Vertreter der Physostomen, als auch der Physoklysten zu berücksichtigen.

Folgende Arten wurden untersucht:

Als Vertreter der Fische mit einfacher Schwimmblase mit Ductus pneumaticus (Physostome): *Trutta iridea* W. Gibb. mit einfacher Schwimmblase ohne Ductus pneumaticus (Physoklyst): *Perca fluviatilis* L.;

mit längs geteilter Schwimmblase und Ductus pneumaticus: *Silurus glanis* L.;

mit quer geteilter Schwimmblase und Ductus pneumaticus: *Cyprinus carpio* L., *Tinca tinca* L., *Barbus barbus* L. und *Alburnus lucidus* Heck.

Kleinere Fische wurden mit geöffneter Bauchhöhle in toto fixiert, bei größeren wurde die Schwimmblase herauspräpariert und bald geschlossen, bald in Stücken in die Flüssigkeiten gebracht. Als Fixierungsmittel wurden verwendet: Sublimat nach Petrunkevitch, Formol-Sublimat-Eisessig oder Formol-Alkohol-Eisessig. Eingebettet wurde in Paraffin. Ich habe sowohl Serienschnitte durch den ganzen Tierkörper bei jungen Fischen, als auch bei größeren Exemplaren durch einzelne Teile der Schwimmblasenwand gemacht. Gefärbt wurden die Schnitte in Delafields Hämatoxylin-Eosin und zum Nachweis elastischer Fasern in Orcein-Wasserblau.

Die anatomischen Verhältnisse der Schwimmblase sind so zahlreich und eingehend beschrieben, daß sie hier nur kurz Erwähnung zu finden brauchen. Dagegen sind die Angaben über ihre Histologie teilweise sehr unvollkommen und widersprechend. In der Hauptsache fand die Blutgefäßversorgung, die Bildung von Blutdrüsen und Wundernetzen eingehende Beschreibung. Histologische Daten finden sich in den Werken von Joh. Müller, Leydig, Stannius, Moreau, Corning, Bridge and Haddon, Jakobs, Jaquet, Jäger, Deinek, Nußbaum und Reis, Oppel, Beaufort und Tracy. Auf einzelne dieser Angaben werde ich in der nun folgenden Beschreibung meiner eigenen Untersuchungen einzugehen haben.

Trutta iridea W. Gibb.

Die Schwimmblase der Forelle stellt einen einfachen länglichen Sack dar, der sich durch die ganze Leibeshöhle erstreckt. Sie besitzt einen kurzen Ductus pneumaticus, der von ihrer ventralen Seite zum

Darm führt, und dort dorsal mündet. Die obere Fläche der Schwimmblase ist von den Nieren bedeckt, während die ventrale vom Peritoneum umhüllt ist, das lateralwärts unter Bildung einer Längsfalte, in der Blutgefäße zur Schwimmblase führen, auf die Körperwand übergeht. Die Schwimmblase liegt also außerhalb der Peritonealhöhle.

Der Peritonealüberzug der Schwimmblase besteht aus einer einfachen Lage von Plattenepithel und ist fest mit der eigentlichen Schwimmblasenwand verbunden. (Abb. 1.) Die äußerste Schicht derselben besteht aus einer derben, bei makroskopischer Betrachtung silberglänzenden, fibrösen Lage von Bindegewebsfibrillen mit längs,

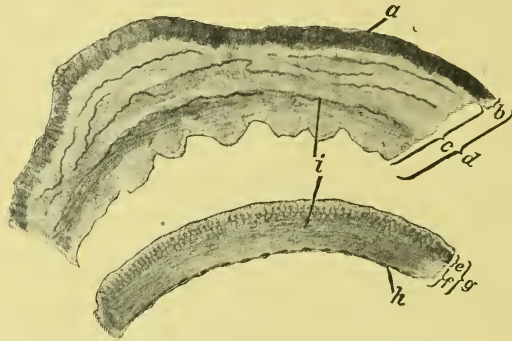


Abb. 1. Querschnitt durch die Schwimmblasenwand von *Trutta iridea* W. Gibb.
a) Cölomepithel; b) längsverlaufende; c) zirkulär verlaufende Fasern der
d) äußeren fibrösen Schicht; e) längs und f) zirkulär verlaufende glatte
Muskelfasern der g) Muskularis; h) innere Epithellage; i) elastische Fasern.

