

Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Schwimmblase.

Von
Dr. **Fanny Moser.**

Hierzu Tafel XXII—XXV.

Einleitung und historischer Überblick.

Es ist eine vielumstrittene Frage, in welchen Beziehungen die luftführenden Organe der Wirbeltiere, die Schwimmblase einerseits, die Lungen andererseits zu einander stehen. Es gibt auch kaum ein Organ, das morphologisch und physiologisch schwerer zu verstehen und daher in seinen Beziehungen zu anderen Organen schwerer zu deuten ist, wie die Schwimmblase.

Die Schwierigkeit liegt teilweise an dem ganz unregelmässigen und anscheinend gesetzlosen Auftreten resp. Fehlen der Schwimmblase, das sich bisher weder durch die morphologischen und physiologischen, noch durch die biologischen Verhältnisse erklären lässt. Nach dem oft hohen Grad der Differenzierung und Anpassung, die dieses Organ bei manchen Fischen, z. B. bei den Siluroideen erreicht, ist die Annahme naheliegend, dass dessen Besitz für den Fisch von grosser Bedeutung und Wichtigkeit sei; dem widerspricht anscheinend aber die Tatsache, dass ein grosser Teil der Fische, die sich in ihrer Lebensweise durchaus nicht von den anderen unterscheiden, der Schwimmblase vollständig entbehrt. Dies ist der Fall bei den Selachiern, denn die von Miklucho-Macklay (38) bei mehreren Selachiern, so bei Galeus, jedoch nur bei Embryonen und jungen Tieren, dorsal vom Darm gefundene und von ihm sowohl wie von Gegenbaur (24) als Rudiment einer Schwimmblase gedeutete Tasche wurde von Mayer (37) nur bei Mustelus und zwar auch bei erwachsenen Tieren konstatiert, und die Deutung mit triftigen Gründen zurückgewiesen, unter Hervorhebung der Unwahrscheinlichkeit, dass bei einer so primitiven Gruppe ein Organ wie die Schwimmblase rudimentär vorkommen solle.

Im Gegensatz zu den Selachiern besitzen die Ganoiden durchwegs eine Schwimmblase, während bei der Gruppe der Teleostier diese sowohl vorkommen wie auch fehlen kann, und

zwar nicht nur bei einzelnen Familien, sondern sogar bei einander ganz nahe verwandten Gattungen. Selbst bei der gleichen Gattung kann die Schwimmblase der einen Art zukommen, der anderen nicht, ohne dass es bisher gelungen wäre, eine Erklärung dafür zu finden. So sehen wir sie, nach Stannius (57) und anderen unter den Acanthopterygiern den Blennioideen, unter den Anacantinen den Pleuronectiden fehlen; ferner unter den Physostomen den Loricarinen und Symbranchien und der Gattung Ammodytes, um nur einige zu nennen. Ob der Mangel einer Schwimmblase bei vielen Teleostiern ein primärer ist, oder ein sekundärer, darüber fehlen noch die Untersuchungen; doch ist letzteres das Wahrscheinlichere und hoffe ich, diese Frage zu lösen, durch die Untersuchung des mir vorliegenden embryologischen Materials der Pleuronectiden.

Liegt nun schon in dem unvermittelten Auftreten und Verschwinden der Schwimmblase eine Schwierigkeit zu deren Verständnis, so kommt eine weitere hinzu durch die ausserordentlich grosse Verschiedenheit in ihren morphologischen, anatomischen und histologischen Verhältnissen und in ihren Beziehungen zum Darm, für die es ebenfalls bisher nicht gelungen ist, eine Begründung zu finden.

Die Schwimmblase ist, wie die Lungen, eine Ausstülpung des Darmes, und bildet ihre Verbindung mit ihm den Ductus pneumaticus, der also das Homologon der Trachea ist. Im Gegensatz zu letzterer jedoch, die allen Lungen zukommt, ist der Ductus pneumaticus oder Luftgang kein notwendiger Bestandteil der Schwimmblase, sondern kann ihr auch vollständig fehlen, so bei jener Gruppe der Teleostier, die unter dem Namen der Physoclisten zusammengefasst wurde, im Gegensatz zu den mit Ausführungsgang versehenen Fischen. Ursprünglich kommt allen Schwimmblasen ein Luftgang zu, der jedoch bei manchen Fischen, im Lauf ihrer ontogenetischen Entwicklung ganz verloren geht, oder sich höchstens als ein Sehnenstreifen zwischen Darm und Schwimmblase erhält. So findet man bei Embryonen alle Übergänge von einem gut durchlässigen, hohlen Luftgang bis zu seinem vollständigen Schwinden. Aber auch bei erwachsenen Fischen finden sich alle diese Stufen vor; so ist der Ductus der Salmoniden ausserordentlich weit, der von Karpfen ganz eng und kaum noch durchlässig, und bei Trygla stellt er nur noch

einen flachen Sehnenstreifen dar. Doch nicht nur in seiner Weite und Durchlässigkeit zeigt er die grössten Verschiedenheiten, sondern auch in seiner Länge, die teils ganz beträchtlich ist, so bei manchen Aalen, teils ganz gering; ferner in der Lage seiner Mündungsstelle in die Schwimmblase, die bei den einen ganz vorne an dieser liegt, welche dann als seine direkte Fortsetzung erscheint, so bei den Salmoniden, bei anderen, wie den Cyprinoiden, mehr in der Mitte, oder auch ganz hinten.

Wichtiger wie diese Verschiedenheiten des Luftganges ist die Lage seiner Abgangsstelle vom Darm, wie auch die Lage der Schwimmblase zu letzterem. Die Schwimmblase ist im Gegensatz zur Lunge eine dorsale Ausstülpung des Darmes, und daher auch ihre Lage eine dorsale — im allgemeinen, denn es gibt von dieser Regel einige Abweichungen von prinzipieller Bedeutung, welche hier nur erwähnt seien, und auf die ich später ausführlicher zurückkomme.

Was die Schwimmblase selbst anbelangt, so könnte man, sowohl nach dem Gang der phylogenetischen, wie auch der ontogenetischen Entwicklung als Grundform den langen, schmalen, glattwandigen Sack bezeichnen, der mit kurzem, weitem Luftgang, als dessen direkte Fortsetzung er erscheint, in den Darm mündet. Diese Grundform zeigt die verschiedensten Modifikationen, ohne dass bisher noch die Ursache hierfür klar läge. Der einheitliche Sack kann z. B. eine mehr oder weniger vollständige Längsteilung erfahren, von der inneren partiellen nur durch Septen und seitlich symmetrisch angeordnete Kammern (wie bei *Ceratodus* von Günther (27), bei *Lepidosteus* von Van der Hoeven (60) nachgewiesen,) bis zur vollständigen, auch äusserlich sichtbaren (wie bei *Polypterus* und *Protopterus* nach Parker (48), bei welchen er in zwei, nur noch an der Mündung miteinander in Verbindung stehende Säcke umgewandelt ist). Neben der Längsteilung, wie sie diese Formen aufweisen, kommen auch Querteilungen vor, infolge deren die Schwimmblase sanduhrförmig in zwei übereinanderliegende Säcke zerfällt, wie (z. B. bei manchen Percoiden) in drei, wie bei manchen Siluriden (z. B. bei *Bagus* und *Arius*). Letztere besonders weisen eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit ihrer Schwimmblasen auf, wie aus den sorgfältigen Untersuchungen von Bridge und Haddon (11—13) hervorgeht. Ganz eigentümliche Verhältnisse zeigt die

Schwimmblase von *Dactylopterus volitans* nach den Untersuchungen von Calderwood (14). Hier zerfällt die Schwimmblase in zwei Hälften, die jedoch nicht in der Leibeshöhle liegen, sondern ausserhalb derselben, über der Wirbelsäule, in einer besonderen Höhle. Beide Hälften kommunizieren durch einen unter der Wirbelsäule liegenden Kanal, während jede Spur eines Ductus vollständig fehlt. Die beiden Schwimmblasenhälften sind von grossen Knochenplatten, die sich vom Kopfe aus rückwärts verlängern, fast ganz bedeckt.

Ausser der Teilung finden sich auch oft zahlreiche, einfache oder verästelte kleine Fortsätze des ganzen Seitenrandes der Schwimmblase, die wie Blinddärmchen aussehen, so bei manchen Siluriden, oder auch treibt die Schwimmblase grosse, hörnerartige Fortsätze, oder weite Aussackungen, wie bei manchen Gadusarten, die sich wohl am besten mit den Luftsäcken der Vögel oder denen von Gecko vergleichen lassen. Diese Vergrösserung der inneren Oberfläche der Schwimmblase kann auch noch auf andere Weise erreicht werden, nämlich durch ein mehr oder weniger dichtes Netzwerk von Balken, die grössere und kleinere Kammern abgrenzen, so bei *Lepidosteus*, und die unter Umständen fast die ganze Schwimmblase ausfüllen, wie dies von Parker (48) für *Protopterus* angegeben wird. Dadurch erhält die Schwimmblase ein schwammiges Aussehen und grosse Ähnlichkeit mit den höher entwickelten, complizierteren Lungen mancher Amphibien und Reptilien.

Diesen morphologischen Verschiedenheiten entsprechen grosse Verschiedenheiten in der Struktur der Wand, die bald mächtig ist, wie bei Stör, bei *Pogonias chromis*, bald ganz dünn und zart wie bei *Salmo* und *Clupea*. Bei den Knochenganoiden ist sie von einer allgemeinen Schicht Muskulatur umgeben, mit wenigen Faserzügen versehen, die auf die verschiedenste Art verteilt sein können, z. B. bei den Cyprinoiden. Diese Muskelzüge gehören bald der äusseren, bald der inneren Faserschicht der Schwimmblase an und sind quergestreift bei den Knochenganoiden und manchen Teleostiern (*Trigla*, *Zeus* etc.), glatt bei den Stören, Cyprinoiden etc., die äussere Faserschicht verknöchert bei einigen Fischen, z. B. bei den Cobitiden, nach den Untersuchungen von Grobben (26) und Leydig (35) vollständig, kann aber auch durch das Vorkommen von starren, krystall-

ähnlichen Fasern (Leydig 35) einen atlasartigen Glanz erhalten. Auch elastische Fasern finden sich vor, z. B. bei *Esox*.

Die Verhältnisse des Gefäßapparates sind ebenfalls wenig feststehende und seine Schwankungen entbehren nicht prinzipieller Bedeutung. Die Arterien der Schwimmblase gehören alle dem Aortensystem an und führen ihr, im Gegensatz zur Lunge, arterielles Blut zu; sie stammen nach Stannius (57) entweder aus der letzten Kiemenvene oder aus der Arteria coeliaca, oder direkt aus der Aorta. Bei manchen Fischen gehört die Schwimmblase mehreren Arteriengebieten zugleich an, und zwar so, dass der vordere Teil der Blase von der einen, der hintere von der anderen Arterie versorgt wird. Die Venen münden bald in die Pfortader, bald in die Vertebralvenen, während bei Erythrinen und bei *Sudis gigas* (Vastres Cuvieri) nach Jobert (32) die Venen der Schwimmblase das Blut direkt in den sinus praecordialis führen. Die Verteilung der Gefäße in der Schwimmblase ist entweder eine mehr gleichmässige, über die ganze Innenfläche und, wo solche vorhanden, zwischen die einzelnen Alveolen, oder aber eine mehr konzentrierte, durch büschelförmige Verzweigungen, welche die sogenannten Wundernetze oder roten Körper bilden und ein sehr verschiedenes Verhalten und Lage aufweisen. Diese Wundernetze finden sich hauptsächlich bei den Physoclisten, jedoch auch bei den mit Luftgang versehenen Fischen kommen sie vor.

Die nähere Umgebung der Schwimmblase bleibt nicht unbeeinflusst von ihrem Verhalten. In erster Linie ist es die Wirbelsäule mit ihren Fortsätzen und die Rippen, bei welchen Modifikationen dadurch hervorgerufen werden, dass die Schwimmblase „wirksam in ihrer Umgebung wird“, wie sich Gegenbaur (24) ausdrückt. So sehen wir bei manchen Fischen die Schwimmblase mehr oder weniger vollständig von einer Knochenkapsel umgeben. Diese entsteht allerdings, wie vorher angegeben, bei manchen Schwimmblasen durch Verknöcherung der äusseren Faserschicht, im Lauf der ontogenetischen Entwicklung; bei anderen hingegen sind es die vorderen Wirbelkörper, welche die Schwimmblase ganz oder teilweise umwachsen, wie bei manchen Siluriden. Oder es kann sich auch der Kanal, gebildet durch die Basen der unteren Bogen der Wirbelsäule, sehr erweitern zur Aufnahme des hinteren Schwimmblasenendes, wie bei *Exocoetus*-Arten.

Interessanter wie diese Beziehungen sind jene der Schwimmblase zum Kopf, respektive Gehörorgan. Am einfachsten sind sie z. B. bei manchen Clupeiden, wo das vordere zugespitzte Ende der Blase in einen „Kanal der basis cranii tritt und sich dorten in zwei schlanke Schenkel teilt, deren jeder nach der Gabelung in einer kugelförmigen Erweiterung endet, die je in einer Ausbuchtung des knöchernen Craniums liegt. Sie kommt hier mit einem Teil des Labyrinths in unmittelbaren Kontakt“ (Gegenbaur [24]). Ähnlich sind die Verhältnisse bei einigen Percoiden, wo die zwei Hörner, in welche die Schwimmblase verläuft, sich in der Occipitalregion an zwei membranös geschlossene Öffnungen anlegen, gegen welche von innen her das Vestibulum des Labyrinths heranreicht. Bei manchen Characinen hat die Verbindung von Schwimmblase und Gehörorgan eine Rückbildung erfahren und erhält sich nur als ein sehniger Strang, während sie andererseits ihre höchste Vollendung erreicht in dem, nach ihrem Entdecker benannten Weber'schen Apparat, wie er bei anderen Characinen, Cyprinoiden, Siluroiden und bei den Gymnotinen und Gymnarchiden sich findet, die deshalb von Sagemehl unter dem Namen Ostariophysae zusammengefasst wurden, weil der Besitz dieses hochspezialisierten Mechanismus auf gemeinsamen Ursprung hindeute. Die vielfachen Modifikationen des Weber'schen Apparates sind ersichtlich aus den Untersuchungen, die nach denen von Weber an *Siluris glanis* (62) hauptsächlich von Sagemehl (53) an Characiniden, von Grossi, Baudelot und Nusbaum (46) an Cyprinoiden, von Bridge und Haddon (11—13) an Siluroiden, von Day (18—22) speziell an indischen Siluroiden gemacht wurden. Über die physiologische Bedeutung des Weber'schen Apparates sind die Ansichten noch geteilt und komme ich später (S. 7) darauf zurück.

