

(Aus dem physiol. Institut der kgl. Universität Rom. Direktor: Prof. L. Luciani.)

Über den Ursprung der Atmungsbewegungen der Fische.

Die Bedeutung des physikalischen Mediums.

Von

Ugo Lombroso.

(Mit 5 Textfiguren.)

Im Jahre 1873 machten Gréhant und Picard¹⁾ unter Claude Bernard's Leitung die interessante Beobachtung, dass ein Fisch, der durch den Aufenthalt bis zur Asphyxie im sauerstofflosen Wasser, zu atmen aufgehört hat, durch Einbringen in lufthaltiges Wasser wieder zu atmen anfangen kann, jedoch unter der Bedingung, dass die Schnauze mit der Flüssigkeit in Berührung komme. Wenn auch der ganze Leib, aber nicht die Schnauze unter Wasser ist, beginnt die Atmung nicht wieder. Gréhant und Picard zogen aus dieser Beobachtung den theoretisch richtigen Schluss, dass die Atmungsbewegungen des Fisches durch peripherische Reize bedingt werden. Diese Beobachtungen wurden weder von ihnen noch von anderen weiter verfolgt, und es blieb die Erforschung der Fischatmung fast vollständig bis auf die letzten Jahre verlassen; da wurde sie besonders durch das Verdienst Bethe's²⁾ und Van Rynberk's wieder aufgenommen.

1) N. Gréhant et Picard, De l'asphyxie et de la cause des mouvements respiratoires chez les poissons. Compt. rend. de l'Académie des sciences t. 76 1. sem. no. 10 p. 646. Paris 1873.

2) A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

3) Van Rynberk, Ricerche sulla respirazione dei pesci. Rend. Acc. dei Lincei vol. 19, serie 5^a, sem. 7^o, fasc. 9, 10, 12, seduta 5, 19 Novembre e 17 Dicembre 1905, p. 443, 530, 708. Roma. — Van Rynberk, Recherches sur la respiration des poissons. Arch. ital. de Biol. t. 14 fasc. 2 p. 183. Turin 1906.

Bethe war es, der dadurch, dass er 1903 die Theorie von Gréhant und Picard wieder aussprach, eine rege Debatte hinsichtlich der Frage nach dem Ursprung der Atmungsbewegungen der Fische verursachte und zu einer grossen Anzahl von Kontrollversuchen Anlass gab. Van Rynberk gebührt das Verdienst, ein einfaches und genaues Verfahren der graphischen Registrierung der Atmungsbewegungen als ein zur genauen Untersuchung der mechanischen Vorgänge bei der Fischatmung notwendiges Hilfsmittel angegeben zu haben.

Nach Bethe sind die Atmungsbewegungen der Fische rein reflexer Natur; der Gasgehalt ihres Blutes soll für den Ursprung der Atmungsbewegungen gar keine Bedeutung haben. Dagegen soll der fortwährend vom Wasser auf die Mundkiemenschleimhaut ausgeübte Reiz vom grössten Belang sein.

Ich will hier nicht auf die Besprechung der Versuche Bethe's und anderer Forscher über die Wirkung der Blutgase auf das Atemzentrum eingehen, sondern werde nur diejenigen herausgreifen, welche die Annahme des reflexen Ursprunges der Atembewegungen der Fische direkt zu bestätigen scheinen. Vor allem bestätigt Bethe die schon 1895 von Schönlein und Willem¹⁾ gemachte Beobachtung, dass die Atmungsfrequenz bei den Haien (*Scyllium*) nach Belieben dadurch verändert werden kann, dass die Menge des bei künstlicher Atmung durch eines der Orobranchialhöhle (Spitzlöcher) eingeführten Wassers, vermehrt oder vermindert wird. Er bestätigt auch die Beobachtung derselben Forscher, dass bei plötzlicher Unterbrechung des Atmungswasserkreislaufs auch die Atmungsbewegungen plötzlich stillstehen. Ebenso sah er die Atmungsbewegungen vollständig aussetzen, wenn er die Mundkiemenschleimhaut durch Betupfen mit einer Cocainlösung empfindungslos machte.