quer und schräg verlaufenden Fasern. Stellenweise läßt sich eine äußere Längs- und innere Querfaserung feststellen. Die äußere fibröse und die folgende innere Schicht sind durch zarte, elastische Bindegewebszüge, die in parallelen Lamellen angeordnet sind, nur locker miteinander verbunden. Beide Schichten lassen sich leicht voneinander trennen und lösen sich schon durch die Fixierung und Alkoholbehandlung leicht von einander ab. (Siehe Abb. 1.) Die innere Membran enthält eine Muskellage, die sich aus peripher längs und innen quer verlaufenden Zügen glatter Muskelfasern zusammensetzt. Darauf folgt, das Lumen der Schwimmblase auskleidend, eine einschichtige Lage kubischen Epithels. Sowohl in der äußeren, fibrösen Hülle als auch in der Muskularis sind zahlreiche elastische Fasern eingelagert, die in derselben Richtung verlaufen, wie das betreffende Gewebe, in der sie vorkommen. Beide Schichten nehmen an der ventralen Hälfte der Schwimmblase an Dicke etwas zu, sie stehen gegenseitig an Dicke im Verhältnis von zwei zu eins. Über die Blutgefäßversorgung sind von Corning ausgedehnte Studien gemacht worden, denen ich nichts hinzuzufügen habe.

Die Forelle besitzt also eine kontinuierlich durch die ganze Wandung der Schwimmblase sich erstreckende, dünne Muskularis, bestehend aus parallel gerichteten glatten Muskelfasern, die in der Außenlage längs und in der Innenlage zirkulär verlaufen.

Perca fluviatilis L.

Die Schwimmblase des Barsches ist allseitig geschlossen, stellt einen länglichen Sack ohne Einschnürung dar und liegt retroperitoneal. Die Ventralseite ist vom Peritoneum umhüllt, das zahlreiche schwarze Pigmentzellen aufweist. Der Peritonealüberzug ist fest mit der äußeren derb-fibrösen Haut verbunden und läßt sich nicht von ihr abziehen. Die Blutdrüsen und Wundernetze, die sich über die ganze Ausdehnung der Schwimmblase erstrecken, desgleichen das an der hinteren dorsalen Wand liegende Oval, sowie deren Funktion, sind von Corning, Jäger, Nußbaum und Reis eingehend beschrieben worden. Die Schwimmblasenwand (siehe Abb. 2) ist bei *Perca* außerordentlich dünn und durchsichtig, so daß an vielen Stellen „die roten Körper“ oder Blutdrüsen, deren ich bei meinen Exemplaren 8 bis 10 feststellen konnte,

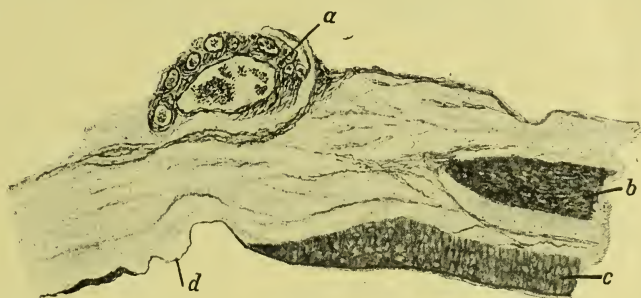


Abb. 2. Querschnitt durch die innere Wandschicht der Schwimmblase von *Pura fluviatilis* L. a) Blutgefäßknäuel; b) Blutdrüse; c) „zelliger Saum“; d) innere Plattenepithellage.