Überblickt man die hier nur in grossen Zügen skizzierten, ausserordentlichen Variationen und Modifikationen der Schwimmblase und des Ductus pneumaticus, mit ihren wechselvollen Beziehungen zum Darm, zum Gefässapparat, zum Kopf und dem Skelett, so drängt sich die Überzeugung auf, dass man es mit einem Organ zu tun habe, welches einen ungewöhnlich hohen Grad der Anpassungsfähigkeit und Veränderlichkeit in allen seinen Teilen und allen seinen Beziehungen zu anderen Organen besitzt; dieser ausserordentlichen Anpassungsfähigkeit, dieser

hohen Plasticität der Schwimmblase ist es vor allem zuzuschreiben, dass sie bei Formen, die noch in jeder anderen Beziehung erst einen primitiven Grad der Entwicklung erreicht haben, so bei den Siluroideen, schon eine hohe Vollkommenheit und Komplikation erlangen, hingegen bei anderen, in ihrer Gesamtentwicklung viel höher stehenden Formen schon eine starke Rückbildung erfahren konnte. Es erklärt auch, dass sich, oft bei ganz nahe verwandten Gattungen, selbst bei Arten ein- und derselben Gattung, dieses Organ in sehr divergenter Richtung entwickelt hat, während bei anderen weit auseinander liegenden Gruppen auffallende Konvergenzerscheinungen beobachtet wurden. Dies alles erschwert ein richtiges Verständnis und eine richtige Abschätzung und Bewertung der einzelnen Erscheinungen ausserordentlich und hat zur Folge, dass selbst noch über Grundfragen von allgemeiner, prinzipieller Bedeutung, bis jetzt keine Klarheit und Einigkeit erzielt wurde. Zu diesen Fragen gehören in erster Linie die nach der physiologischen Bedeutung der Schwimmblase und die nach ihrem Verhältnis zu den Lungen der höheren Wirbeltiere.

Was die erstere anbelangt, die nach der Funktion der Schwimmblase, so sind hierfür verschiedene Theorien aufgestellt worden, welche der Schwimmblase bald eine auditive, bald eine respiratorische, oder eine hydrostatische Bedeutung zuschoben. Die Theorie der Bedeutung der Schwimmblase für das Gehör stellte Weber auf, indem er sich, durch seine Entdeckung ihrer Beziehungen zum Kopf, und der anscheinend hergestellten Verbindung mit dem Gehörorgan, zu der Annahme verleiten liess, die Schwimmblase stehe im Dienste des Gehörs, und zwar als Resonanzboden. Dies dachte er sich so, dass die durch den Körper dringenden Tonwellen die Luft der Blase in Schwingungen versetzen, welche mittels der Weber'schen Knöchelchen auf das Gehörorgan übertragen würden — eine Theorie, die sogar dazu führte, dass die Schwimmblase direkt als Anhangsorgan des Gehörs bezeichnet wurde. Ihr traten erst Hasse (28), dann Ramsay Wright (63) und Bridge (13) mit den verschiedensten Gründen und Beweisen entgegen, und kann sie als abgetan betrachtet werden.

Die Frage nach der respiratorischen Bedeutung der Schwimmblase ist schon schwerer zu erledigen, und sind die Ansichten hierüber noch lange nicht geklärt, trotz des Beweises von Rathke (50, 51),

dass unmöglich atmosphärische Luft durch den Ductus pneumaticus in die Schwimmblase gelangen könne und des noch wichtigeren Nachweises von J. Müller (43), dass die Anwesenheit eines venösen Gefässnetzes in den Wandungen der Schwimmblase ein unerlässliches Erfordernis der Atmung sind. Bei einigen Fischen wird sie mit Bestimmtheit behauptet, so bei Erythrinen von Jobert (32) nach vielfachen experimentellen Versuchen, die ihn davon überzeugten, dass diese eine richtige und regelmässige Atmung und ihre Schwimmblase wie die Lungen eine bedeutende Rolle für die Haematose besitzen. Jedoch hält Bridge (13) diese Untersuchungen Joberts nicht für stichhaltig und die respiratorische Funktion noch für unbewiesen. Bei *Gymnarchus* durch Erdl (23) und bei den Dipnoern ist eine respiratorische Funktion mit Sicherheit festgestellt, ebenso von Mark (36) bei *Lépidosteus*, bei welchem die Schwimmblase die Funktion der Oxydierung des Blutes besitze, während die Kohlensäure durch die Kiemen ausgeschieden würde. Boas (6) spricht direkt von „wirklichen Lungen bei einigen Knochenganoiden (Knochenhecht, *Amia* und bei den Lungenfischen) ferner auch bei einigen Knochenfischen.“ Wenn jedoch im allgemeinen eine respiratorische Funktion der Schwimmblase, nach dem jetzigen Stand der Wissenschaft, ausgeschlossen erscheint und in kaum einem speziellen Fall unbestritten geblieben ist, so wird doch wohl von allen, so auch von Bridge, zugegeben, dass sie unter Umständen auch so funktionieren kann, indem der in ihr befindliche Sauerstoff zur Atmung benutzt werde, dass ihr also accessorisch eine respiratorische Bedeutung zukomme, wie neuerdings auch aus Moreau's (39) interessanten Versuchen mit Sicherheit hervorgeht.

Die jetzige, vorherrschende Ansicht ist, dass die Schwimmblase ein hydrostatischer Apparat sei, eine Ansicht, die zuerst von Borelli (10) präziser gefasst wurde. Er glaubte, dass durch Zusammenziehen und Nachlassen der Muskeln, die auf die Schwimmblase wirken, der Fisch in den Stand gesetzt sei, sein spezifisches Gewicht zu vergrössern oder zu verkleinern. Die meisten späteren Physiologen und Zoologen, so Cuvier (17), Stannius (57), Owen (47), J. Müller (45) schlossen sich ihm an. Müller ergänzte dann die Theorie dahin, dass bei Fischen mit geteilten Blasen eine willkürliche Kontraktion möglich sei, durch welche die Luft von einer Kammer zur anderen getrieben und dadurch

der Schwerpunkt des Fisches verlagert werden könne. Nach der hauptsächlich von Bergmann und Leuckart (34) vertieften Theorie, die jetzt noch manche Anhänger zählt, ist der Fisch imstande, sich durch willkürliche Kontraktion der Schwimmblase direkt als Lokomotionsorgan zu bedienen. Gegen diese Theorie traten Moreau (39), Charbonnel-Salle (15) und Andere mit schwerwiegenden Gründen auf. Moreau (39) verdanken wir die ersten sorgfältigen experimentellen Versuche hierüber, aus denen die physiologische Bedeutung der Schwimmblase als eines hydrostatischen Apparates hervorgeht, dessen Rolle die ist, das Gleichgewicht zwischen dem Wasser und dem ohne Schwimmblase spezifisch schwereren Fisch und zwar passiv, in jeder Tiefe herzustellen, ohne aktive Muskelanstrengung. Diese stetige, passive Anpassung der Schwimmblase an die Dichte des umgebenden Wassers wird dadurch erreicht, dass Gas und zwar in erster Linie Sauerstoff in entsprechender Menge abgeschieden respektiv resorbiert wird, was aber nur ganz allmählich vor sich gehen kann, wodurch die bisher betonte, lokomotorische Bedeutung der Schwimmblase fast auf 0 herabsinkt, ja, die Schwimmblase unter Umständen gerade durch diesen Mangel an aktiver Anpassungsfähigkeit z. B. bei plötzlichem, gewaltsamen Tiefenwechsel ihrem Träger verhängnisvoll werden kann. Hasse (28) schloss sich dieser Auffassung Moreaus an, mit der Ergänzung, dass die Weber'schen Knöchelchen dazu dienen, den Fisch über die Druckverhältnisse in der Blase resp. in dem umgebenden Wasser zu orientieren. Sagemehl (53) schloss sich dieser Auffassung an mit der Modifikation, dass nicht der hydrostatische Druck registriert werden solle, sondern der atmosphärische, „um die in seinem Gefolge befindlichen Wetterveränderungen anzukündigen“ — eine Idee, die schon von Treviranus (59) ausgesprochen worden war, der die Schwimmblase direkt als ein Wetterorgan bezeichnete. Sie wurde allgemein, so auch von Bridge (11) verworfen zu Gunsten der Hasse'schen, die allerdings noch lange nicht alles erklärt, denn die Frage, um nur eine zu nennen, was deren Stelle vertritt, bei Fischen ohne Weber'schen Apparat ist ebenso unbeantwortet, wie die, nach der Art und Weise der spezifischen Anpassung jener Fische, die einer Schwimmblase ganz entbehren.

Über das „Wo“ und „Wie“ der, die hydrostatische Funktion der Schwimmblase regulierenden Sauerstoffausscheidung herrschte

bis vor Kurzem noch vollständiges Dunkel, besonders bei den Fischen, die entweder eines Luftganges ganz entbehren, oder bei denen er so eng ist und so weit hinten gelagert, dass eine direkte Füllung, bzw. Entleerung nach aussen ausgeschlossen erscheint. Eine Arbeit von Jager (31) brachte hierüber Licht. Seine Untersuchungen bestätigen, dass das Volumen der Schwimmblase in erster Linie durch Vermehrung und Verminderung des Sauerstoffs reguliert wird. Dieser wird durch die „roten Körper“ ausgeschieden, d. h. aus dem Blut in den Binnenraum der Schwimmblase „gedrückt“. Während die Verminderung der Schwimmblasenluft durch den Ductus pneumaticus bei Fischen mit einem solchen erfolgt, findet sie bei Fischen, die seiner entbehren, durch das sog. „Oval“ statt. Dieses ist ein dem Ductus pneumaticus homologes Gebilde und findet sich nur bei Fischen ohne solchen vor. Das Oval, das von Corning (16) schon bei *Perca fluviatilis* nachgewiesen wurde, ist die einzige für Sauerstoff durchlässige Stelle der Schwimmblasenwand, da das den Binnenraum auskleidende Epithel hierfür nicht durchlässig ist. Es erscheint also das „Oval“ als eine höchst zweckmässige Anpassung, bzw. Modifikation der Schwimmblase, die ihres Luftganges verlustig ging, und als ein weiterer Beweis dafür, wie leicht sich die Schwimmblase den verschiedensten Verhältnissen anzupassen, auf wie vielen verschiedenen Wegen sie zum gleichen Ende zu kommen vermag. Durch diese neueren Untersuchungen liegen jetzt wenigstens die Grundzüge der Physiologie der Schwimmblase etwas klarer zu Tage, und ist die Hoffnung berechtigt, dass in nicht zu ferner Zeit vollständiges Licht auch auf die spezielleren Fragen fallen werde, durch Fortsetzung genauer, experimenteller Versuche in Verbindung mit anatomischen und histologischen Untersuchungen.

Ganz ungeklärt und problematisch sind hingegen noch die Beziehungen der Schwimmblase zur Lunge, und ist dieses Problem teilweise deshalb so schwer, weil wir beide Organe nur auf der Stufe einer höheren Entwicklung kennen, nicht aber in ihren mehr ursprünglichen, niederen Formen. Dadurch ist es sehr schwierig einiges Licht auf ihre phylogenetische Entstehung, und ihre ursprünglichen Beziehungen zu werfen. Am Anfang des letzten Jahrhunderts war die Ansicht die vorherrschende, dass die Schwimmblase der Fische eine verkümmerte Lunge sei, ohne dass hierfür irgend ein Beweis erbracht wurde. Gegen diese Auffassung wandte

sich Humboldt (29), indem er am Schluss seiner Untersuchungen über die Atmung der Fische mit Recht sagt: „Une grande analogie s'observe entre les poumons du Protée et la vessie natatoire des poissons. Mais de simples analogies de formes ne peuvent pas nous guider dans des recherches, dans lesquelles chaque assertion doit être soumise à l'expérience“. Auch Cuvier (17) wandte sich gegen die herrschende Meinung, indem er ihr jede reelle Basis abspricht; ebenso Müller, und Baer (4) der sich dahin ausserte, dass die Schwimmblase nur in den allgemeinsten Verhältnissen mit der Lunge übereinstimme. Nun trat allmählich ein Umschwung ein und die Auffassung, dass keine direkten Beziehungen zwischen der Schwimmblase und den Lungen bestünden, gewann die Oberhand. Als Stütze hierfür wurden von Baer (4) von Bischoff und Anderen eine Reihe wichtiger Gründe geltend gemacht, so der Mangel eines Ausführungsganges bei einem grossen Teil der Schwimmblasen, die dorsale Lage über dem Speisekanal, die Einmündung in dessen dorsaler Wand, im Gegensatz zur ventralen Lage und ventralen Einmündung der Lungen. Ferner schien auch die Einheit der Schwimmblase gegen die doppelten Lungen und, wie Baer (4) betonte, ihre geringe Blutmenge im Vergleich zu jener der Lungen dagegen zu sprechen.

Die prinzipielle Bedeutung des ersten Einwandes, des Mangels eines Ausführungsganges, hat dann Baer selbst bestritten und nach seinen Beobachtungen an Karpfen und Trigla und jenen Rathkes an Syngnathus die Vermutung ausgesprochen, dass die Schwimmblasen ohne Gang einerlei Ursprung und Bedeutung haben, wie jene mit Gang, was embryologische Untersuchungen z. B. von Born (8) bei Perca bestätigten.

Dem letzten Einwand, die geringe Blutmenge der Schwimmblase, hat Müller (43) eine präzisere und bedeutungsvollere Fassung gegeben, indem er die Art der Blutversorgung als das Massgebende bezeichnete: aus dem Verhalten der Blutgefässe gehe hervor, ob man es mit einer Schwimmblase oder mit einer Lunge zu tun habe; es komme bloss auf die Blutgefässe an; erhalten die luftführenden Organe dunkelrotes Blut, dann allein seien es Lungen, erhalten sie hellrotes Blut Schwimmblasen.