Aus diesen Beobachtungen zieht Bethe den Schluss, dass die Atmungsbewegungen bei den Fischen reflexer Ursprung und durch den vom Wasser fortwährend auf die Mund-Kiemenschleimhaut ausgeübten Reiz bedingt sind.

Dieser Theorie trat zuerst van Rynberk²⁾ mit einigen Erwägungen und Versuchen entgegen.

1) K. Schönlein und W. Willem, Beobachtungen über den Kreislauf und Respiration bei einigen Fischen. Zeitschr. f. Biol. Bd. 32 S. 511. Leipzig 1895.

2) Van Rynberk, l. c.

Vor allem hob er hervor, dass es ihm nie gelungen war, durch Cocainisierung der Mund-Kiemenschleimhaut von Haien oder von Knochenfischen einen Stillstand der Atembewegungen ohne gleichzeitigen, vollständigen Verlust der Hautreflexe zu erzielen. Er schliesst daraus, dass der Verdacht besteht, dass das Aufhören der Atmung in jenen Fällen eine Teilerscheinung einer wirklichen Narkose gewesen sei.

Zu demselben Schlusse gelangten auf Grund ähnlicher Versuche auch Ishihara¹⁾ und Westerlund²⁾. Ja es konnte Ishihara mitunter bei vollständiger Unempfindlichkeit der Mund-Kiemenschleimhaut ein Fortbestehen der Atmungsbewegungen beobachten. Bei allen anderen Versuchen fand er, dass die Atmung nur dann stillstand, wenn sämtliche Reflexe aufgehoben waren, woraus er den Schluss zieht, dass in jenen Fällen auch die Zentren vom Narkotikum mit ergriffen sein mussten.

Der endgültige Beweis dieser Annahme wurde von Westerlund geliefert. Dieser Forscher wiederholte den Cocainversuch an Fischen, denen er das Herz ausgeschnitten hatte, damit durch Aufhebung des Kreislaufes die Möglichkeit benommen wäre, dass das auf die Mund-Kiemenschleimhaut gebrachte Gift zu den Nervenzentren gelangen könnte. Während nun bei unversehrten Tieren bei Cocainisierung die Atmung nach 10 Minuten stillstand, dauerten bei kreislauflosen Fischen die Atmungsbewegungen nach 80 Minuten noch fort.

Der zweite von van Rynberk gegen die Bethe'sche Theorie gebrachte Einwand ist der, dass das Wasser nicht den spezifischen Berührungsreiz für die reflexe Auslösung der Atmungsbewegungen der Fische abgehen kann, da, wie allgemein bekannt, die Fische auch in der Luft lange Zeit hindurch wohl koordinierte Atmungsbewegungen auszuführen fortfahren. Flourens³⁾ hat diese Beobachtung schon 1870 veröffentlicht und Noë⁴⁾ 1893 hinzugefügt, dass der Atmungsrythmus durch einige Stunden ziemlich regelmässig

1) Ishihara, Bemerkungen über die Atmung der Fische. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 20 Nr. 5. Wien 1906.

2) Westerlund, Studien über die Atembewegungen der Karausche mit besonderer Rücksicht auf den verschiedenen Gasgehalt des Atemwassers. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 18 S. 263. Leipzig 1906.

3) Flourens, Expériences sur le mécanisme de la respiration des poissons. Ann. des Scienc. nat. t. 20. 1870.

4) J. Noë, Variations avec l'habitat de la résistance des poissons à l'asphyxie dans l'air. Compt. rend. de la Soc. de Biol. 1893 p. 1049. Paris.

bleibt, und nur nach langer Zeit tief verändert wird. Zu diesen Beobachtungen kamen in der Folge andere verschiedener Forscher hinzu, welche zahlreiche Kurven der Atmungsbewegungen der Fische in der Luft veröffentlichten. Ich erinnere hier an die Arbeiten von Ishihara¹⁾ (1906), Westerlund²⁾ (1906), Kuiper³⁾ (1906), Lombroso⁴⁾ (1907), Kolff⁵⁾ (1907), Baglioni⁶⁾ (1907).