hindurchschimmern. Bei der Präparation lassen sich leicht zwei Schichten voneinander trennen. Die äußere Schicht ist etwas derb und fibröser Natur und mit dem Peritoneum fest verwachsen. Serienschnitte quer durch die Wandung zeigen zunächst von außen nach innen eine einfache Lage von Plattenepithel (Cölomepithel), dann folgt eine strukturlose, fibröse Haut. Die innere äußerst feine Membran ist mit der äußeren fibrösen Haut nur locker verbunden, so daß sie sich schon durch die Fixierung abhebt. Sie besteht aus feinen bindegewebigen Zügen, die parallel zur Oberfläche der Schwimmblase verlaufen und zirkulär gerichtet sind. Diese Schicht weist einen außerordentlichen Gefäßreichtum auf; in ihr liegen die von Corning beschriebenen „Blutdrüsen, zelligen Säume und Wundernetze“. An der Stelle, wo das Oval (Corning) liegt, ist das Bindegewebshäutchen unterbrochen. Als Abschluß gegen das Lumen zu findet sich endlich eine einfache Lage Plattenepithels, das auf die „zelligen Säume“ übergeht und vom Epithel des Peritoneums nicht zu unterscheiden ist. Elastische Fasern ließen sich hier nicht nachweisen. Eine zusammenhängende Muskularis, wie sie bei den Salmoniden besteht, fehlt beim Barsch vollständig. Es finden sich nur einige spärliche Züge glatter

Muskelfasern im Bereich des Ovals, wie sie Corning beschrieben hat. Diese Fasern haben jedoch nur lokale Bedeutung für die Funktion des Ovals selbst und kommen bei der hier zu behandelnden Frage sicher nicht in Betracht.

In der Schwimmblase des Barsches sind also keine kontraktile Elemente vorhanden.

Silurus glanis L.

Die Schwimmblase der Wels weicht von den bisher beschriebenen Formen insofern ab, als sie durch eine Scheidewand in eine links- und rechtsseitige Abteilung zerlegt wird. Die seitliche Trennung zeigt sich auf der Außenfläche deutlich durch zwei longitudinale Furchen. Die Scheidewand geht jedoch nicht, entgegen den vielen diesbezüglichen Literaturangaben, durch die ganze Länge der Schwimmblase, sondern trennt nur etwa vier Fünftel und zwar den hinteren Teil; im vorderen Fünftel kommunizieren beide Blasenteile; dieser Teil ist durch eine leichte Einschnürung der Schwimmblase deutlich abgesetzt, so daß man auch von einer kleineren vorderen (ein Fünftel) und hinteren (vier Fünftel) Abteilung sprechen kann, wobei letztere wiederum in zwei seitliche Abteilungen zerfällt (Abb 3). An der Stelle, wo die Scheidewand vorne absetzt, entspringt im vorderen

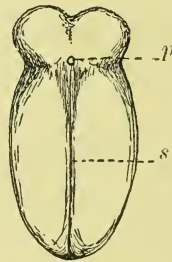


Abb. 3. *p* = Ursprungsstelle des Ductus pneumaticus. *s* = Scheidewand,

Teil der Blase der kurze Ductus pneumaticus. Die Schwimmblase liegt außerhalb des Bauchfelles, ihre ventrale Seite ist von diesem überzogen und geht von da aus zu den Nieren bzw. zur Körperwand über. Am vorderen dorsalen Ende ist die Schwimmblase durch eine Reihe von Knöchelchen fest mit der Wirbelsäule verbunden; über diese Verbindung und deren Funktion (Webersche Knöchelchen) sind von Müller, Sagemehl, Jaquet, Bridge and Haddon und Thilo genaue Angaben gemacht worden. Querschnitte durch die Schwimmblasenwand in longitudinaler Richtung (siehe Abb. 4) zeigen, von außen nach innen gehend, einen sehr dünnen, leicht abziehbaren serösen Überzug, bestehend aus mehrschichtigem Plattenepithel, das durch lockere Bindegewebszüge mit der folgenden äußerst derben festen Bindegewebschicht verbunden ist. Diese erscheint weiß und

silberglänzend. Ihre Bindegewebsfasern laufen in dicken Bündeln in der äußeren, dünneren Lage hauptsächlich längs, in der inneren dicken Lage zirkulär. Die letztere Querlage geht an der Stelle, wo makroskopisch die Längseinschnürung der Schwimmblase sichtbar ist, die Scheidewand bildend, in diese über. In deren Aufbau sind dement-

