

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

**EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN  
GLEICHGEWICHTSSINN DER ELRITZE (PHOXINUS LAEVIS L.).**

Von

**OTTO LÖWENSTEIN.**

Mit 25 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. Juni 1932.)

**Inhaltsangabe.**

	Seite
Literatur und Problemstellung . . . . .	806
I. Beobachtungen an normalen Tieren . . . . .	811
A. Hilfsmittel und Methodik . . . . .	812
Der Fischhalter . . . . .	813
Drehapparate . . . . .	814
B. Beobachtungen . . . . .	816
1. Reflexe auf Drehung um die Längsachse . . . . .	819
Flossenreflexe . . . . .	819
Augenreflexe . . . . .	824
2. Reflexe auf Drehung um die Querachse . . . . .	826
Flossenreflexe . . . . .	826
Augenreflexe . . . . .	827
3. Reflexe auf Drehung um die Vertikalachse . . . . .	829
Flossenreflexe und Kompensationsbewegungen . . . . .	829
Augenreflexe . . . . .	830
4. Reflexe auf geradlinige Bewegungen . . . . .	831
II. Die Folgen partieller Labyrinthexstirpation . . . . .	832
Methodik . . . . .	832
1. Das Verhalten sehender Elritzen nach einseitiger Entfernung der Pars superior . . . . .	833
2. Das Verhalten geblendeter Elritzen nach einseitiger Entfernung der Pars superior . . . . .	838
3. Das Verhalten sehender und geblendeter Elritzen nach doppel- seitiger Entfernung der Pars superior . . . . .	844
4. Die Folgen ein- und beiderseitiger Entfernung der Pars inferior	849
Diskussion der Ergebnisse der einseitigen Ausschaltung der Pars superior	850
Zusammenfassung . . . . .	851
Literaturverzeichnis . . . . .	852

**Literatur und Problemstellung.**

In der voranstehenden Arbeit von v. FRISCH u. STETTER (29) wird über Untersuchungen berichtet, die sich mit der Frage nach der Lokali-

sation des bei der Elritze nachgewiesenen äußerst feinen Hörvermögens (STETTER 79) befassen.

Es gelang v. FRISCH bei der Elritze den Labyrinthkomplex Sacculus und Lagena und den Komplex Utriculus mit Bogengängen gesondert ohne Schädigung des jeweils verbleibenden Teiles zu entfernen. Die auf diese Weise operierten Fische wurden Tondressuren unterzogen, die folgendes Ergebnis hatten: Während die Fortnahme des Utriculus mit den Bogengängen ohne Einfluß auf das Hörvermögen bleibt, wird durch die Exstirpation von Sacculus und Lagena die Fähigkeit der Schallwahrnehmung größtenteils vernichtet. Bei der Beobachtung der Versuchstiere stellte sich außerdem heraus, daß die beiderseitige Fortnahme des Utriculus und der Bogengänge schwere Gleichgewichtsstörungen zur Folge hat, während Fische, denen beiderseits Sacculus und Lagena fehlen, trotz Blendung (Exstirpation beider Augen) normal schwimmen und von gesunden Fischen nicht zu unterscheiden sind.

Über ähnliche Beobachtungen bei partieller Labyrinthexstirpation wird besonders in neuerer Zeit in mehreren Arbeiten berichtet, deren wesentliche Ergebnisse hier kurz zusammengefaßt werden sollen.

Schon BREUER (12) berichtet in seiner grundlegenden Arbeit „Über die Funktion der Otolithenapparate“ über eigene Versuche an Tauben, bei denen er die Schnecke samt Lagena gesondert exstirpierte. Er fand dabei, daß „so operierte Tauben geheilt keinerlei auffallende Störungen zeigten, zwar ungerne und schlecht flogen, aber ohne daß eine wesentliche Anomalie zu bemerken gewesen wäre“.