Aus allen diesen Versuchen scheint hervorzugehen, dass die von der Mundkiemenschleimhaut ausgehenden Reize zur Erhaltung des Atmungsrythmus nicht ungedingt notwendig sind, und dass auf jeden Fall die physikalische Beschaffenheit des die Atemschleimhaut berührenden Mediums, ob nämlich Wasser oder Luft, gleichgültig ist.

Allein diese Versuche brachten kein Licht über die von Gréhant und Picard beschriebene Erscheinung.

Die neueren Versuche zweier Forscher scheinen dieselben gewissermaassen zu bestärken. Deganello⁷⁾ fand 1907, dass einige sensible Nerven der Mundschleimhaut auf dem Atemzentrum einen wirklichen Tonus auszuüben scheinen, weil nach ihrer Durchschneidung die Frequenz der Atembewegungen erheblich abnimmt. Er hebt am Schlusse seines Aufsatzes, ohne sie jedoch zu überschätzen, die Bedeutung hervor, welche den peripherischen Reizen (die besonders das

1) Ishihara, l. c.

2) Westerlund, l. c.

3) Taco Kuiper, Untersuchungen über die Atmung der Teleostier. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 117 S. 6. Bonn 1907.

4) Ugo Lombroso, Über einige besondere Regulationsvorgänge der Atmungsbewegungen bei Knochenfischen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 119 S. 1. Bonn 1907.

5) W. M. Kolff, Sulla fisiologia del cura dei pesci teleostei. Rend. della R. Acc. dei Lincei, Cl. di sc. fis., mat. e nat. vol. 16, serie 5^a, sem. 2^o, fasc. 7^o, p. 479. Roma 1907. — W. M. Kolff, Sur la physiologie du cœur des poissons téléostiens. Arch. ital. de biol. t. 48 fasc. 3. Turin 1908. — W. M. Kolff, Untersuchungen über die Herztätigkeit bei Teleostiern. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 120 H. 1/2 S. 37. Bonn 1908.

6) S. Baglioni, Der Atmungsmechanismus der Fische. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 7 H. 2 S. 177. Jena 1908.

7) U. Deganello, Gliordegni nervosi periferici del ritmo respiratorio nei pesci teleostei. Rend. R. Acc. dei Lincei, Cl. di sc. fis., mat. e nat. vol. 16, serie 5^a, sem. 2^o, fasc. 4^o, p. 279. Roma 1907. — U. Deganello, Die peripherischen, nervösen Apparate des Atmungsrythmus bei Knochenfischen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 123 H. 1 S. 40. Bonn 1908. — U. Deganello, Les appareils nerveux périphériques du rythme respiratoire chez les poissons téléostiens. Archives Italiennes de Biologie t. 49 fasc. 1. Turin 1908.

Gebiet der Mundschleimhaut, der Oberlippe und der Kiemenbogen treffen), bei der Auslösung der Atmungsbewegungen der Knochenfische beizumessen ist.

Baglioni¹⁾ schreibt ferner 1907 beobachtet zu haben, dass der kurzdauernde Atmungsstillstand der nach seiner Erfahrung normalerweise bei in die Luft gebrachten Fischen wahrzunehmen ist, bei Eintauchen der Tiere mit dem Kopfe ins Wasser oder in eine wässrige Lösung (Milch, defibriniertes Blut) sofort aufhört, dagegen bei Eintauchen in Öl unwiederruflich immer fortbesteht. Baglioni schliesst daher, dass das Wasser und die wässrigen Lösungen den adäquaten, spezifischen, peripherischen Reiz darstellen, damit die durch Herausbringen aus dem Wasser zum Stillstand gebrachten Atmungsbewegungen wieder einsetzen; andere Flüssigkeiten, wie etwa Olivenöl, können das Wasser zu diesem Zwecke nicht ersetzen.