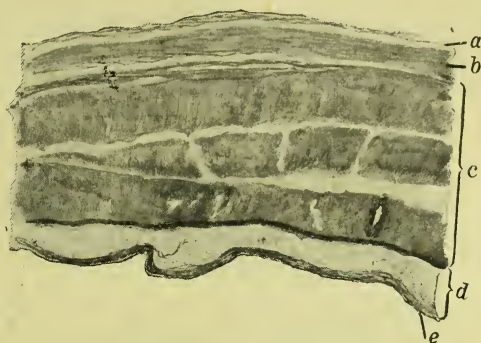


Abb. 4. Längsschnitt durch die Schwimmblasenwand von *Silurus glanis* L. a) Seröser Überzug; b) lockeres Bindegewebe; c) derb-fibröse Schicht; d) innere Membran; e) innere Plattenepithellage.

sprechend deutlich zwei getrennte parallele (ein links- und rechtsseitiger) Bindegewebsbeutel zu erkennen. Zu innerst folgt endlich das ganze Lumen auskleidend eine membranartige dünne Schicht aus feinen parallelen, lockeren Bindegewebszügen, denen in einfacher Lage ein Plattenepithel aufliegt. Die innere Membran geht auch auf die Scheidewand über; sie ist sehr reich an Blutgefäßen und es kommt besonders über der Scheidewand häufig zur Bildung von Gefäßknäueln. In der dicken Bindegewebschicht laufen zahlreiche elastische Fasern. Muskelfasern konnte ich nirgends feststellen.

Cypriniden.

Ich habe die Schwimmblasen von *Cyprinus carpio* L., *Tinca tinca* L., *Barbus barbus* L. und *Alburnus lucidus* Heck. untersucht und gefunden, daß die anatomischen und histologischen Verhältnisse der einzelnen Arten ziemlich dieselben sind. Dies berechtigt die Familie der Cypriniden einheitlich zu behandeln. Sie besitzt bekanntlich eine doppelte, in zwei hintereinander liegende Abteilungen getrennte Schwimmblase. Beide Abteilungen kommunizieren durch einen kurzen engen Verbindungsgang, den sogenannten Isthmus. An der Basis der hinteren Blase, kurz hinter dem Verbindungsgang, entspringt an der ventralen Seite der lange, enge Ductus pneumaticus, der in den Ösophagus mündet. Die Lageverhältnisse der Schwimmblase entsprechen denen der bereits beschriebenen Arten; die Schwimmblase liegt auch retroperitoneal. An der Wandung (siehe Abb. 5) lassen sich deutlich zwei Schichten voneinander trennen. Die äußere, sehr

derbe, silberglänzende Haut löst sich schon bei der Konservierung sehr leicht von der inneren dünnen durchsichtigen festen Membran. An der Stelle, wo die Schwimmblase mit Skeletteilen (Webersche Knöchelchen) verwachsen ist, löst sie sich kaum ab, so daß es schwer ist, diese mit gänzlich unversehrter äußerer Hülle herauszupräparieren. Die äußere Schicht ist dreimal so dick wie die innere. An der hinteren Abteilung kommt es nicht zu einer selbständigen Trennung der beiden Schichten; auch ist der histologische Aufbau der Blasenwand der

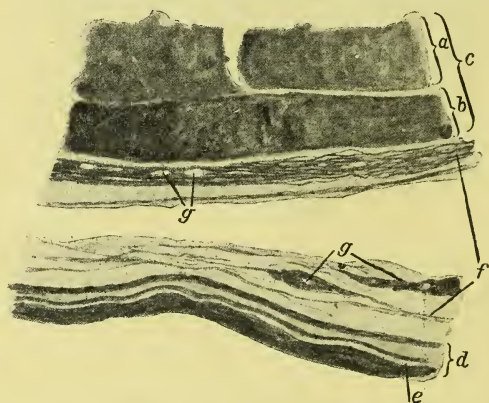


Abb. 5. Querschnitt durch die Schwimmblasenwand von *Barbus barbatus* L. a) längs- und b) querverlaufende Fibrillen der c) äußeren derb-fibrösen Haut; d) innere Membran; darin eingelagert e) elastischer Zug; f) lockeres Bindegewebe zwischen den Schichten c) und d); g) zahlreiche Blutgefäße.