Hatte Müller die Blutversorgung der Schwimmblase als entscheidendes Merkmal festgestellt und hervorgehoben, so wandte er sich andererseits gegen die von Baer (4), Owen, (47) und

Anderen vertretene Anschauung, dass die dorsale Lage der Schwimmblase über dem Speisekanal und ihre Einmündung in dessen dorsale Wand ein stichhaltiger Einwand gegen die alte Theorie sei. Ist auch diese Lage die Regel, so gibt es doch einige sehr bemerkenswerte Ausnahmen hiervon, z. B. die Schwimmblase von *Polypterus bichir*, die sowohl ventral liegt, wie auch ventral in den Darm mündet; ferner die Schwimmblase der Erythrinen, die, ebenso wie ihre Mündung, auf der linken Seite des Darmes liegt, nach den Beobachtungen von Müller (43) und Jakobi (30). Diese wurden später von Sagemehl bestätigt, allerdings auch, jedoch zweifelsohne mit Unrecht, von Albrecht (1) bestritten. Aus der Tatsache der verschiedenen Lage der Einmündungsstelle „mehrerer Schwimmblasen“ in den Darm schloss Müller (43), „dass die Öffnung einer wahren Schwimmblase auch an der ventralen Seite des Schlundes stattfinden kann“ und „dass die Einmündung der Schwimmblase in den Schlund an der dorsalen Seite rund um bis zur ventralen Mittellinie wandern kann.“

Dieser Schluss gewann mit der Zeit an Bedeutung durch weitere Kenntnis und Beobachtung der luftführenden Organe der Fische. Es zeigte sich nämlich, dass auch noch bei anderen Fischen, so bei den Cyprinoiden die Lage keine rein dorsale ist, sondern, wie hier, eine mehr seitliche; eine durchaus ventrale, sogar etwas nach rechts verschobene bei den Dipneusten, wenigstens was die Mündung anbelangt. Die luftführenden Organe der Dipneusten bilden gewissermassen ein Mittelglied zwischen den typischen Schwimmblasen der Fische und den Lungen der höheren Wirbeltieren. Sie haben mit beiden gewisse Merkmale gemein, so dass man noch immer nicht darüber im Klaren ist, wohin man sie eigentlich rechnen soll, ob zu den Lungen oder zu den Schwimmblasen. Das luftführende Organ von *Ceratodus* ist ein einheitlicher Sack mit dorsaler Lage wie z. B. die Schwimmblase von *Lepidosteus* — im Gegensatz aber zu dieser hat es, gemeinsam mit den eigentlichen Lungen, die ventrale Mündung seines Luftganges, der sich dann rechts um den Darm nach dessen Dorsalseite begibt. Bei *Protopterus* und *Lepidosiren* kommt noch hinzu, dass das ventral mündende aber dorsal gelagerte Organ doppelt ist, wie die Lungen, und die beiden Hälften nur durch das ventral vom Darm gelagerte Verbindungsstück, aus dem der Luftgang hervorgeht, miteinander in Verbindung stehen.

Bei Vergleichung der verschiedenen Verhältnisse und Modificationen der luftführenden Organe der Wirbeltiere hat man also, als ein Extrem das einheitliche, dorsal gelegene Organ mit dorsaler Mündung, wie bei der grossen Mehrzahl der Fische — als anderes Extrem das doppelte, ventral gelegene Organ mit ventraler Mündung, wie bei einem Fisch, *Polypterus bichir* und bei allen höheren Wirbeltieren, von den Amphibien an aufwärts. Dazwischen liegen eine Reihe von Mittelgliedern, so die seitlich gelegenen und einmündenden Schwimmblasen der Cyprinoiden und Erythrinen, das einheitliche und dorsal gelegene aber ventral mündende Organ bei *Ceratodus*, das ihm in allen Verhältnissen ähnliche aber doppelte von *Protopterus* und *Lepidosiren*. Dass solche Befunde eine Verwirrung in den Begriffen Schwimmblasen und Lungen nach alter Definition hervorrufen und die scharfe Grenzlinie verwischen mussten, die zur Zeit Müllers beide Organe trennte und für alle Zeiten zu trennen schien, ist klar, besonders nachdem der Beweis erbracht worden war, dass einerseits bei gewissen Fischen, so bei *Gymnarchus*, *Amia* ect. die Schwimmblase kaum oder nur in zweiter Linie ein hydrostatischer Apparat sei, sondern zur Atmung diene und wie eine Lunge functionire, während andererseits die Lungen gewisser niederer Amphibien in ihrer Funktion viel mehr die Bedeutung eines hydrostatischen wie eines respiratorischen Apparates haben. Bedeutsam war ferner die Tatsache, dass nach den Untersuchungen von Boas (7) bei *Ceratodus* das Organ im allgemeinen noch den Charakter einer Schwimmblase besitzt, indem es, während der Dauer der Kiemenfunktion, arterielles Blut aus feinen Arterien der letzten Kiemenvene empfängt, hingegen durch das gleiche Gefäss venöses Blut, sobald durch Irrespirabelwerden des Wassers die Kiemenfunktion aufhört und an deren Stelle durch Aufnahme von Luft die Lunge in Funktion tritt und den nötigen Sauerstoff mittels Gasaustausch in die Lungenvene und das Herz gelangen lässt. Eine noch grössere Annäherung an die Lungen ist bei *Protopterus* durch das Verhalten der grossen Gefässstämme erreicht, wodurch dem luftführenden Organ vorwiegend venöses Blut zugeführt wird, und die Kiemenatmung noch mehr wie bei *Ceratodus* zurücktritt, einen längeren Aufenthalt im Trockenen ermöglichend. — Ferner verlor der Einwand der Einheit der Schwimmblase im Gegensatz zur Lunge durch die Kenntnis der Dipneusten und

mancher Fische ebenfalls an Bedeutung, denn es fanden sich alle Übergänge von dem einheitlichen Organ zum doppelten. Bei *Lepidosteus* ist, nach Van der Hoeven (60) durch zwei von ihrer dorsalen und ihrer ventralen Wand gegeneinander vorspringende Septen, die Schwimmblase innen in eine rechte und linke, allerdings noch kommunizierende Hälfte geteilt, mit symmetrisch angeordneten Kammern. Bei dem einheitlichen Organ von *Ceratodus* ist nach Günther (27) und Spencer (56) das nämliche der Fall, so dass die Zweiteilung bei *Protopterus* nur als eine höhere Stufe der Entwicklung erscheint, nicht aber als etwas prinzipiell verschiedenes von *Ceratodus*; die bei letzterem schon innerlich vollzogene Teilung ist bei ersterem zu einer auch äusserlich sichtbaren fortgeschritten.

Durch das Bekanntwerden dieser verschiedenen Tatsachen wurde es immer schwieriger, eine genaue Definition beider Organe zu geben und festzustellen, wo man es mit dem einen, wo mit dem anderen zu tun habe. Sie brachten den früheren Gedanken allmählich wieder zum Durchbruch, dass doch direkte Beziehungen zwischen beiden Organen bestehen, nicht bloss eine äusserliche Analogie, die zu Konvergenz-Erscheinungen führte. Statt aber, wie die früheren Gelehrten, die Schwimmblase für eine verkümmerte Lunge zu erklären, suchte man in anderer Weise beide Organe aufeinander, oder auf eine gemeinsame Urform zurückzuführen und zwar waren es in erster Linie Boas (5) und Sagemehl (53).

Boas ging von der Annahme aus, dass die einheitliche, dorsal gelegene, dorsal mündende Schwimmblase von *Lepidosteus* die ursprünglichere Form sei, eine Annahme, von der er glaubte, dass sie kaum Widerspruch finden werde. Von dieser Form liessen sich die Lungen ableiten, und zwar durch die Annahme, dass mit der Zeit eine Teilung des Organs und seiner Mündung stattgefunden habe, worauf beide Hälften auseinander, und die Mündungen um den Darm herum rückten, jede um ihre Seite, um endlich ventral in der Mittellinie von neuem zu verschmelzen. Letzterer Zustand wurde durch die Schwimmblase von *Polypterus* und die Lungen der höheren Wirbeltiere repräsentiert. Für die ventral mündenden Lungen der Dipnoer brauche man sich nur vorzustellen, dass die dorsale Mündung der Schwimmblase sich rechts um den Darm nach der Ventralseite verlagert habe.

Gegen diese Theorie von Boas machte Sagemehl grosse Bedenken geltend, so vor allem den Mangel eines triftigen Grundes für die Spaltung und Wiedervereinigung des Schwimmblasenganges; die Schwierigkeit, ja Unmöglichkeit, die linksseitige Lage der Schwimmblase der Erythrinen und die ventrale der Dipneusten auf dieses Schema zurückzuführen; das Verhalten der Lungenarterien bei *Ceratodus*, die nach seiner Ansicht, im Gegensatz zu jener von Boas und Gegenbaur, direkt gegen eine ursprünglich dorsale Lagerung ihrer Lunge spräche.

Sagemehl stellte nun eine andere Theorie auf, bei welcher er das umgekehrte Verhältnis wie Boas als den Ausgangspunkt nahm, nämlich die doppelte, ventral gelegene und ventral mündende Schwimmblase von *Polypterus*. Diese stellt, nach seiner Auffassung, den ursprünglichen Zustand dar, aus welchem sich die Lungen der höheren Wirbeltiere direkt ableiten lassen, ebenso jene von *Protopterus*, *Ceratodus*, und *Lepidosiren*, durch die Annahme, dass diese sich dann sekundär rechts um den Darm dorsal verlagert hätten, bei *Ceratodus* unter Verlust der linken Lungenhälfte. Bei den eigentlichen Schwimmblasen habe hingegen die Verlagerung um die linke Seite des Darmes dorsalwärts stattgefunden, unter gleichzeitigem Verlust der rechten Lungenhälfte. Die Erythrinen würden demnach ein Zwischenstadium bei dieser Wanderung darstellen.

Die Verlagerung von ventral nach dorsal erklärt Sagemehl dadurch, dass die Schwimmblase ursprünglich eine andere Funktion hatte, die erst ganz allmählich zu einer hydrostatischen umgewandelt wurde und dadurch eine Verlagerung der Schwimmblase dorsalwärts unbedingt notwendig machte. Für die Verlagerung derselben in umgekehrter Richtung, wie sie Boas annimmt, kann er schlechterdings keinen vernünftigen Grund finden, und Boas führte auch keinen solchen an. Die ganze Theorie von Boas ist unleugbar im Nachteil gegen jene von Sagemehl, und entbehrt viel mehr wie diese eines sachlichen Beweismaterials. Er war sich dessen auch bewusst, nach seinen eigenen Worten zu urteilen: „die Schwierigkeit ist die, dass wir keine Übergangsstadien haben“. Die Theorie von Boas erhielt auch später einen harten Schlag, durch den von Semon (55) erbrachten Nachweis, dass die dorsale Lage der Lunge von *Ceratodus* eine sekundäre sei, wie Sagemehl angenommen hatte, infolge Verlagerung von der Ventralseite her.

Gegen jede Möglichkeit einer Wanderung der Schwimmblasenmündung, und damit gegen jede ursprüngliche Beziehung von Schwimmblase und Lunge wandte sich Albrecht (1) auf das entschiedenste, indem er die Ansicht aussprach, dass das eine Organ eine dorsale, das andere eine ventrale Ausstülpung des Darmes sei und dass sie deshalb niemals etwas gemeinsames miteinander haben könnten. Die seitliche Lage der Schwimmblase der Erythrinen bestreitet er, nach seinen eigenen Untersuchungen. Darnach betrachtet er die Schwimmblase von *Polyphterus bichir* als eine Lunge, mit jener der höheren Wirbeltiere verwandt, und durch eine unüberbrückbare Kluft getrennt von den Schwimmblasen der übrigen Fische. Letztere komme bei den Dioden und Tetraden neben den Lungen vor und erhalte sich, was hier der Curiosität halber mitgeteilt sei, als kleine dorsale, zwischen Oesophagus und Wirbelsäule befindliche Ausstülpung des Darmes noch beim Schweine und beim Menschen.

Die Möglichkeit einer Wanderung der Schwimmblase um den Darm bestreitet er vor allem aus dem Grund, dass die rechte Hälfte der Schwimmblase zur linken würde und umgekehrt, was eine Kreuzung der Gefässe zur Folge hätte. Dies ist allerdings ein Argument, das nicht ganz mit Unrecht geltend gemacht werden kann gegen die Theorien von Boas und Sagemehl. Dagegen bemerkte schon Renson (52) in seinen Antworten an Albrecht, dass man einer solchen Kreuzung der Gefässe keine grosse Bedeutung beizumessen brauche; beim nervus opticus der Pleuronectiden sei sie auch nicht beobachtet worden, und es stehe keineswegs fest, dass die Gefässe der Lungen die gleichen seien wie die der Schwimmblase, sondern die Lungengefässe und ihre Verteilung könnten sehr gut als Folge sekundärer Anpassung eben dieser Wanderung betrachtet werden. Zu der gleichen Frage bemerkte Gegenbaur (24) „Ob man bei der Beurteilung der Lage der Mündung des Luftganges und der bestehenden Veränderungen in den Blutgefässen den letzteren eine herrschende Bedeutung zumessen darf, erscheint mir deshalb unsicher, weil der Wert der Anpassung auch hier nicht ausser Acht bleiben darf“. Auch Göppert (25) äussert sich dahin, dass die Unterschiede in der Gefässversorgung eine geringe Bedeutung besitzen, und dies scheint bestätigt durch die vielen grösseren und kleineren Modifikationen, die man allein schon bei

den Fischen in der Versorgung und Verteilung der Gefässe ihrer Schwimmblase beobachtet. Für die Anpassungsfähigkeit der Gefässe an die Funktion des luftführenden Organes spricht ferner auch die Tatsache, dass bei *Ceratodus* ein und dasselbe Gefäss bald arterielles, bald venöses Blut führt, je nachdem das Organ mehr hydrostatisches, mehr respiratorisches Organ ist.

Zu welch falschen Schlüssen eine zu grosse Berücksichtigung der Gefässverhältnisse führen kann, ist aus der Tatsache ersichtlich, dass Gegenbaur (24), wie auch Boas, nach dem Verlauf der Gefässe in den Lungen von *Ceratodus* eine ventrale Entstehung derselben mit sekundärer, dorsaler Verlagerung für unmöglich hält, und aus dieser von ihm angenommenen, dorsalen Entstehung der *Ceratodus*-Lunge Schlüsse von prinzipieller Bedeutung zieht, die natürlich durch Semons Nachweis ihrer ventralen Entstehung hinfällig wurden.