Im Laufe einiger Versuche, welche zur Untersuchung des Atmungs-gaswechsels der Fische unter besonderen Umgebungsverhältnissen angestellt waren, hatte ich Gelegenheit einige Experimente auszuführen, welche direkt die Frage nach der Bedeutung des mit der Mundkiemenschleimhaut in Berührung kommenden Mediums angehen.

Ich wollte nämlich Fische in einer Flüssigkeit verweilen lassen, die keinen Sauerstoff enthält und Kohlensäure nicht löst. Eine Flüssigkeit, die, ohne gleichzeitig giftig zu sein, diesen Forderungen entspricht, findet man in den gewöhnlichen Ölarten: Vaselineöl, Süßmandel-, Olivenöl. Diese Flüssigkeiten bieten weiterhin den Vorteil, dass sie sich mit dem Wasser nicht mischen, wodurch durch sie jeder Einfluss des Wassers auf die Atmung ausgeschlossen wird.

Behufs Übertragung in das neue Medium wurde das Tier bald von der Wanne in dasselbe gebracht, bald, um den Kontakt mit der Luft zu vermeiden, in einem Fesslungsapparat fixiert, der in einer unten bis zur Hälfte mit Wasser, oben mit Öl gefüllten Wanne eingetaucht war; wenn dann das Wasser durch einen Hebel angezogen wurde, stieg das Öl an seine Stelle hinab.

Bei diesen Versuchen nun, die an zwei Teleostiern: *Barbus plebejus* und *Telestes muticellus* ausgeführt wurden, beobachtete ich, was die spezielle, hier erörterte Frage angeht, folgendes:

Im allgemeinen ertragen alle Fische, welche in eines der oben-

1) S. Baglioni, l. c.

genannten Öle eingebracht werden, die Änderung der Umgebung mit grosser Gleichgültigkeit. Die Atmungsbewegungen bestehen ununterbrochen, wohl koordiniert und regelmässig fort und erscheinen nur von Zeit zu Zeit von den bekannten, sogenannten Expulsions- oder Hustenbewegungen gestört. Bloss die Frequenz war besonders in der ersten Zeit etwas herabgesetzt, während die Exkursionsweite vermehrt erschien.

Die nicht gefesselten Tiere zeigten nach einem mehr oder weniger langen Verweilen in Öl, von Zeit zu Zeit eine gewisse Unruhe, vielleicht im Zusammenhang mit der beginnenden Asphyxie. Sie trachteten nämlich die Oberfläche der Flüssigkeit zu erreichen und führten übermässige dispnoische Atmungsbewegungen aus; dann folgten Ruheperioden. Die Atmungsbewegungen nahmen nach einer gewissen Zeit fortwährend ab, und waren endlich in einem letzten Zeitraume, der ihrem vollständigen Stillstand vorausging, auf eine Bewegung der Opercula beschränkt, während der Mund halb geöffnet fast unbeweglich blieb. Die Tiere blieben unter diesen Verhältnissen 2—5½ Stunden am Leben.

Ich bringe hier einige Protokolle und Kurven aus meinen Versuchen.

Versuch 1. 7. Jan. 1908.

Telestes muticellus, 45 g schwer. Atemfrequenz 92 in der Minute (nach Eintragung in eine kleine Wasserwanne). Temp. 13° C.

- 2 h 30' nachm. Eintragung in eine Wanne mit Öl. Ohne Fesselung. Atemfrequenz 82 in der Minute. Übermässige Bewegungen.
- 2 h 40'. Atemfrequenz 88.
- 2 h 45'. Sehr unruhig; sucht an die Oberfläche zu kommen. Atemfrequenz 84.
- 2 h 55'. Atemfrequenz 62.
- 3 h 10'. Atemfrequenz 58.
- 3 h 30'. Atemfrequenz 50; das Tier liegt auf der Seite.
- 3 h 50'. Atemfrequenz 54.
- 4 h 10'. Atemfrequenz 48; Bewegungen sehr beschränkt.