beiden Abteilungen verschieden. Betrachten wir zunächst die Schichten der vorderen Schwimmblase: Die äußere, derbe Haut besteht aus zwei übereinander gelagerten Bindegewebsschichten: Die Fibrillen der äußeren Schicht sind in Längsrichtung gelagert, während die innere Lage zirkulär gerichtete Bindegewebsfasern aufweist. Die innere Membran der Schwimmblase zeigt eine lockere, aus parallelen Bindegewebszügen bestehende Schicht, in die ein zusammenhängender Belag von welligen, elastischen Fasern und zahlreiche Blutgefäße eingelagert sind. Die Gefäßversorgung ist von Corning und Jacobs ausführlich beschrieben worden. Als Abschluß folgt eine Lage von Plattenepithel. Die hintere Blase zeigt insofern eine andere Struktur, als der äußeren fibrösen Hülle eine dünne Lage glatter Muskelfasern aufliegt. Der von Müller und Jäger angenommene „Schließmuskel“ zwischen beiden Abteilungen der Schwimmblase ist jedoch nicht vorhanden. Vielmehr zeigt sich auf Serienschnitten, daß der Verbindungskanal zwischen den beiden Schwimmblasenabteilungen denselben Bau wie die vordere aufweist; die fibröse Hülle ist an dieser Stelle besonders derb und fest. Auch sind Klappen oder ähnliche Einrichtungen, die einen Verschuß des Kanals bewirken könnten, nicht vorhanden. Die hintere Blase ist unelastisch, während die vordere sich bei Druck auf die hintere Schwimmblase um etwa ein Drittel ihres Volumens erweitern kann. Die Verschiedenheit in der Elastizität

der beiden Blasenteile zeigt sich nach Jäger auch im Vakuum. Bei Abnahme des Luftdruckes dehnt sich die vordere Blase so stark aus, daß sie platzt, während die hintere ihr Volumen nahezu unverändert bewahrt. Die oben beschriebenen elastischen Züge in der inneren Membran des vorderen Schwimmblasenabschnittes stehen somit in Einklang mit diesen physiologischen Tatsachen.

Bei den Cypriniden ist also die vordere Abteilung der Schwimmblase frei von Muskulatur; sie besteht teilweise aus elastischem Gewebe; die hintere Abteilung hat mehr fibrösen Charakter und besitzt einen dünnen Belag von glatten Muskelfasern.

Als Ergebnis aus obigen Untersuchungen wird somit festgestellt: Nicht alle Schwimmblasen besitzen kontraktile Elemente. Muskulatur kommt nur in manchen Gattungen und Familien vor. Wo solche auftritt, besteht sie (mit wenigen in der Literatur beschriebenen Ausnahmen, wo quergestreifte Muskulatur festgestellt wurde, die einer Nachprüfung bedürften, mir aber nicht zugänglich waren) aus glatten Muskelfasern. Die Anordnung ist nicht einheitlich und läßt kein bestimmtes System erkennen. Ferner sei auf die physiologischen Eigenschaften der Muskulatur hingewiesen: quergestreifte Muskulatur findet ihren Ansatz und Ursprung zwischen Knochen und ist vom Willen abhängig; glatte Muskulatur hat Ansatz und Ursprung zwischen Weichteilen oder ist ringförmig angeordnet und ist vom Willen unabhängig (Wegener). Die gemachten Ausführungen schließen somit eine aktive Volumensänderung der Schwimmblase durch Muskelkompression ihrer Wände aus; sie bestätigen vielmehr die Auffassung Moreau-Baglioni.

Zum Schlusse möchte ich auf die viel diskutierte Funktion der doppelten Schwimmblase, wie sie als Charakteristikum für die Cypriniden vorkommt, hinweisen. Die von Müller, Jäger und anderen vertretene, eingangs schon mitgeteilte Ansicht dürfte durch obige Erwägungen, besonders aber durch das Fehlen eines „Schließmuskels“ hinfällig geworden sein. Nach einfachen, mechanischen Gesetzen müßte verlangt werden, daß, wenn der vordere bzw. hintere Teil des Fischkörpers durch Verschiebung der Luft nach der vorderen oder hinteren Blase steigen oder sinken sollte (z. B. wenn der Karpfen beim „Gründeln“ kopfsteht), die Kommunikation der Schwimmblase mit dem Schwerpunkt des Fisches zusammenfallen müßte. Nach von mir ausgeführten Schwerpunktsbestimmungen ist dies jedoch nicht der Fall; dieser liegt bald vor, bald hinter der Höhe des Verbindungskanals. Außerdem gibt es Individuen, bei denen die ganze Schwimmblase entweder weit vor oder hinter dem Schwerpunkt des Fisches liegt (Deineka p. 171). Zu dieser Frage schreibt Sagemehl, daß es doch sonderbar wäre, warum diese anscheinend so nützliche Einrichtung einer doppelten Schwimmblase nicht bei einer größeren Anzahl von Fischen, die sich doch in statischer Beziehung gleich verhalten, durch-