Die Möglichkeit eines allmählichen Funktionswechsel und der damit in Verbindung stehenden, notwendigen Veränderungen der luftführenden Organe der Wirbeltiere lässt sich, nach all diesen Befunden, die eine so ausserordentliche Anpassungsfähigkeit der Schwimmblase einer-, der Lungen andererseits feststellten, nicht von der Hand weisen. Dieser Funktionswechsel hängt eng zusammen mit Veränderungen, die in der ganzen Organisation der niederen Wirbeltiere (Veränderungen der Kiemen, des Herzens, des Conus arteriorius, der Haut etc.) hervorgerufen wurden durch den Übergang derselben zum Landleben, und als Anpassungserscheinungen an letzteres aufgefasst werden müssen. Dieser einschneidenden Veränderung des Milieus folgte notwendig die Aufgabe der Kiemenatmung, an deren Stelle die Schwimmblase die Haematose übernehmen musste, als das hierzu am besten geeignete Organ — dadurch wurde sie allmählich zu einer richtigen Lunge umgewandelt, was aber natürlich nicht so schnell und leicht vor sich ging. „Indem, wie Boas (5) sagt, die Natur die Kiemenatmung aufgibt, indem sie sozusagen einen energischen Versuch macht, einen nur luftatmenden Wirbeltiertypus zu bilden, wird das ganze Circulationssystem wie von einer Katastrophe betroffen. Es muss ein langer Kampf geführt werden, um hier das Ziel zu erreichen, dass in den Körperarterien rein arterielles, in den Arterien des Atmungsapparates rein venöses Blut circulierte, ein Kampf, welchen wir innerhalb der Amphibien in verschiedenen

Formen treffen und der noch bei Reptilien fortgesetzt wird, bis er endlich sein Ziel in den Vögeln und Säugetieren vollkommen erreicht“.

Nach Mark (36) kann man sich diesen Funktionswechsel so denken, dass erst der eine Komponent der Atmung, die Oxydierung, auf die Schwimmblase, die er die „prospektive Lungs“ nennt, übertragen wurde, während die Kiemen noch die der Ausatmung der Kohlensäure behielten, ein Zustand den er bei genauer Untersuchung für *Lepidosteus* zutreffend fand. Beim Übergang zum Landleben hätten die Kiemen auch diese Funktion an die Schwimmblase abgegeben, die dadurch zu einer eigentlichen Lunge wurde.

Eisig (22) hingegen fand die Umwandlung eines einseitig hydrostatischen Apparates in einen einfach respiratorischen schwer vorstellbar, während man wohl einsehen könne, wie beide, in divergenter Tendenz, sich aus einem anderen, die beiden einseitig ausgebildeten Funktionen bis zu einem gewissen Grad vereinigenden Organe heraus entwickelt haben können. Dieses ursprüngliche Organ denkt er sich, der Anneliden Schwimmblase ähnlich, vor allem von hydrostatischer Bedeutung, aber auch als Gasreservoir dienend, das dann, unter Umständen, zur Atmung benutzt werden könne. Balfour schloss sich dieser Auffassung an, die sich mit der Theorie von Sagemehl sehr gut vereinigen lässt.

Wenn auch heutzutage die Mehrzahl der Gelehrten zu der Ansicht neigen, dass beide Organe, die Schwimmblase und die Lungen, direkte Beziehungen zueinander haben und sich auf eine gemeinsame Urform zurückführen lassen, eine Ansicht, die durch die morphologischen, anatomischen und physiologischen Befunde sehr bestärkt wird, einen positiven Beweis dafür zu erbringen ist bisher noch nicht gelungen, und handelt es sich noch immer nur um Vermutungen und Hypothesen. „Die Phylogenie der Lunge ist noch eine offene Frage“, sagte 1901 Gegenbaur mit Recht, trotz der vielfachen Versuche der vergleichenden Anatomie dieses Problem zu lösen. Eine Lösung dürfte am ehesten durch umfangreiche, vergleichend entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, die zur Zeit noch vollständig fehlen, erwartet werden, und muss die Beantwortung der Frage nach den Beziehungen beider Organe zueinander auf rein anatomischer

Basis zum mindesten als voreilig bezeichnet werden. Schon Baer wies 1835 auf den Wert der Entwicklungsgeschichte für diese Frage hin, „denn wenn wir ein Organ bis zu seinem Werden verfolgen und untersuchen, aus welchem Fundamentalorgan es hervorst, so erkennen wir unmittelbar das, was man in neuerer Zeit die organische Bedeutung der Teile der verschiedenen Organismen genannt hat.“ Was wir bis jetzt in dieser Hinsicht besitzen, sind mehr spezielle Arbeiten, die die eine oder andere Frage, z. B. die Entwicklung der Schwimmblase eines bestimmten Fisches untersuchen, ohne sie jedoch in direkten Zusammenhang und Vergleich zu bringen mit jenen anderer Fische, und ohne den besonderen Fragen und Ergebnissen eine mehr allgemeine und prinzipielle Bedeutung zu geben.

Meine Untersuchungen sollen ein kleiner Beitrag hierzu sein und zugleich eine Ergänzung meiner Untersuchungen über die Lungen der höheren Wirbeltiere (40). Mit der Zeit beabsichtige ich weitere Beiträge zu liefern, so wie ich in den Besitz von neuem und geeignetem Material bin. Vielleicht gelingt es auch einmal zufällig, Material mit für diese Fragen besonders günstiger Schwimmblasen-Entwicklung zu finden, ebenso wie die Hoffnung nicht ausgeschlossen ist, bei irgend einem Selachier ein Organ, vielleicht von drüsenähnlicher Beschaffenheit anzutreffen, das als erste Anfänge einer Schwimmblase angesehen werden muss.

Eigene Untersuchungen.

Die Entwicklung der Schwimmblase wurde von mir bei sechs verschiedenen Fischarten untersucht, die nach den Verhältnissen ihrer Schwimmblasen in drei Gruppen eingeordnet werden können:

Gruppe I: Die Schwimmblase liegt dorsal über dem Darm und mündet dorsal in diesen ein; sie ist sanduhrförmig eingeschnürt. Der lange, enge Ductus pneumaticus mündet in die caudale Blase: Rhodeus und Karpfen.

Gruppe II: Die Schwimmblase ist ein langer, schmaler Sack, etwas links neben dem Darm gelegen und mit weiter Öffnung etwas links dorsal in diesen einmündend: Huchen, Salm, Bachforelle.

Gruppe III: Im Gegensatz zu den anderen zwei Gruppen ist die dorsal gelegene Schwimmblase, die einen weiten, einheitlichen Sack darstellt, ohne Verbindung mit dem Darm, sie entbehrt also eines Luftganges: Stichling.

Was die angewandte Untersuchungsmethode anbelangt, so wurde bei möglichst vielen verschiedenen, im Alter naheliegenden Stadien jeder Art die Schwimmblase herauspräpariert, so weit es die Kleinheit des Objektes gestattete, und in toto unter dem Mikroskop nach Aufhellung untersucht; ferner wurden die Embryonen sagittal und transversal geschnitten, und die gefärbten Schnitte mikroskopisch untersucht, um dadurch einen genauen Einblick in die verschiedenen Lagebeziehungen der Schwimmblase zu anderen Organen, vor allem zum Darm und der Chorda zu gewinnen.

Die Frage nach der allerersten Anlage der Schwimmblase, ob zuerst eine Bindegewebsverdickung am Darm stattfindet, in die sich dann das Epithel ausstülpt oder ob die Ausstülpung des letzteren das primäre ist, blieb unberücksichtigt, teils weil hier nicht von direktem Interesse, teils aus Mangel an geeignetem Material.

I. Gruppe: *Rhodeus* und *Karpfen*.

Rhodeus amarus.

Embryonen von 4—5 mm besitzen einen mächtigen Dottersack, der die Entwicklung der Organe, vor allem von Darm und Leber, nach der Seite hin und zwar nach der linken zur Folge hat, da ventral der Raum zu gering und der Widerstand zu gross ist. Die Schwimmblase ist bereits angelegt und geht als enger Kanal, der sich distal zur eigentlichen Schwimmblase erweitert, dicht unter dem Vornierenglomerulus rechts vom Darm ab. Auf Querschnitten stellt sich der Abgang vom Darm als ein Längsspalt (Taf. XXII, Fig. 1) dar, der sich auf mehreren Schnitten verfolgen lässt. Dann löst sich die Schwimmblase, oder eigentlich der Luftgang vom Darm ab, mit dem er durch einen schmalen Bindegewebsstreifen, der von seiner Ventralseite zur Dorsalseite des Darmes zieht, in Verbindung bleibt, und zieht, immer rechts neben dem Darm gelegen, als enges Rohr kaudalwärts (Taf. XXII, Fig. 2), wo er von der Ventralseite etwas links in die Schwimmblase übergeht (Taf. XXII, Fig. 3).

Die Schwimmblase selbst ist, wie auf Längsschnitten ersichtlich (Taf. XXII, Fig. 4), ein langer, schmaler Sack, der cranialwärts eine, auf diesem Stadium bereits sehr stark entwickelte Knospe getrieben hat, welche unter dem Vornierenglomerulus zu

liegen kommt. Direkt unter ihrem Abgang befindet sich die Einmündung des Luftganges.

Was die histologischen Verhältnisse anbelangt, so findet sich in der Schwimmblase selbst wie auch im Luftgang das gleiche, hohe Cylinderepithel, das der Darm aufweist, und mit welchem es in kontinuierlichem Zusammenhang steht. Das Epithel ist von einer dicken Bindegewebslage umhüllt, welche noch keine Sondernung in Schichten erkennen lässt, sondern ganz aus zelligen Elementen embryonalen Charakters besteht. Diese Lage ist weniger dick um die caudale Blase wie um die craniale, die sich deutlich als eine Knospe der ersteren darstellt.

Die relative Lage von Darm und Schwimmblase ist also, was auch mit der Beobachtung Jungersens (33) stimmt, eine ganz andere wie die definitive, jedoch muss beachtet werden, dass die Schwimmblase trotzdem median liegt, d. h. sie befindet sich von Anfang an unter der Chorda, wenn auch bei 4 mm noch etwas links, so bei 5 mm schon direkt in der Mitte. Der Darm liegt links neben ihr, während er cranialwärts von der Schwimmblase fast in der Medianlinie ist; durch das Wachstum der Schwimmblase, die sich rechts vom Darm anlegt, wird dieser gewissermassen aus seiner medianen Lage nach links gedrängt, wo sich auch die mächtige Leber befindet, der eine ventrale Entwicklung infolge der grossen Dottermasse nicht möglich war.

Auf dem folgenden Stadium von 6 mm hat die Dottermasse abgenommen, wodurch Leber und Darm etwas mehr Raum erhalten und nicht mehr so fest an die dorsale und seitliche Leibeshöhle gepresst sind, sondern mehr Leibeshöhle dazwischen sichtbar wird. Mit dieser Raumgewinnung scheint der Darm eine ganz kleine Drehung um seine Achse vollzogen zu haben, was daraus hervorgeht, dass der Luftgang nun nicht mehr ganz nach der rechten Seite, sondern mehr dorsalwärts von ihm abgeht (Taf. XXII, Fig. 5). Dies wird noch deutlicher, wenn man das Verhältnis der Abgangsstelle des Luftganges am Darm zum Mesenterium auf diesem Stadium mit jenem auf dem vorigen Stadium vergleicht (Taf. XXII, Fig. 5 mit Fig. 1). Dementsprechend liegt anfangs auch der Luftgang, wenn er sich vom Darm abgelöst hat, etwas über diesem, nach rechts zu (Taf. XXII, Fig. 6). Die Schwimmblase selbst liegt allerdings noch ganz rechts neben dem Darm (Taf. XXII, Fig. 7).

Die craniale Knospe der Schwimmblase hat sich sehr stark entwickelt, und ist nun fast ebenso gross wie die eigentliche Schwimmblase, die jetzt nur noch als die grössere caudale Blase erscheint (Taf. XXII, Fig. 8). Beide stehen durch einen engen Kanal miteinander in Verbindung und könnte man im ersten Augenblick an eine hier erfolgte Einschnürung denken. Der Vergleich jedoch mit vorhergehenden Stadien lehrt (Taf. XXII, Fig. 4), dass im Gegenteil auch hier eine Ausdehnung des Binnenraumes stattgefunden hat, jedoch in viel geringerem Masse wie in den zwei Blasen. Die Ursache hierfür ist wahrscheinlich zu suchen in einer Verdickung des Bindegewebes, die auf jungen Stadien (Taf. XXII, Fig. 4) beobachtet wurde, über der eigentlichen Schwimmblase an der Stelle, wo sie die craniale Knospe entsandte. In dieses verdichtete Bindegewebe, das sich an dieser Stelle einer Ausdehnung der Schwimmblase entgegengesetzt, wächst bald die Vorniere hinein und umgibt sie wie ein Hufeisen von oben, während von der Ventralseite die Leber ebenfalls vorwächst zwischen beide Blasen und an dieser Stelle die Ausdehnung verhindert. Man könnte, um die Sache deutlich zu machen, von einem Wettlauf sprechen zwischen der Schwimmblase und den Nieren resp. der Leber. Letztere besetzten den Platz zuerst, da ja die craniale Knospe erst spät angelegt wurde, und waren deshalb Herr der Situation, d. h. konnten sich ausdehnen, während an dieser Stelle, der Verbindungsbrücke beider Blasen, die Schwimmblase eng bleiben musste. Im übrigen Bereich der Schwimmblase sind die Nieren sehr in der Entfaltung behindert, und fast ganz auf den Vornierengang reduziert, während sie cranial und kaudal von dieser stark entwickelt sind, wie an späteren Stadien besser sichtbar. Da die craniale Blase, bei ihrer Entfaltung cranialwärts, durch den Vornierenglomerulus gehemmt wird, vergrössert sie sich hauptsächlich caudalwärts, und schiebt dadurch die caudale Blase immer mehr nach hinten, wodurch der Luftgang gedehnt wird und eine starke Verlängerung erfährt.