Versuch 2. 10. Febr. 1908.

Telestes muticellus, 60 g schwer. Atemfrequenz im Ruhezustand im Bassin 32. Nach Eintragung in eine kleine Wanne 98. Temp. 12° C.

- 5 h 20'. nachm. 1 Minute nach Eintragung in eine Wanne mit Öl. Atemfrequenz 92.
- 5 h 30'. Atemfrequenz 72; unruhig.
- 5 h 40'. Atemfrequenz 48.
- 5 h 50'. Atemfrequenz 32; liegt auf der Seite.
- 6 h —'. Atemfrequenz 34.

Zu diesen Protokollen von Fischen ohne Fesslung füge ich einige Kurven der Atmungsbewegungen zweier in der Fassung fixierter

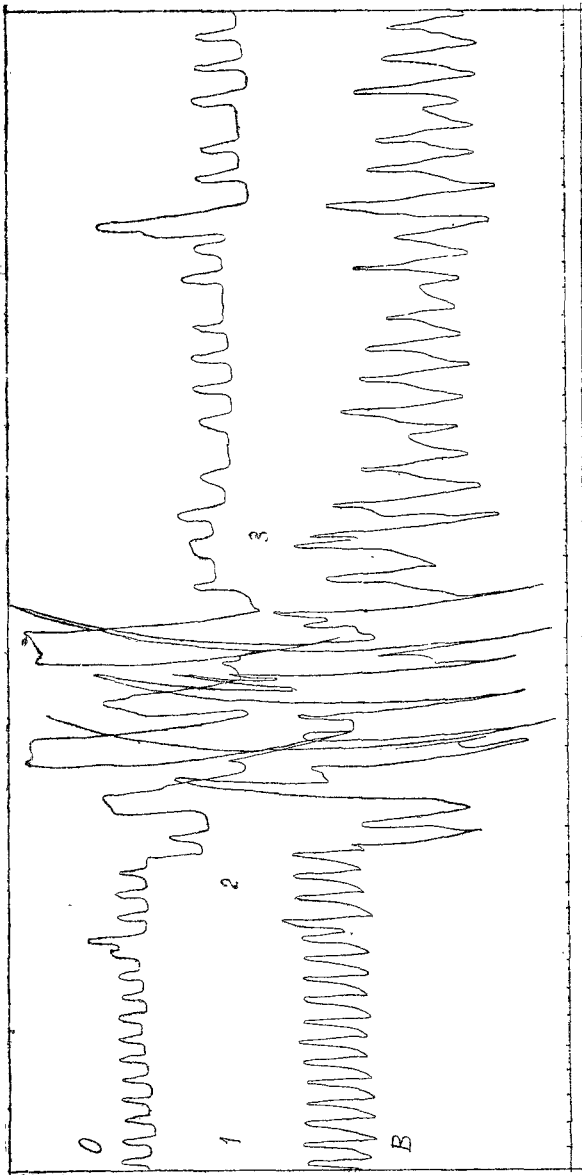


Fig. 1. Versuch 17. 11. März 1908. Obere Kurve: Bewegungen des Kieferdeckels; untere Kurve: Bewegungen des Unterkiefers. Zeitschreiber = 1 Sek. Von 1—2 im Wasser. In 2 wird das Wasser rasch durch Vaselineöl ersetzt. Von 2—3 kurzer Zeitraum lebhafter Reaktion. Von 3 an werden die Atmungsbewegungen wieder regelmässiger.