geführt wäre, sondern nur einer kleinen Gruppe zukäme. Warum findet sich dann außerdem bei anderen Fischen (Welsen) eine Längsteilung in zwei seitliche Abschnitte? Die Fische mit geteilten Schwimmblasen verhalten sich in statisch-funktioneller Beziehung genau so wie die Fische mit einfachen Blasen. Beim Karpfen erklärt Thilo (1908) den Vorteil der geteilten Schwimmblase mechanisch so, daß kleinere Blasen einen bedeutend stärkeren Druck aushalten, als größere bei derselben Wandstärke; sie gewähren eine günstigere Körperform. Beim Wels hat die Scheidewand dieselbe Bedeutung, wie die Zwischenwände von Luftkissen aus Gummi und von Dampfkesseln. Sie dienen zur Erhaltung der flachen Form und zur Verstärkung gegen den Innendruck der in ihnen komprimierten Gase.

Nach Sagemehls Meinung besteht der Vorteil der Zweiteilung bei den Cypriniden darin, daß die durch veränderte Druckverhältnisse des umgebenden Mediums bedingte Volumenzunahme oder Abnahme der in der ganzen Blase enthaltenen Luft bei dem eigentümlichen Bau fast ausschließlich in einer entsprechenden Volumenschwankung der vorderen sehr elastischen Abteilung ihren Ausdruck finden wird, während die hintere unelastische davon kaum betroffen wird. Auf diese Weise würden noch Veränderungen vermittelt der Weberschen Knöchelchen dem Fische zur Wahrnehmung gelangen können, die, wenn die Elastizität der Wände eine gleichmäßige wäre, unter der Wahrnehmungsschwelle gelegen hätten. Daß hierdurch, wie Sagemehl meint, „atmosphärische Druckschwankungen und die im Gefolge derselben auftretenden Wetterschwankungen“ zur Wahrnehmung gelangen würden, scheint mir der Nachprüfung bedürftig. Vielmehr werden, wie ich glaube, dem Fisch Wasserdruckschwankungen und damit die Wasserhöhe angezeigt, in der er sich befindet, und es ihm so ermöglicht, mittelst seiner Flossen seine günstige Wasserschicht (plan des moindres efforts nach Moreau) aufzusuchen.

Literaturverzeichnis.

- Baglioni, S., 1908. Zur Physiologie der Schwimmblase; in: Zeitschrift f. allg. Physiol. vol. 8.
- Baglioni, S., 1910. Zur Physiologie der Schwimmblase; in: *ibid.* vol. 11.
- De Beaufort, L. F., 1909. Die Schwimmblase der *Malacopterygii*; in: Morphol. Jahrbuch vol. 39.
- Du Bois-Reymond, 1914. Physiologie der Bewegung; in: Handbuch der vergleichenden Physiologie von Winterstein, vol. 3, 1. Hälfte, 1. Teil.
- Borelli, 1704. De motu animalium.
- Bridge, T. W. and Haddon, A. C., 1893. Contributions to the Anatomy of Fishes in: Proc. of the Royal soc. London. vol. 52.
- Corning, H. K., 1888. Beiträge zur Kenntnis der Wundernetzbildungen in der Schwimmblase der Teleostier; in: Morphol. Jahrbuch vol. 14.
- Deineka, D., 1904. Zur Frage über den Bau der Schwimmblase; in: Zeitschr. wiss. Zool., vol. 78.
- Guyénot, E., 1909. Les fonctions de la vessie natatoire des Poissons Téléostéens; in: Bull. scient. France-Belg. vol. 43.
- Haempel, O., 1909. Einiges zur Anatomie und Physiologie der Schwimmblase beim Aal und Renken; in: Zool. Anz. vol. 34.