Das Epithel der Schwimmblase hat sich, Hand in Hand mit der starken Erweiterung des Binnenraumes, abgeplattet zu einem mehr cubischen Epithel, während der enge Verbindungsgang beider Blasen noch ein hohes Cylinderepithel (Taf. XXII, Fig. 8) besitzt, dies beweist, nach den Ausführungen in meiner Arbeit über die Lungen (40), dass sich an dieser Stelle der Hohlraum und damit auch das Epithel

nicht auszudehnen vermochten, im Verhältnis zur Vermehrung des Letzteren, infolge Widerstandes der umgebenden Gewebe, wodurch sich seine Zellen gegeneinander abplatteten mussten, um Raum zu gewinnen. Im Luftgang entspricht das Epithel noch dem des Darmes.

In den folgenden Stadien tritt eine rasche Resorption des Dotters und starke Entwicklung der Schwimmblase zutage, mehr wie sie eigentlich zu erwarten wäre, nach dem allgemeinen Wachstum des Embryo. So ist schon bei einem Embryo von 7 mm, wie aus einem Längsschnitt (Taf. XXIII, Fig. 13) ersichtlich, die Schwimmblase sehr gross geworden und ihre Wand zeigt eine deutliche Differenzierung in verschiedene Lagen. Durch das Schwinden des Dotters ist offenbar ein starkes Hindernis für die Entwicklung der einzelnen Organe beseitigt worden. Es hat zugleich auch eine Verschiebung des Darmes von links nach rechts stattgefunden, so dass er bei diesem Stadium (Taf. XXIII, Fig. 9) schon seine normale Lage (unter der Chorda und unter der Schwimmblase) einnimmt. Mit dieser Verschiebung ist die, bei dem Embryo von 6 mm beobachtete Drehung des Darmes um seine Achse fortgeschritten, so dass der Abgang des Ductus pneumaticus allmählich dorsal und schliesslich etwas auf die linke Seite zu liegen kommt, was einer Drehung von über 90 Grad entspricht. Bei seinem Abgang beschreibt der Luftgang einen leichten Bogen ventralwärts, und wendet sich dann, wie sich auf Querschnitten verfolgen lässt, in seinem caudalen Verlauf allmählich zur Dorsalseite (Taf. XXIII, Fig. 10) um schliesslich ventral, etwas von links bei einem Embryo von 7—10 mm in die caudale Blase einzumünden, während diese Mündungsstelle bei älteren Embryonen sogar etwas rechts zu liegen kommt. Es hat somit wenn auch nur in sehr geringem Masse, die Schwimmblase ebenfalls eine Drehung um ihre Achse erfahren, und zwar in der nämlichen Richtung wie der Darm, von rechts nach links, vom Kopf aus gesehen, in der Richtung des Uhrzeigers, so dass eine gegenseitige Verschiebung der Abgangs- und Einmündungsstelle des Luftganges stattgefunden hat.

Ob es sich tatsächlich hier um eine Drehung des Darmes und der Schwimmblase um ihre Achsen handelt, oder nur um eine Pendelbewegung infolge Schwindens des Dotters — die Frage lässt sich nicht so leicht lösen und verweise ich für die

näheren Ausführungen auf den Schluss, behalte aber jetzt vorläufig, der Einfachheit halber, die Bezeichnung „Drehung“ bei.

Am Luftgang fällt, dicht bei seinem Abgang vom Darm, eine kleine, dorsal gelegene Knospe auf (Taf. XXIII, Fig. 9) die sehr an den Abgang beider Bronchien von der Trachea erinnert. Sie verschwindet bald, während die ihr gleichwertig erscheinende Ventralknospe der eigentliche Luftgang ist. Dieser hat eine ganz bedeutende Länge erreicht, durch die starke Entwicklung der cranialen Blase, die bei diesem Stadium (Taf. XXIII, Fig. 13) an Grösse der caudalen fast gleich kommt, in den nächsten Stadien sie aber sehr überholt (Taf. XXIII, Fig. 16), sodass letztere fast nur noch als ein Anhang der cranialen Blase erscheint. Die mächtige Entwicklung der Nieren und der Leber zwischen beiden Blasen geht sowohl aus Querschnitten, in der Gegend der Einschnürungsstelle der Schwimmblase (Taf. XXIII, Fig. 11), wie auch aus Längsschnitten (Taf. XXIII, Fig. 13 u. 16) hervor. Deutlicher noch ist sie bei Frontalschnitten, wie z. B. bei dem ziemlich dorsalen, auf Taf. XXIII, Fig. 17 abgebildeten. Man sieht, wie die Vornieren in der Gegend der beiden Blasen sehr reduziert sind, fast nur auf den Gang, wie aus Querschnitten (Taf. XXIII, Fig. 10) ersichtlich, während sie in der Gegend des Verbindungsstückes beider Blasen zwischen sie hineingewachsen und dorten hufeisenförmig verschmolzen sind. Ganz ähnlich ist das Bild mehr ventralwärts, wo in gleicher Weise die Leber vorgewachsen ist, wodurch also der freie Raum für die Schwimmblase ein relativ sehr geringer ist.

Die noch bei einem Stadium von 6 mm ganz einheitliche Wand der Schwimmblase hat bei einem solchen von 7 mm eine bedeutende Differenzierung und zum Teil höchst merkwürdige Veränderung erfahren. Leider ist es mir, trotz mancher Bemühungen, nicht gelungen, Übergangsstadien dieser Veränderungen zu finden. Das Epithel hat ein ganz auffallendes Aussehen erhalten, durch eine Art körnige Infiltration seiner Zellen. Es stellt nun eine ziemlich homogene, teilweise körnige Masse von bedeutender Dicke dar, in welcher einzelne, etwas verzweigte Linien, wahrscheinlich Reste der Zellmembranen, sichtbar sind. Gegen den sehr verkleinerten centralen Hohlraum zu, ist diese Masse abgegrenzt durch ein cuticulaartiges Häutchen mit dunklen Punkten. Die caudale Blase hat eine weniger dicke Wand wie

die craniale, es lässt sich an dieser nur eine äussere dicke Schichte von mehr cirkulär verlaufenden Bindegewebsfasern erkennen, die durch zahlreiche dunkle Körnchen, wahrscheinlich die Kerne des Epithels, von letzterem getrennt sind. (Taf. XXIII, Fig. 12). Bei der cranialen Blase hingegen fehlt diese Lage Körnchen und grenzt direkt an das veränderte Epithel (Taf. XXIII, Fig. 10) eine nicht sehr dicke Lage cirkulär verlaufender Bindegewebsfasern auf die eine Schichte lockeres, spärliches Bindegewebe folgt, das nach aussen von einer zweiten Lage cirkulär verlaufender Bindegewebsfasern begrenzt ist. Jede Spur eines Mesenteriums fehlt. Das die Schwimmblase überziehende Peritoneum ist äusserst dünn und nur stellenweise zu unterscheiden.

Bei einem Embryo von 8,5 mm ist das Verhalten der Schwimmblasenwand noch das gleiche; bei 9 mm hat abermals eine bedeutende Veränderung der Wand stattgefunden, also eben so rasch wie die vorige. Jede Spur dieses merkwürdig infiltrierten und veränderten Epithels, das noch am ehesten an die ebenfalls dem Untergange geweihte Schmelzkappe bei der Entwicklung der Zähne erinnert, ist verschwunden unter bedeutender Erweiterung und Verdünnung der Wand, die bei der caudalen Blase (Taf. XXIII, Fig. 15) schon ausserordentlich dünn ist, so dass sich an ihr nur schwer einzelne Schichten unterscheiden lassen, und von dem Epithel scheinbar nur eine feine Cutikula übrig geblieben ist, welche an der cranialen Blase (Taf. XXIII, Fig. 14 u. 16) leichter konstatiert werden kann, da letztere von dem eigentlichen äusseren Bindegewebsstratum noch durch ganz lockeres, spärliches Bindegewebe getrennt ist. Nähere Untersuchungen über diese mir nicht recht verständlichen Verhältnisse, die sich auch bei verschiedenen Konservierungs- und Färbemethoden immer gleich darstellten, würden wohl bald Aufklärung bringen, lagen aber nicht im Rahmen dieser Arbeit.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung überholt die craniale Blase, die ja ursprünglich nur eine Knospe der caudalen war, letztere bedeutend an Grösse und dürfte dies damit erklärt werden, dass sie von Anfang an in dickeres Bindegewebe eingebettet war, also gewissermassen mehr Baumaterial hatte, um sich zu vergrössern. So sehen wir noch bei Stadien von 10 und 12 mm, dass ihre Wand bedeutend dicker ist, wie jene der caudalen Blase, welche daher früher auf ein langsames Wachstum, das nur auf

der Vermehrung der einzelnen Zellen beruht, angewiesen ist. Beim Karpfen werden wir, jedoch auf anderem Wege, zu dem gleichen Resultat einer grossen cranialen und einer kleinen caudalen Blase gelangen.

Karpfen.

Die ersten Angaben über die Entwicklung der Cyprinoiden stammen von Born (9) 1825. Zehn Jahre später untersuchte sie Baer (4). Die Entwicklung der Schwimmblase ist, nach Baers Beschreibung, eine ganz merkwürdige, und veranlasste ihn in erster Linie zu seiner ganzen Auffassung der Schwimmblase als eines Organs sui generis, das mit der Lunge in keinem Zusammenhang steht. Nach seinen Beobachtungen entsteht die caudale Abteilung der Schwimmblase der Cyprinus-Arten als eine Ausstülpung des vorderen Teiles des Darmes, und diesem Schwimmblasenteil seien alle, einen grossen Teil der Bauchhöhle einnehmenden und mit einem Ausführungsgang in den Speisekanal versehenen Schwimmblasen der anderen Fische identisch. Die vordere Blase hingegen entsteht ganz unabhängig von der eigentlichen Schwimmblase, nach seiner Vermutung als eine Verlängerung des Ohrs, die erst viel später mit der hinteren Blase in Verbindung tritt. Daran knüpft Baer folgende Hypothese: „die Schwimmblasen der Fische, zum pneumatischen Apparate gehörig, sind wenigstens zweifacher Art: die eine ist der Eustachischen Röhre und der Paukenhöhle der Lungentiere analog, die andere ist zwar eine Ausstülpung aus dem Speisekanale, hat aber mit den Lungen der höheren Tiere nur eine allgemeine Analogie, ist vielmehr ein Rumpf-Sinus, dessen Hauptwirkung die sein muss, den Leib des Fisches spezifisch leichter zu machen, wenn auch ein Einfluss auf die Umänderung des Blutes zugleich sich findet.

Auch aus Borns (9) Untersuchungen ging der getrennte Ursprung beider Blasen hervor.

Meine Untersuchungen haben gezeigt, dass im grossen und ganzen die Entwicklung der Schwimmblase des Karpfen die gleiche wie die bei Rhodeus ist. Die eigentliche Schwimmblase, die später zur caudalen Blase wird, entsteht, was auch mit den Angaben Baers übereinstimmt, aus der rechten Seite des Verdauungskanales; allmählich findet eine Verschiebung und Verlagerung, genau wie bei Rhodeus, statt, wie auf Taf. XXIV, Fig. 22 ersichtlich, wo der Darm sich schon unter Chorda und Schwimm-

blase verschoben und dermassen gedreht hat, dass der Luftgang mehr links abgeht. Dieses Stadium von 11 mm entspricht also einem von Rhodeus von 6 mm. Der Luftgang beschreibt dann einen Bogen dorsalwärts und mündet, nicht sehr weit unter dem Vornierenglomerulus, von der Ventralseite, etwas links in die Schwimmblase, die auf diesem Stadium schon recht gross und weit ist (Taf. XXIV, Fig. 23) und cranialwärts eine Knospe getrieben hat, genau wie bei Rhodeus, nur dass sie hier später angelegt wird. Diese Knospe wird später zur cranialen Blase. Sie allein besitzt noch hohes Cylinderepithel, wie auch auf ihrem Querschnitt (Taf. XXV, Fig. 22) ersichtlich, und ziemlich dichtes Bindegewebe, also viel Baumaterial, während das Epithel der eigentlichen Schwimmblase schon ganz abgeplattet und das umgebende Bindegewebe sehr locker und spärlich ist. Auffallend ist die verhältnismässig grosse Zahl Blutgefässe, die sich hier, meist dicht unter dem Epithel, befinden, wie auf dem Querschnitt (Taf. XXV, Fig. 24) ersichtlich. Auf den folgenden Stadien hat die Drehung des Darmes um seine Achse und dementsprechend die Verlagerung des Abganges der Schwimmblase nach links noch etwas zugenommen. Der Ductus pneumaticus beschreibt nun auch hier (Taf. XXIV, Fig. 25) wie bei Rhodeus (Taf. XXII), eine leichte Krümmung ventralwärts und gibt ebenfalls zwei Knospen ab, eine dorsale und eine ventrale, welch erstere klein ist, letztere aber der eigentliche Schwimmblasengang, der in seinem caudalen Verlaufe einen dorsalen Bogen beschreibt und bei 12 mm schon ganz ventral in die Schwimmblase einmündet, die somit ebenfalls eine leichte Drehung um ihre Achse beschrieben hat. Auf diesen und den folgenden Stadien vergrössert und erweitert sich die craniale Blase ausserordentlich, wie auf Längsschnitten (Taf. XXIV, Fig. 28) ersichtlich, und schiebt dabei, da sie cranialwärts durch die Vornierenglomerulus gehemmt ist, die caudale Blase immer mehr abwärts, wobei der Luftgang eine bedeutende Verlängerung erfährt. Das starke Zurückbleiben der caudalen Blase, im Verhältnis zur cranialen, von welcher sie bald nur noch einen Anhang zu bilden scheint, hat ihre Ursache nicht allein wie bei Rhodeus, in der von Anfang an sehr geringen Menge Bindegewebe, sondern mehr noch in der grossen Zahl Blutgefässe, die sich in ihrer Wand (Taf. XXIV, Fig. 27), von der Abgangsstelle der cranialen Blase an, befinden. Diese Blutgefässe wirken der Ausdehnung

des Binnenraumes, und damit der ganzen Blase, hemmend entgegen. Es ist der gleiche Prozess, der bei den Lungen zur Septenbildung führt, welche letztere nur eine lokale Hemmung in der Ausdehnung der Wand ist, während diese bei der Schwimmblase nicht lokalisiert, sondern allgemein ist, da die Blutgefässe ziemlich gleichmässig über die ganze caudale Blase verteilt sind. Der cranialen Blase fehlen sie fast vollständig (Taf. XXV, Fig. 26) und steht ihrer starken Ausdehnung daher nichts im Wege.