Fische. Die Kurven sind nach der von van Rynberk angegebenen und von Kuiper genau beschriebenen Registriermethode erhalten. Fig. 1—3 stellen die Atemkurven eines *Telestes* dar, der von der

Wasseratmung direkt zur Ölatmung übergang, Fig. 4 und 5 dagegen die eines Barbus, der von der Wasser- zur Luft- und von dieser zur Ölatmung kam. Wie aus diesen Kurven hervorgeht, dauern die Atmungsbewegungen sowohl in der Luft als im Öl ununterbrochen fort. Nur beim Übergang aus einem Medium ins andere beobachtet man einige lebhaftere Reaktionsbewegungen. Nachdem sich aber die

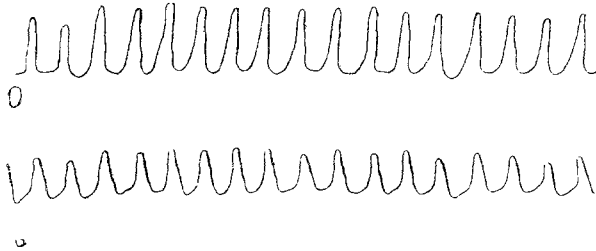


Fig. 2. Derselbe Versuch wie in Fig. 1. Die Atmungsbewegungen desselben Fisches 50 Minuten nach seinem Verweilen in Vaselineöl.

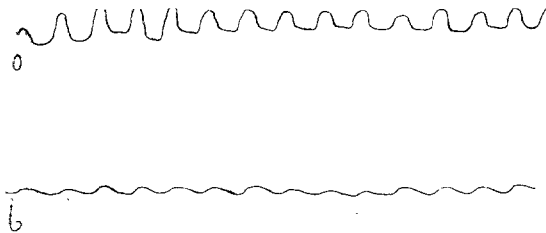


Fig. 3. Derselbe Versuch wie in Fig. 1 und 2. Die Atmungsbewegungen desselben Fisches 1 Stunde 15 Minuten nach seinem Verweilen in Vaselineöl.

Tiere beruhigt haben, werden die Bewegungen anscheinend wieder gut koordiniert und bestehen sowohl in der Luft als im Öl sehr lange Zeit hindurch fort.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass es durchaus nicht wahr ist, dass das Wasser den einzigen, peripherischen, spezifischen, notwendigen Reiz für das Eintreten von wohl koordinierten Atmungsbewegungen darstelle.

Es ist allerdings wahr, dass bei Ersetzung des normalen physikalischen Mediums, in dem das Tier lebt, mit Öl seine Atmungs-