- Hasse, C., 1873. Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische; in: Hasse, Anatom. Studien, Leipzig.
- Hesse, R., 1913. Wie Fische steigen und sinken; in: Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde. Jahrg. 24.
- Hessler, E., 1914. Über den Bau und die Funktion der Fischblase; in: Wochenschrift für Aquarien- und Terrarienkunde, Jahrgang 11, 1914.
- Huber, R. O., 1908. Interessante Formen und Funktionen der Schwimmblasen von Fischen; in: Mittlg. nat. Ver. Univ. Wien. Jahrg. 6.
- Jacobs, Ch., 1898. Über die Schwimmblase der Fische; in: Tübinger zool. Arbeiten, vol. 3.
- Jäger, A., 1903. Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische; in: Pflügers Archiv für Physiologie, vol. 94. Auszüge in: Biol. Zentralblatt, vol. 24 und Bericht der Senkenberg. nat. Ges. Frankfurt a. M. 1904.
- Jaeger, A., 1906/7. Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische; in: Anatom. Anzeiger, Bd. 29 und 31.
- Janson, 1905. Die Schwimmblase der Fische; in: Natur und Haus, Jahrg. 13.
- Jaquet, M., 1899. Recherches sur l'anatomie et l'histologie du Silurus glanis; in: Arch. des sciences med. vol. 4, Bukarest.
- Leydig, F., 1853. Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien; Berlin 1853.
- Leydig, F., 1857. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857.
- Moreau, A., 1876. Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire; in: Ann. des sciences nat. Ser. 6. vol. 4.
- Müller, I., 1839. Von den Blutgefäßkörpern der Schwimmblase; in: Abhandl. der Berliner Akad. 1839.
- Müller, I., 1842. Untersuchungen über die Eingeweide der Fische; in: Abhandl. der kgl. Ak. der Wiss. 1843.
- *Musy, M., 1912. La Vessie natatoire des Poissons; in: Bull. Soc. Fribourg. Sc. nat. V. 20.
- Oppel, A., 1905. Lehrbuch der vergl. mikros. Anatomie der Wirbeltiere, 6. Teil, Jena.
- *Popta, L. C. M., 1912. La Fonction de la Vessie aérienne des Poissons; in: Verhandl. 8 int. zool. Kongreß Graz.
- Rathke, H., 1827. Bemerkungen über die Schwimmblase einiger Fische; in: Rathkes Beiträge zur Geschichte der Tierwelt, 4. Abtl. Halle 1827.
- Rathke, H., 1838. Zur Anatomie der Fische; in: Müllers Arch. für Anat. und Physiol. Jahrg. 38.
- Reis, K. und Nußbaum, I., 1905/7. Zur Histologie der Gasdrüse in der Schwimmblase der Knochenfische; in: Anat. Anz. vol. 27, 28, 30 u. 31.
- Sagemehl, M., 1885—91. Beiträge zur vergl. Anat. der Fische; in: Gegenbauers morphol. Jahrb. vol. 10 u. 17.
- Stannius, 1854. Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere, 2. Aufl., 1. Buch: Fische, Berlin 1854.
- Thilo, O., 1903. Die Entstehung der Schwimmblase; in: Biol. Zentrbl., vol. 23.
- Thilo, O., 1908. Die Entwicklung der Schwimmblase bei den Karpfen; in: Zool. Anz. vol. 32.
- Thilo, O., 1908. Luftdruckmesser an der Schwimmblase der Fische; in: Revue der gesamt. Hydrobiologie und Hydrographie vol. 1.
- Tracy, H., 1911. The Morphology of the Swim-Bladder; in: Anat. Anz. vol. 38.
- Vogt, C. und Yung, E., 1894. Lehrbuch der vergl. Anatomie, Bd. 2.
- Weber, E. H., 1820. De aure animalium. Lipsiae 1820.
- Wegener, M., 1910. Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische; in: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 10.

Die mit * bezeichneten Werke sind mir nur aus Referaten bekannt.

ZOBODAT - 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): EiBele Ludwig

Artikel/Article: [Histologische Studien an der Schwimmblase einiger Süßwasserfische. 125-137](#)