Nieren und Leber verhalten sich wie bei *Rhodeus*, d. h. sie sind in der Gegend der grossen, cranialen Blase sehr klein, in der Gegend der caudalen Blase, wo sie mehr Raum haben, sehr gross; von einem Einwachsen beider zwischen die Blasen habe ich hingegen nichts beobachtet. Die Einschnürung zwischen beiden Blasen, die auch hier nur ein Zurückbleiben in der Ausdehnung ist, hat ihre Ursache einestheils in einer Verdichtung des Bindegewebes an dieser Stelle, wie bei *Rhodeus*, andererseits an den hier schon reichlichen Blutgefässen, die eine Erweiterung an dieser Stelle verhindern.

Diese Beobachtungen über die Entwicklung der Schwimmblase des Karpfen, die durch die neuen, so vervollkommeneten Untersuchungsmethoden möglich waren, stimmen nicht mit denen *Baers* (4) überein, womit auch seine hieran geknüpften Hypothesen hinfällig werden. Die Schwimmblase von Karpfen entsteht genau wie jene von *Rhodeus* als ein einheitliches Gebilde, ohne ursprüngliche Verbindung mit dem Ohr, und zwar erscheint, was mit *Baers* Beobachtung stimmt, die caudale Blase als die eigentliche, durch direkte Ausstülpung des Darmes entstandene Schwimmblase, die craniale Blase hingegen, im Gegensatz zu seinen Angaben, als eine sekundäre Bildung der ersteren.

II. Gruppe:

Salmo, *Huchen*, *Bachforelle*.

Diese drei Fische zeigen so ziemlich die gleiche Entwicklung ihrer Schwimmblase. Sie entsteht, wie schon *Corning* (16) für *Salmo* und *Stricker* (58) für die *Bachforelle* nachgewiesen haben, etwas abweichend von den Angaben *Vogts* (61) als eine dorsale, manchmal sogar etwas nach rechts gerichtete Ausstülpung des Darmes, rechts von der Medianlinie, da dieser infolge der grossen Dottermasse nach rechts verschoben ist (Taf. XXV, Fig. 29),

im Gegensatz zu Rhodeus und Karpfen. Mit der allmählichen Resorption des Dotters findet eine Drehung des Darmes um seine Achse statt in der Weise, dass der Abgang des Ductus pneumaticus auf die linke Seite, unter die Chorda, zu liegen kommt (Taf. XXV, Fig. 30). Er zieht dann in gerader Richtung caudalwärts und erweitert sich allmählich zur Schwimmblase, die als seine direkte Verlängerung erscheint (Taf. XXIII, Fig. 18) und ebenfalls links neben dem Darne unter der Chorda liegt (Taf. XXV, Fig. 30); beide sind anfangs von hohem Cylinderepithel ausgekleidet, und mit dickem Bindegewebe von embryonalem Charakter umgeben, wie der Darm. Makroskopisch gesehen, stellt die ganze Schwimmblase ein mehr keulenförmiges Säckchen dar, das vom Darm abgeht und direkt über dem dorsalen Pankreas liegt, das als ein ovaler Höcker am Darm kenntlich ist. Bei dem Stadium von 10 mm sitzt am Luftgang ein kleines, dorsal gerichtetes Bläschen, ähnlich dem bei Rhodeus und Karpfen beobachteten. Es ist auch später noch sichtbar.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung schiebt sich der Darm gegen die Medianlinie zu, unter die Chorda. Die Schwimmblase behält ihre Lage links vom Darm bei (Taf. XXV, Fig. 32), die, wie schon Stricker (58) nachwies, infolge Verlagerung erlangt wurde, wird jedoch etwas links von der Chorda geschoben. In ihrem caudalen Teile ist das Bindegewebe sehr locker und spärlich (Taf. XXV, Fig. 34) und hat sie sich dementsprechend sehr ausgedehnt, unter Verdünnung ihrer Wand und Abplattung des Epithels, das aus einem Cylinderepithel zu einem ganz flachen Epithel geworden ist. Nur an den beiden Seiten ist etwas mehr Bindegewebe vorhanden und dorten auch das Epithel, das hier mehr Widerstand gegen seine Ausdehnung in die Fläche findet, etwas höher (bei *). Am proximalen Ende ist hingegen eine dicke und dichte Lage Bindegewebe unter dem Epithel (Taf. XXV, Fig. 33), die nach aussen noch von einer lockeren Lage umgeben ist. Hier ist dementsprechend auch das Epithel hoch und gewissermassen in Falten gelegt die wie junge Septen aussehen, tatsächlich aber kleine centripetale Ausstülpungen des Epithels sind. Auf Längsschnitten (Taf. XXV, Fig. 35 u. 36) kann man genau verfolgen, wie mit der Menge und Dichte des Bindegewebes die Höhe des Epithels und diese lokalen Ausstülpungen schwinden. Diese lokalen Ausstülpungen, in denen das Epithel ein typisches Sprossungs-

epithel wird, wie ich es in meiner Lungenarbeit beschrieben und in seinen Ursachen erklärt habe, entsprechen genau den sogen. primären Lungenbläschen bei der Entwicklung der Lunge und entstehen aus der nämlichen Ursache: dadurch dass das Epithel sich nicht, seiner Vermehrung entsprechend, in der Fläche auszudehnen vermag, infolge äusseren Widerstandes, und so zur Bildung von hohem Sprossungsepithel mit darauffolgender Ausstülpung gezwungen ist. Die Entwicklung der Schwimmblase vom Huchen, die eine grosse Anzahl Längsfalten bildet, gibt sehr deutliche Bilder dieses Sprossungsprozesses (Taf. XXIII, Fig. 19 und 20). Besonders bei starken Vergrösserungen erkennt man gut, (Taf. XXIII, Fig. 21) dass kein prinzipieller Unterschied vorhanden ist zwischen einem primären Bläschen bei der Schwimmblase und einem solchen bei der Lunge. Auch bei ersterer war das Epithel immer nur einschichtig und die Kerne in der Nähe des centralen Hohlraumes gelegen bei der Teilung, wie dies bei der Lungenentwicklung die Regel ist. Jedoch die dunklen, keilförmigen Zellen und Kerne, die in der embryonalen Lunge zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen eingelagert sind, finden sich nirgends bei den von mir untersuchten Stadien, was mich in der Vermutung bestärkt, dass sie bei der Lunge in Beziehung zur Muskulatur stehen, die ja bei dieser Schwimmblase sehr gering ist.

III. Gruppe.

Stichling.

Leider fehlten ganz junge Stadien zur Untersuchung. Bei den Jüngsten von 7 mm war die Entwicklung der Schwimmblase schon ziemlich vorgeschritten und entsprach ungefähr dem (Taf. XXIV, Fig. 22) von Karpfen abgebildeten. Der Dottersack war ganz resorbiert, der Darm lag schon in der Mittellinie unter der Chorda, ganz dorsal ging der Ductus pneumaticus ab, vollständig umgeben von der mächtigen Leber und dem dorsalen Pankreas. Er mündete von der Ventralseite in die Schwimmblase ein und zwar nahe an ihrem cranialen Ende. Sie lag ganz dorsal, war schon sehr weit und gab eine ganz kleine Knospe gegen den Kopf zu ab, genau wie beim Karpfen. Diese Knospe ging gerade über der Einmündungsstelle des Luftganges in die Schwimmblase ab, und lag direkt unter dem Vornierenglomerulus. Auf

den folgenden Stadien war die schon vorher sehr kleine Knospe verschwunden, und obliterierte auch allmählich der Luftgang und zwar von der Schwimmblase an gegen den Darm zu, bis er schliesslich ganz verschwand und die Schwimmblase nur noch einen geschlossenen, weiten, dorsal gelegenen Sack darstellte.

Offenbar ist es vor allem ihr cranialer Teil der sich entwickelte, und dadurch den caudalen immer mehr nach abwärts schob, denn die Mündung des Schwimmblasenganges kam immer mehr caudal zu liegen, unter gleichzeitiger, starker Verlängerung des Ganges, der dabei immer dünner wurde, bis er zu obliterieren begann und schliesslich verschwand.

Wenn auch eine Verlagerung und Drehung bei diesen Stichling-Embryonen, die den Dotter schon verloren hatten, nicht beobachtet wurde, ist die Annahme doch naheliegend, dass sie bei jüngeren Stadien stattfindet, wie bei Rhodeus, Karpfen und den Salmoniden, da bei ihnen dieser Prozess vor der Dotterresorption vollzogen wird.

Schluss.

Überblickt man die vorliegenden Untersuchungen, so ist wohl das interessanteste Ergebnis, die gegenseitigen Verschiebungen und Verlagerungen von Darm und Schwimmblase, wie sie auch schon von anderen, so von Corning (16) und Stricker (58), ebenso von Jungersen (33) und Piper (49) beobachtet wurde, ohne dass diese ihnen eine weitere Beachtung schenkten. Es wurde eine doppelte Bewegung des Darmes von mir festgestellt, einmal eine Verschiebung von der Seite her und zwar von der linken bei Karpfen, Rhodeus etc., von der rechten bei den Salmoniden gegen die Mittellinie zu unter die Chorda — dann eine „Drehung“ des Darmes um seine Achse, durch welche der Abgang des Ductus pneumaticus vom Darm bei den einen von der rechten nach der Dorsalseite, etwas nach links zu, bei den anderen von der Dorsalseite nach links verlagert wurde.

Diese letztere Bewegung könnte auch, wie ich schon in meinen vorläufigen Mitteilungen (41) bemerkte, statt als eine wirkliche Drehung des Darmes um seine Achse, als eine Pendelbewegung aufgefasst werden, hervorgerufen durch die grosse Dottermasse, die eine seitliche Verlagerung der inneren Organe zur Folge hat, welch' letztere erst mit deren Resorption allmählich

in die normale, definitive Lage rücken können. Einen positiven Beweis, um welchen der beiden Vorgänge es sich hier handelt, konnte ich leider nicht erbringen und zwar weil das anfangs vorhandene Mesenterium sehr bald schwindet und jeder andere feste Punkt, an welchem die Art der Bewegung von Darm und Schwimmblase festgestellt werden könnte, fehlt, da bei den sehr frühen Stadien, bei welchen dieser Prozess vor sich geht, grössere Gefässe und Nerven nicht ausgebildet sind. Handelt es sich nur um eine Pendelbewegung, dann ist allerdings die Erscheinung ohne jegliche prinzipielle Bedeutung und nur eine vorübergehende Anpassung der inneren Organe an die grosse Dottermasse.

Nach genauen und wiederholten Untersuchungen habe ich jedoch immer mehr den Eindruck gewonnen, dass es sich hier, neben der Verlagerung des Darmes gegen die Mittellinie zu, auch um eine tatsächliche Drehung desselben um seine Achse handelt. Dafür scheint auch die gegenseitige Lageverschiebung der Abgangs- und Einmündungsstelle des Luftganges zu sprechen, bei welcher erstere bedeutend mehr verlagert wird, so dass sie links von der Mittellinie, letztere in diese selbst, oder ganz wenig rechts von ihr zu liegen kommt. Der Verschiebung des Darmes kann auch eine solche der Schwimmblase folgen, wie bei den Salmoniden, die bei Rhodeus und Karpfen fehlt, und diese macht eine Pendelbewegung sehr fraglich.

Die Anschauung der Drehung des Darmes um seine Achse gewinnt sehr an Wahrscheinlichkeit durch die Untersuchungen Bashford Dean's (2) und neuerdings Piper's an *Amia*, welche hier eine ausgesprochene Drehung des Darmes um seine Achse beschreiben. Auch Piper unterscheidet zweierlei topographische Verlagerungen bei *Amia* a) Verschiebung des Darmes und der Leber von der linken Seite nach rechts ventral b) Achsendrehung des Duodenum nach links um 180 Grad, so dass die ursprünglich ventrale Duodenalwand zur dorsalen wird. Das Pankreas, die Mündung des Ductus choledochus und die Gallenblase machen die Drehung mit, die Schwimmblase resp. der Schwimmblasengang aber nicht, und zwar wohl deshalb, weil sie als eine: „dorsalwärts ausgestülpte, lange Epithelfalte der dorsalen Oesophagus- und Magenwand“ angelegt wird, die Drehung aber erst vom Pylorusteil des Magens an erfolgt. Eine Drehung des Darmes, ebenfalls in umgekehrter Richtung wie der Uhrzeiger, vom Kopf

aus gesehen, beobachtete ferner Stricker (58) bei der Bachforelle und beschreibt sie als eine ganz bedeutende vor der Anlage der Schwimmblase. Diese entsteht, nach ihm, „weder genau dorsal, noch genau seitlich,“ kommt aber dann später auf die linke Seite zu liegen, — es erfolgt also eine Verlagerung in der Richtung des Uhrzeigers, und diese Verlagerung kann nicht anders wie eine Drehung des Darmes um seine Achse aufgefasst werden, die also nach Anlage der Schwimmblase in umgekehrter Richtung erfolgt, wie vor derselben.

Drehungen des Darmes um seine Achse scheinen, nach diesen Beobachtungen, ziemlich häufig vorzukommen, und gewinnen dadurch die verschiedenen Lagebeziehungen des Darmes zu einzelnen Organen einen anderen Wert, wie ihnen gewöhnlich zugeschrieben wird, d. h. diese Lagebeziehungen scheinen durchaus nicht mehr von einer prinzipiellen, sondern von einer mehr oder weniger relativen Bedeutung zu sein, denn, das muss hier hervorgehoben werden, durch die Möglichkeit von Drehungen des Darmes um seine Achse ist sein Verhältnis zu anderen Organen, so in erster Linie zur Schwimmblase, ein durchaus labiles. Die relative Lage beider ist verschieden, je nachdem die Schwimmblase diese Drehung mitmacht oder nicht, je nachdem sie sie in stärkerem oder schwächerem Grade mitmacht. So erklärt es sich, dass aus einer dorsalen Lage der Schwimmblase durchaus nicht auf ihre dorsale Entstehung geschlossen werden kann, wie bei *Rhodeus* und *Ceratodus*. Eine fernere Komplikation entsteht dadurch, dass die Drehung des Darmes und damit des Abgangs des Ductus pneumaticus, teils eine Wanderung der Schwimmblase selbst zur Folge hat, wie z. B. bei der Bachforelle, teils die Schwimmblase davon unbeeinflusst bleibt und ihre ursprüngliche Lage beibehält wie bei *Rhodeus*.