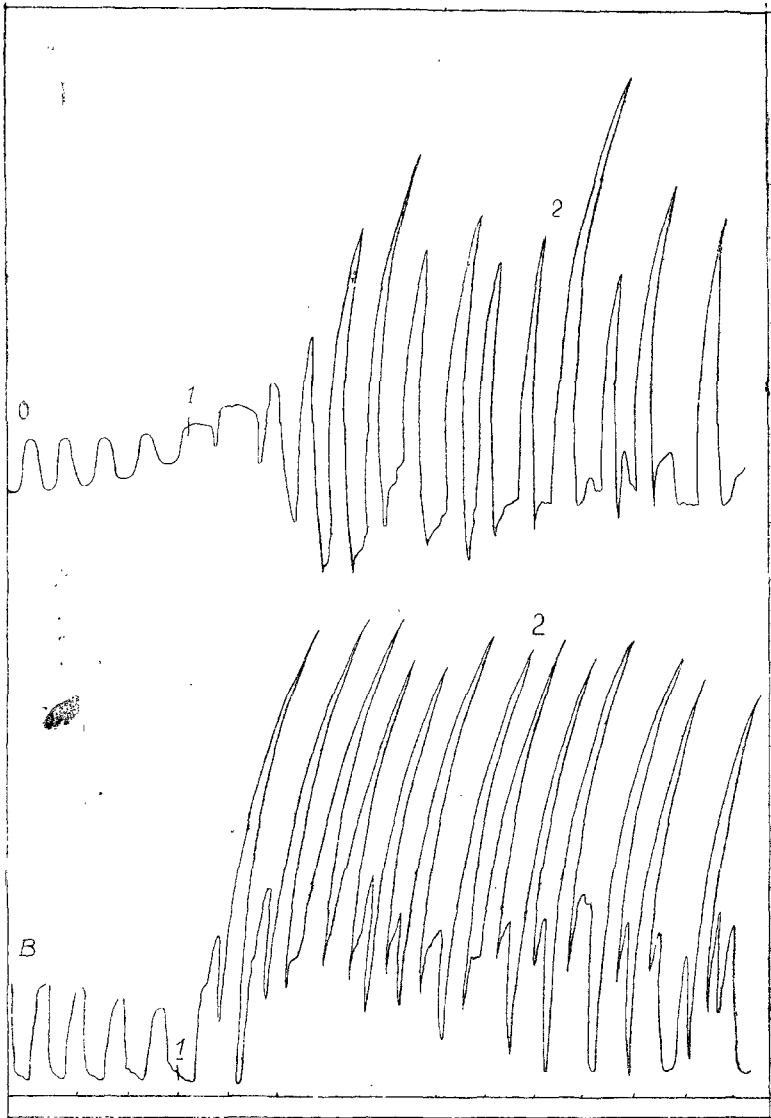


Fig. 4. Versuch 14. 8. März 1908. *Barbus plebejus*. Obere Kurve: Bewegungen des Operculums; untere Kurve: Bewegungen des Unterkiefers. Zeitschreiber = 1 Sek. Die Atmungsbewegungen sind bis 1 im Wasser ausgeführt. Da wird dieses durch einen weiten Heber plötzlich ausgesaugt. In 2 atmet der Fisch in der Luft gleich nach Entziehung des Wassers.

bewegungen einige Unterschiede gegenüber den normalen aufweisen; allein der einfach mechanische Faktor, der bei diesen Versuchen notwendigerweise mitspielt, nämlich der verschiedene, vom Öl und vom Wasser den Atmungsbewegungen entgegengesetzte Widerstand,

scheint zur Erklärung dieser Unterschiede hinzureichen; damit soll ein Einfluss von eventuellen, von diesen Stoffen auf die Körperoberfläche ausgeübten Reizen nicht von vornherein ausgeschlossen werden¹⁾.

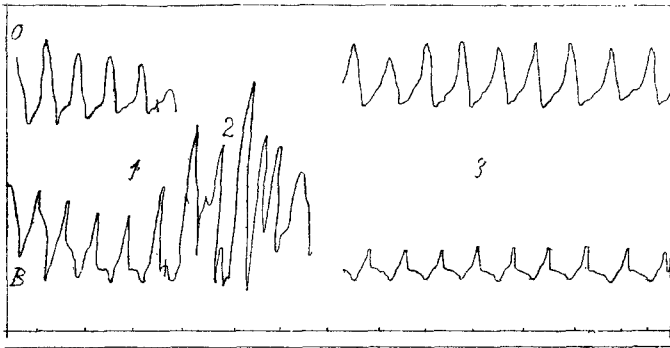


Fig. 5. Derselbe Versuch und derselbe Fisch wie in Fig. 4. Bis 1 die Atembewegungen in der Luft, 4 Min. nach seinem Verweilen in diesem Medium. Von 1—2 die Atembewegungen während des Eingiessens von Vaselineöl in die Wanne. (Die Opercularbewegungen konnten nicht aufgezeichnet werden, weil die betreffende Feder von den grossen Ausschlägen der darunter befindlichen des Unterkiefers behindert wurde.) In 3 die Atmungsbewegungen nach 5 Min. Öl-atmung.

Ich gehe vorläufig auf die allgemeinere Frage nicht ein, ob die Atmungsbewegungen von peripherischen Reizen ausgelöst werden oder nicht. Es mag nur darauf hingewiesen sein, dass keiner der zur Stütze dieser Annahme gebrachten Gründe, nämlich: Spezifität der Mund-Kiemenschleimhaut als Organ für den Reizempfang, und Spezifität des Wassers als des reizenden Mediums, gegenüber der experimentellen Kontrolle standgehalten haben.

1) Ich habe auch vergleichende Versuche zwischen den Atmungsbewegungen eines in gaslosem Wasser und in Öl verweilenden Fisches angestellt. Diese haben ähnliche Resultate geliefert wie die soeben angegebenen.