Ist nun schon während der ontogenetischen Entwicklung eine Wanderung der Schwimmblase um den Darm, resp. des Darmes um die Schwimmblase möglich, dann gewinnt die Hypothese der phylogenetischen Wanderung der Schwimmblase sehr an Wahrscheinlichkeit. Man braucht sich die Drehung der Schwimmblase der Bachforelle z. B. nur etwas fortgesetzt zu denken, so kommt man zu der seitlichen Lage, wie sie die Schwimmblase der Erythrinen aufweist. Ist eine Drehung so weit möglich gewesen, lässt sich kaum ein Grund angeben, warum

sie nicht noch weiter fortschreiten könnte, und schliesslich zu einer vollständig ventralen Lagerung führen, wie sie die Schwimmblase von *Polypterus bichir* aufweist.

Wenn nun auch die Möglichkeit einer Wanderung der Schwimmblase während der ontogenetischen und philogenetischen Entwicklung nachgewiesen ist, so kann doch über die ursprüngliche Lage und die ursprüngliche Richtung dieser Wanderung nichts gesagt werden, nach dem vorläufigen Stand unseres Wissens. Da die Lungen der höheren Wirbeltiere sich immer ventral anlegen, und hierbei nie eine Schwankung beobachtet wurde, könnte man hierin fast den ursprünglicheren Zustand erblicken, während die ontogenetischen Schwankungen in der Lage der Schwimmblase auf kainogenetische Veränderungen und noch nicht festgelegte Zustände schliessen lassen. Die Schwimmblase überhaupt zeigt ja nicht nur in ihrer Entwicklung, sondern in allen ihren Verhältnissen so ausserordentliche Schwankungen, dass man fast von einem Tasten und Suchen der Natur nach neuer Form sprechen könnte. Weitere vergleichend entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Schwimmblase, besonders bei *Polypterus bichir* und den Erythrinen werden wahrscheinlich einiges Licht auf die ursprüngliche Lage der Schwimmblase und die Richtung ihrer Wanderung geben.

An dieser Stelle dürfte es angebracht sein, zu bemerken, dass wahrscheinlich die Wanderung der Schwimmblase, resp. des Luftganges ursprünglich eine passive war, durch die Drehung des Darmes um seine Achse, wodurch erst der Abgang des Ductus pneumaticus verlagert wurde, dem, je nach den besonderen Bedürfnissen, die Schwimmblase folgte oder nicht. Eine tatsächliche Wanderung des Abganges des Ductus um den festgelegten Darm herum ist kaum wahrscheinlich, ebensowenig wie dass die Verlagerung der Schwimmblase das Primäre war und die Drehung des Darmes um seine Achse zur Folge hatte.

Albrecht, der eine Verlagerung der Schwimmblase für ganz ausgeschlossen hält, geht bei der Besprechung, wie diese allein vor sich hätte gehen können, von der Voraussetzung aus, dass die Verlagerung nur eine aktive sein konnte, infolge des Funktionswechsels der Blase; damit stünden die Befunde bei *Ceratodus* in unvereinbarstem Widerspruch, da sie ihre Funktion als Schwimmblase beibehalten habe, somit der Luftgang

nicht die Lage ändern konnte, ehe die Funktion sich geändert habe. Dieses Argument Albrechts ist durchaus berechtigt, wenn eine hauptsächlich aktive Verlagerung der Schwimmblase angenommen wird — letztere müsste dann immer das primäre, die Verlagerung des Ductus das sekundäre sein. Nimmt man aber eine passive Verlagerung der Schwimmblase als das ursprüngliche an, durch Drehung des Darmes um seine Achse, die weder von Albrecht und Sagemehl noch von Boas in betracht gezogen wurde, so erklären sich die Verhältnisse z. B. bei *Ceratodus* ganz leicht. Hier hat der Darm eine starke Drehung um seine Achse, offenbar infolge der verschiedenen Organverhältnisse, erfahren. Dadurch kam die Anlage der Schwimmblase ventral zu liegen; da aber ihrer hauptsächlichsten Funktion gemäss die Lage der Schwimmblase eine dorsale sein musste, rückte sie allmählich auf die Dorsalseite des Darmes hinauf, ohne die ventrale Lage des Abganges ihres Ductus aufgeben zu können. Durch diese verschiedenen Befunde hat die Hypothese, dass Schwimmblase und Lungen in direkten Beziehungen zueinander stehen und entweder direkt voneinander, oder doch von einer gemeinsamen Urform ableitbar seien, sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen, dies umsomehr als die eigentliche Entwicklung beider Organe eine fast vollständige Gleichheit aufweist. So zeigten meine Untersuchungen, dass es sich bei der Schwimmblase, genau wie bei der Lunge, um einen diffusen Knospungsprozess handelt, überall wo lockeres und spärliches Bindegewebe vorhanden ist, wobei sich das Epithel, seiner Vermehrung entsprechend, sofort in der Fläche auszudehnen vermag, ohne dass es zur Bildung von primären Bläschen, also zu einem lokalisierten Knospungsprozess kommt. Dieser findet nur dorten statt, wo das Bindegewebe dichter ist und dementsprechend der allgemeinen Erweiterung Widerstand entgegensetzt. Dann kommt es wie bei Huchen, Bachforelle etc. zur Bildung von typischen Bläschen, die sich nicht wesentlich unterscheiden von denen bei der Lunge mancher Reptilien und Amphibien.

Baers Vermutung, dass stets jener Teil der Schwimmblase in welcher der Ductus pneumaticus mündet, die eigentliche Schwimmblase sei, entspricht sicher den Tatsachen, und wäre demnach die ganze Schwimmblase der Bachforelle gleichwertig der caudalen Blase bei *Rhodeus*, während die mit der Hauptblase

kommunizierenden übrigen Blasen vieler Fische wahrscheinlich immer Produkte der ersteren sind, wie dies der Fall bei der cranialen Blase von Rhodeus und Karpfen.

Welche Bedeutung die merkwürdige kleine dorsale Knospe am Luftgang mancher Fische, so von Rhodeus und Karpfen hat, ist vorläufig noch ganz unsicher. Auf Grund der Hypothese von Sagemehl könnte sie als der letzte Überrest der, bei der Wanderung der doppelten Schwimmblase von ventral nach dorsal, zugrunde gegangenen, einen Schwimmblasenhälfte aufgefasst werden; nach der Hypothese von Boas hingegen, wäre sie ohne jede phylogenetische Bedeutung.

Ob der vollständige Mangel einer Schwimmblase bei vielen Teleostiern ein primärer oder ein sekundärer ist, steht noch dahin, doch scheint letzteres das Wahrscheinlichere.

Was die verschiedene Blutversorgung von Schwimmblase und Lungen anbelangt, die teilweise als ein Hauptargument gegen direkte Beziehungen beider Organe zueinander angeführt wurde, so sei hier noch darauf hingewiesen, dass die Drehung des Darmes und damit auch die Verlagerung der Schwimmblase zu einer sehr frühen Zeit stattfindet, wo noch gar keine richtigen Gefäße gebildet sind, so dass die Annahme nicht ganz von der Hand gewiesen werden kann, dass die definitive Anlage der Gefäße teilweise erst nach vollzogener Verlagerung erfolgt, also dieser Verlagerung entspricht, wodurch z. B. eine Kreuzung der Gefäße, wie sie Albrecht befürchtete, vermieden würde. Darnach könnte die Gefäßversorgung eine jeweilige Anpassung an die Lage der Schwimmblase sein, und ein allmählicher Übergang von der Schwimmblase zur Lunge auch in dieser Hinsicht stattfinden.

Zum Schluss möchte ich noch bemerken, dass ich, wie seinerzeit in den Lungen so auch in den Schwimmblasen stets nur einschichtiges Epithel gefunden habe, und mich deshalb frage, ob Pipers Angabe eines mehrschichtigen Epithels in der Schwimmblase von *Amia* richtig ist.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Professor Richard Hertwig für seine oft gewährte Hilfe und Anregung im Laufe dieser Arbeit meinen wärmsten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Albrecht: Sur la Non-Homologie des Poumons des Vertébrés Pulmonés avec la Vessie Natatoire des Poissons, avec Réponses de Renson. Paris et Bruxelles 1886.
2. Bashford Dean: The early Development of Amia. Quarterly Journ. Microsc. Sc. London 1896, N. S. V. XXXVIII.
3. Balfour u. Parker: On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. transact. Roy. Soc. Part. II 1882.
4. Baer, K. C. v.: Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische nebst Anhang über die Schwimmblase. Leipzig 1835.
5. Boas: Über den Conus arteriosus und den Arterienbogen der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. VII. 1881.
6. Derselbe: Lehrbuch der Zoologie, 1894.
7. Derselbe: Über Herz und Arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus. Morphol. Jahrb., Bd. VI.
8. Born: Arch. f. Naturgesch., 1837.
9. Derselbe: Entwicklungsgeschichte der Cyprinoiden, 1835.
10. Borelli: De motu animalium ex unico principio statico deducta 1704.
11. Bridge, F. W.: The Air-Bladder in certain Siluroid Fishes. Birmingham. Phil. Soc. Proc. V. 6, 1888.
12. Bridge u. Hadden: The Air-Bladder and Weberian Ossicles in the Siluroid Fishes. Roy. Soc. London 1892.
13. Bridge: Contributions to the Anatomy of Fishes II. The Air-Bladder and Weberian Ossicles in the Siluroid Fishes, 1892.
14. Calderwood: On the Swimming-Bladder and Flying Powers of Dactylopterus Volitans. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. V. XVII, 1890.
15. Charbonnel-Salle: Sur les Fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire. Comptes Rend. Scéances. Acad. Sc., V. 104, 1887.
16. Corning: Beitrag zur Kenntnis der Wundernetzbildungen in der Schwimmblase der Teleostier. Morphol. Jahrb., Bd. XIV, 1888.
17. Cuvier u. Valenciennes: Histoire Naturelle des Poissons, Vol. 2, 1828.
18. Day: On the Freshwater Siluroid of India and Burmah. Zool. Soc. Proc. London 1871.
19. Derselbe: Notes on Indian Siluroid Fishes. Zool. Soc. Proc. London 1871.
20. Derselbe: On the Air-Bladder of Fishes. The Zool. March, 1880.
21. Derselbe: The Burlot and Air-Bladder Catwold. Nat. Hist. Field, 1881.
22. Eisig, H.: Über das Vorkommen eines schwimmbblasenähnlichen Organs bei Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. II, 1881.
23. Erdl: Münchener gelehrter Anzeiger, 1846, Bd. 23.
24. Gegenbaur: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II, 1901.
25. Göppert: Die Entwicklung der luftführenden Anhänge des Vorderdarmes. I. Schwimmblase. Handbuch d. vergl. u. exper. Entw. d. Wirbelt., v. O. Hertwig, 1902.

26. Grobben, C.: Über die Schwimmblase und den ersten Wirbel der Cobitiden. Wissensch. Mitt. Akad. Verein Naturhist. Wien. Redig. v. Nussbaumer, Wien 1875, III. H.
27. Günther, A.: Description of *Ceratodus*. Phil. Transact. R. Soc. Vol. 161, 1871.
28. Hasse: Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. Anat. Stud., Vol. 1, 1873.
29. Humboldt: Memoires d'Arcueil, Tome II.
30. Jacobi: De vesica aerea piscium cum appendice de vesica aerea cellulosa Erythrini. Berlin 1840.
31. Jaeger, A.: Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Inaug. Dissert., Leipzig 1903.
32. Jober: Recherches Anatomiques et Physiologiques à l'histoire de la respiration chez les poissons. Ann. Sc. Nat. (6) T. 7, Art. 5 und T. 5, Art. 8.
33. Jungersen: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. Zool. Inst., Würzburg 1889, 9. Bd.
34. Leuckart-Bergmann: Zur Entwicklung der Schwimmblase der Fische und ihre Beziehungen zur Wirbeltierlunge.
35. Leydig, Fr.: Einige Beobachtungen über den Schlammpeitzger (*Cobitis fossilis*). Arch. f. Anat. u. Phys., 1853.
36. Mark, L.: Studies on *Lepidosteus*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., V. XIX, 1890.
37. Mayer, P.: Über die vermeintliche Schwimmblase der Selachier. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. II, H. 3, 1894.
38. Miklucho-Macleay: Über das Rudiment der Selachier. Jen. Zeitschrift, Bd. III.
39. Moreau: Recherches Experimentales sur les Fonctions de la Vessie Natatoire. Ann. Sc. Nat. Zool., V. 4 (N 8), 1876.
40. Moser, F.: Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltierlungen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 60, 1902.
41. Derselbe: Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Schwimmblase. Vorläufige Mitteilung, Anatomischer Anzeiger, Bd. 23, 1903.
42. Müller, J.: Der Bau und die Grenzen der Ganoiden. Arch. f. Anat. u. Phys., 1841—42.
43. Derselbe: Über Lungen und Schwimmblasen. Arch. f. Anat. u. Phys., 1841, Bd. 184.
44. Derselbe: Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Abh. der Königl. Akad. d. Wissensch., Berlin 1844.
45. Derselbe: Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. Abh. der Berliner Akad., 1843.
46. Nussbaum: Über das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei den Cyprinoiden. Zool. Anz., Vol. 4, 1881.
47. Owen: On the Anatomie of Fishes. Vol. I, 1866.

48. Parker: On the Anatomy and Physiology of *Protopterus annecteus*. Transact. R. Irish. Acad., V. 30. Pt. III.
49. Piper, H.: Die Entwicklung von Magen, Duodenum, Schwimmblase, Leber, Pankreas und Milz bei *Amia calva*. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Suppl. 1902.
50. Rathke: Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Danzig I, Halle 1825.
51. Derselbe: Bemerkungen über die Schwimmblase der Fische. Beiträge z. Gesch. d. Tierwelt, 1827.
52. Renson: (Siehe unter Albrecht).
53. Sagemehl: Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Fische III. Morphol. Jahrb., 10. Bd., 1885.
54. Schulze, F. E.: Die Lungen und die Schwimmblasen der Fische. Strickers Lehre von den Geweben der Menschen und der Tiere. Bd. I, 1871.
55. Semon, R.: Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte von *Ceratodus Forsteri*. Norment. z. Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere v. Keibel, III. Heft.
56. Spencer: Der Bau der Lungen von *Ceratodus* und *Protopterus*. Semons zool. Forsch.-Reisen in Australien, Bd. I, Lief. 2, 1898.
57. Stannius: Handbuch der Zoologie, 2. Aufl., Berlin 1856.
58. Stricker: Plattenmodelle zur Entwicklung von Darm, Leber, Pankreas und Schwimmblase der Forelle. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. XVI, 1899.
59. Treviranus: Über die Verrichtungen der Schwimmblase bei den Fischen. Verm. Schriften anatom. u. physiol. Inh., Bremen 1817.
60. Van der Hoeven: Über die zellige Schwimmblase des *Lepidosteus*. Arch. f. Anat., u. Phys., Bd. 184, 1841.
61. Vogt, C.: Embryologie des Salmones. Neuchatel, 1842.
62. Weber: De aure et auditu hominis et animalium. Paris u. Leipzig 1820.
63. Wright Ramsay: The Relationship between the Air-Bladder and Auditory Organ in *Amiurus*. Zool. Anz., V. 7, 1884.

Tafelerklärung.

Tafel XXII.

Schwimmblase von *Rhodeus amarus*.

- Fig. 1. 5 mm Querschnitt. Darm und Leber, infolge der grossen Dottermassen, ganz nach links verschoben; ersterer an der Stelle getroffen, wo nach rechts der Luftgang abgeht. Letzterer liegt in der Medianlinie unter der Chorda und dem Vornierenglomerulus und ist, wie der Darm, von hohem Cylinderepithel ausgekleidet.
- Fig. 2. 4 mm Querschnitt, etwas mehr caudal wie der vorige, wo der Luftgang sich schon vom Darm losgetrennt hat, aber noch in der gleichen Bindegewebsmasse liegt.

- Fig. 3. 5 mm Querschnitt, caudaler wie der vorige. Die Schwimmblase liegt unter der Chorda, rechts neben dem Darm, und steht mit diesem in Verbindung durch einen schmalen Bindegewebsstreifen.
- Fig. 4. 5 mm Längsschnitt. Die Schwimmblase besteht aus einer kleineren cranialen und einer grösseren caudalen Blase; letztere ist die eigentliche Schwimmblase, von der die craniale eine Knospe und von viel dickerem Bindegewebe umgeben ist. Der Luftgang mündet in die kaudale Blase und ist hier nur angeschnitten, ebenso wie Darm und Leber. An der Verbindungsstelle beider Blasen ist das Bindegewebe stark verdichtet.
- Fig. 5. 6 mm Querschnitt. Durch teilweise Resorption des Dotters ist etwas mehr Raum in der Leibeshöhle entstanden und der Darm nicht mehr so fest an die dorsale Leibeswand gepresst. Er hat eine leichte Drehung um seine Achse erfahren, durch welche die Abgangsstelle des Schwimmblasenganges mehr dorsalwärts gerückt ist, was besonders an dem jetzt besser sichtbaren Mesenterium festgestellt werden kann. Diese Abgangsstelle liegt, nach wie vor, in der Medianlinie unter der Chorda und unter dem Vornierenglomerulus.
- Fig. 6. 6 mm Querschnitt, mehr caudal wie der vorige an der Stelle, wo der Schwimmblasengang losgetrennt ist vom Darm und nun rechts, etwas dorsal von letzterem liegt, nicht mehr neben ihm, wie in Fig. 3.
- Fig. 7. 6 mm Querschnitt, mehr caudal wie der vorige. Die Schwimmblase liegt median unter der Chorda, ganz links der Darm. Bei ersterer hat sich das Epithel sehr abgeplattet, unter starker Erweiterung des centralen Hohlraumes und Verdünnung der Bindegewebsmasse.
- Fig. 8. 6 mm Längsschnitt. Die Schwimmblase hat sich sehr erweitert unter Verdünnung ihres Bindegewebes. Nur die Verbindungsstelle beider Blasen ist eng geblieben, den Eindruck einer Einschnürung machend. An dieser Stelle, die der Ausdehnung ein Hindernis entgegengesetzt, befindet sich hohes Cylinderepithel, ebenso gegen das Ende der caudalen Blase; sonst ist das Epithel überall abgeplattet zu einem mehr cubischen Epithel.

Tafel XXIII.

Schwimmblase von *Rhodeus amarus* (Fortsetzung) und von Huchen.

- Fig. 9. 7 mm Querschnitt. Der Dotter ist fast vollständig resorbiert. Der Darm hat sich von links nach rechts gegen die Medianlinie unter die Chorda verschoben. Dabei hat er eine Drehung um seine Achse erfahren, wodurch die Abgangsstelle der Schwimmblase mehr nach der linken Seite zu liegen kam. Der Schwimmblasengang beschreibt einen kleinen Bogen ventralwärts und ist an der Stelle getroffen, wo er dorsal noch eine kleine Knospe besitzt.
- Fig. 10. 7 mm Querschnitt durch die craniale Blase. Unter dieser, auf der linken Seite des Darmes, der Luftgang.

- Fig. 11. 7 mm Querschnitt durch die caudale Blase dicht unterhalb der Verbindungsstelle mit der cranialen Blase, dorten wo der Luftgang in sie einmündet. An dieser Stelle umschliesst die Leber die Schwimmblase hufeisenförmig und sind die Vornieren stark entwickelt, sodass für die Schwimmblase wenig Raum übrig bleibt.
- Fig. 12. 7 mm Querschnitt durch die caudale Blase nahe an ihrem Ende. Ihre Wand ist schon bedeutend dünner wie jene der cranialen Blase geworden.
- Fig. 13. 8,5 mm Längsschnitt. Der Luftgang ist nur an seiner Mündungsstelle in die caudale Blase getroffen. Hingegen sieht man, wie von ventral her die Geschlechtsdrüse, von dorsal die Vornieren zwischen die beiden Blasen vorgewachsen sind, von dieser Stelle die Ausdehnung des Verbindungsstückes beider verhindernd und den Eindruck einer Einschnürung hervorrufend.
- Fig. 14. 9 mm Querschnitt durch die craniale Blase, deren Wand schon bedeutend dünner geworden ist, unter Erweiterung des centralen Hohlraumes.
- Fig. 15. 9 mm Querschnitt durch die caudale Blase, deren Wand schon ganz dünn und der centrale Hohlraum sehr weit geworden ist.
- Fig. 16. 10 mm Längsschnitt. Die craniale Blase hat die caudale an Grösse und Weite bedeutend übertroffen, was später noch mehr der Fall sein wird, da ihre Wand noch eine ziemliche Dicke aufweist gegen die der caudalen Blase, und daher einer grösseren Ausdehnung fähig ist. Das Einwachsen von Nieren und Leber zwischen die beiden Blasen ist hier gut sichtbar.
- Fig. 17. 14 mm Frontalschnitt durch die craniale und caudale Blase und die Vornieren. Dieses Schema macht das Verhältnis der letzteren zur Schwimmblase klar. Cranial und caudal von der Schwimmblase haben sich die Vornieren stark entwickelt, da sie hier Raum fanden, ebenso zwischen beiden Blasen, wo sich die Vornieren der beiden Seiten vereinigt haben, sodass das Verbindungsstück beider hufeisenförmig von ihnen umwachsen ist. In der Gegend der Blase selbst sind die Vornieren fast ganz auf den Gang reduziert, infolge Rummangels.
- Fig. 18. Huchen. 18 mm Längsschnitt durch die Schwimmblase und ihre Einmündung in den Darm. An ihrem caudalen Ende, wo das Hauptwachstum stattfindet, ist das Epithel höher und die Zellen sind dichter und mehr cylindrisch wie am Anfangsteil und in der Mitte.
- Fig. 19. Huchen. 23 mm Längsschnitt durch das Ende der Blase. Der centrale Hohlraum hat in centrifugaler Richtung Knospen getrieben, die sich zu Längsfalten auswachsen. Das Epithel ist im proximalen und mittleren Teil der Blase ein cubisches, in den Knospen und am distalen Teile hingegen ein hohes Cylinderepithel.
- Fig. 20. Huchen. 23 mm Querschnitt. An dieser Stelle sind 6 Knospen des centralen Hohlraumes getroffen und ist der Unterschied gut sichtbar, zwischen dem cubischen Epithel des letzteren und dem Sprossungsepithel der ersteren.

- Fig. 21. Huchen. 2,3 mm Querschnitt (Öl-Immersion) durch 2 Knospen des centralen Hohlraumes. In diesem befindet sich hohes Cylinder-epithel mit dichtgedrängten und gegeneinander abgeplatteten Kernen; ersteres geht im centralen Hohlraum in ein Plattenepithel mit mehr rundlichen Kernen über.

Tafel XXIV.

Schwimmblase von Karpfen.

- Fig. 22. 7 mm Querschnitt. Die als Knospe der caudalen Blase erst kurz angelegte craniale Blase und der Luftgang sind getroffen, letzterer caudalwärts von seiner Abgangsstelle vom Darm.
- Fig. 23. 7 mm Längsschnitt. Die caudale Blase ist schon ziemlich weit entwickelt; in ihrer Wand befinden sich zahlreiche Blutgefäße, während das Bindegewebe locker und spärlich ist. Cranialwärts hat sie eine Knospe getrieben, dicht unter dem Vornieren-Glomerulus, die sich später zur cranialen Blase entwickelt und Sprossungs-epithel hat, im Gegensatz zur caudalen Blase, die mit Plattenepithel ausgekleidet ist. Der Luftgang ist nur in seinem mittleren Teil getroffen; man sieht, wie er einen leichten Bogen beschreibt vom Darm zur Schwimmblase, an welcher noch die Bucht (bei X) getroffen ist, in die er einmündet.
- Fig. 24. 10 mm Querschnitt durch die in ihrer Entwicklung schon vorgeschrittene caudale Blase, in deren Wand sich ziemlich viele Blutgefäße und spärliches Bindegewebe befinden.
- Fig. 25. 12 mm Querschnitt an der Stelle, wo der Luftgang vom Darm abgeht. Letzterer hat eine Drehung um seine Achse erfahren, und der Luftgang geht nun mehr nach links von der Medianlinie ab und beschreibt eine Krümmung ventralwärts.
- Fig. 26. 12 mm Querschnitt durch die craniale Blase, unter welcher der quergetroffene Luftgang zu sehen ist. Die Wand der Blase ist noch ziemlich dick und dicht.
- Fig. 27. 12 mm Querschnitt durch die caudale Blase, deren Wand bedeutend dünner ist, und in welcher viele Blutgefäße sich befinden.
- Fig. 28. 16 mm Längsschnitt. Die craniale Blase ist sehr gross und weit geworden und übertrifft die caudale Blase hierin bedeutend. Von letzterer geht der Luftgang ab, der in seinem der Schwimmblase nahegelegenen Teile längs getroffen ist. hingegen dorten, wo er gegen den Darm den Bogen beschreibt, quer. Die Vorniere ist sehr stark entwickelt allein in der Gegend der caudalen Blase und des Verbindungsstückes beider Blasen miteinander. Zwischen beiden zeigt das Bindegewebe eine Verdichtung. In der caudalen Blase sind unter dem Epithel reichliche Blutgefäße, die in der cranialen Blase fast vollständig fehlen.

Tafel XXV.

Schwimmblase der Bachforelle.

- Fig. 29. 9 mm Querschnitt. Die Schwimmblase liegt über dem Darm und ist mit diesem ganz rechts von der Medianlinie verschoben.

- Fig. 30. 10 mm Querschnitt. Der Darm hat sich gedreht, so dass nun die Abgangsstelle der Schwimmblase auf seine linke Seite zu liegen gekommen ist, und zwar unter die Chorda, während der Darm sich noch rechts von der Medianlinie befindet.
- Fig. 31. 10 mm Querschnitt durch die Schwimmblase, die links neben und etwas über dem Darm liegt.
- Fig. 32. 24 mm Längsschnitt, aus welchem hervorgeht, dass die ganze Schwimmblase links neben dem Darm liegt, während sie mehr dorsal in ihn einmündet, daher diese Stelle auf dem Schnitt nicht mehr getroffen wurde. Die Schwimmblase hat zahlreiche Knospen getrieben, besonders in ihrem proximalen Teil.
- Fig. 33. 30 mm Querschnitt durch den proximalen Teil der Schwimmblase. Die innere Oberfläche zeigt eine reichliche Faltenbildung, durch starke Vermehrung des Epithels, welches durch dickes Bindegewebe an der Ausdehnung verhindert und deshalb zur Bildung von Knospen gezwungen ist, wie bei Huchen (Taf. XXIII, Fig. 21).
- Fig. 34. 30 mm Querschnitt durch den mittleren Teil der Blase, wo das Bindegewebe dünn ist, und sich dementsprechend das Epithel auszudehnen vermochte, unter Erweiterung des centralen Hohlraumes, ohne dass es zur Bildung von Knospen kam. Nur an den beiden Seiten ist etwas mehr Bindegewebe vorhanden (bei \times) und dorten auch das Epithel, infolge des Widerstandes, höher.
- Fig. 35. 30 mm Längsschnitt durch den proximalen Teil.
- Fig. 36. 30 mm Längsschnitt durch das distale Ende, wo eine Faltenbildung mit Erhöhung des Epithels sichtbar ist, wie am proximalen Teil und aus dem gleichen Grund.

Gemeinsame Bezeichnungen.

- B. G.* = Blutgefäße.
C. E. = Kubisches Epithel.
Cy. E. = Zylinder-Epithel.
Ch. = Chorda.
D. = Darm.
D. P. = Ductus pancreaticus.
Dt. = Dotter.
G. = Geschlechtsorgane.
L. = Leber.
L. H. = Leibeshöhle.
S. = Schwimmblase.
S. G. = Schwimmblasengang.
V. G. = Vornieren-Glomerulus.
V. N. = Vornieren und Gang.
V. P. = Ventraler Pankreas.

Die Umriss der Zeichnungen sind mit dem Zeis'schen Zeichenspiegel gezeichnet, und ein Teil derselben um die Hälfte, ein Teil um ein Drittel verkleinert worden, worauf die Details mit freier Hand eingetragen wurden. Die Zahlen neben den Zeichnungen geben die Stärke der Vergrößerung an.