LAUDENBACH (43) findet 1899 bei seinen Untersuchungen am Axolotl (*Siredon pisciformis*) und am Frosch, daß im Gegensatz zu totaler Labyrinthexstirpation gesonderte Öffnung des Sacculus und Ausspülung der Otokonien keinerlei Bewegungs- und Gleichgewichtsstörungen zur Folge hat. In der Arbeit findet sich jedoch keine Andeutung darüber, ob bei dem Eingriff außer den Bogengängen auch der Utriculus geschont blieb. Die Richtigkeit dieser Resultate wird von ACH (1) im Jahre 1901 bestritten, der am Frosch bei vollständiger Entfernung der Otolithen beobachtete, daß Reflexe, die bei normalen Tieren auf Progressivbewegungen und Rotationen erfolgen, ausfallen (Lidreflex) oder leichter hervorgerufen werden können (Stirn- und Schreireflex). Es ist nun leider nicht zu entscheiden, wie weit die Verschonung bzw. Schädigung des Utriculus an der Verschiedenheit dieser beiden Resultate beteiligt ist.

LYON (51) entfernte an der Flunder den großen Sacculusotolithen und beobachtete keine Ausfallserscheinungen.

Bemerkenswert ist das Resultat, das PARKER (68) im Jahre 1908 bei seinen Untersuchungen über den Bau und die Funktion des inneren Ohres bei dem Acanthopterygier *Cynoscion regalis* erzielte. Bei diesem Fisch ist der Komplex Utriculus und Bogengänge völlig getrennt vom Sacculus und der Lagena. Operative Entfernung des ersteren hatte bei gleichzeitiger Ausschaltung des Gesichtsinnes völligen Verlust des Gleichgewichts und Abnahme des Muskeltonus zur Folge, während die Loslösung des Sacculusotolithen von seinem Sinnesepithel keine Störungen im Gleichgewicht und keinen Tonusverlust hervorrief. Experimente an *Mustelus canis* (69) führten zu ähnlichen Resultaten.

MAXWELL (59/60) entfernte wiederholt bei Selachiern den Sacculusotolithen und stellte fest, daß „... sein Verlust keine der kompensatorischen Bewegungen

ändert oder schwächt und von keiner nennenswerten Tonusveränderung gefolgt ist, während die beiderseitige Entfernung des Utriculus mit den Ampullen den vollständigen Verlust der geotropischen Reaktionen nach sich zieht“.

Die Versuche MANNINGS (58) 1924 am Goldfisch (*Carassius auratus*) sind für uns von besonderer Bedeutung, weil es sich hier um einen Fisch handelt, dessen Labyrinth anatomisch dem der Elritze sehr ähnlich ist, besonders was die deutliche Trennung der Pars superior (Utriculus mit Bogengängen) und der Pars inferior (Sacculus und Lagena) durch den relativ engen Canalis utriculo-sacculus betrifft, und weil auch hier auf Grund dieser anatomischen Verhältnisse die Möglichkeit einer getrennten Exstirpation der beiden Labyrinthkomplexe ohne Schädigung des verbleibenden Teiles gegeben ist.

MANNING versuchte nun diese beiden Komplexe gesondert auszuschalten und stellte bei beiden Eingriffen dieselben Folgen für die Gleichgewichtserhaltung fest, wie v. FRISCH u. STETTER sie an der Elritze beobachteten; bei Tieren, bei denen die Pars superior beiderseits entfernt war, beobachtete MANNING völlige Desorientierung, die sich aber mit der Zeit verlor und nur wieder in Erscheinung trat, wenn man die Tiere in Erregung versetzte. Über die Folgen der Ausschaltung der beiden Otolithen Sagitta und Asteriscus, die MANNING allerdings nur durch den Druck einer Nadel in situ zerstörte ohne die Trümmer zu extrahieren, heißt es dort wörtlich: „The fish when returned to the aquarium resumed their normal actions. There was no „nervousness“ no trop in tonus no loss in equilibrium. Their was quick recovery from ether and immediate shock, when they swam slowly about snapping air precisely as they had before the operation.“

Die Fische, bei denen die Pars inferior außer Funktion war, schwammen also normal und waren von normalen Fischen nicht zu unterscheiden. Allerdings findet sich in der Arbeit leider keine Angabe, ob der Autor Kontrollversuche mit geblendeten Tieren angestellt hat.

Im Jahre 1926 machten McNALLY u. J. TAIT (52) Ausschaltungsversuche am Froschlabyrinth, die sich zum Teil mit der Funktion der einzelnen Bogengänge befaßten. Außerdem stellten die Verfasser fest, daß die Utriculi der Hauptlabyrinthapparat für das statische Gleichgewicht seien. Sie beobachteten an Fröschen bei einseitiger Utriculusverletzung dauernde Zwangshaltung und Zwangsbewegungen (Spiral- und Schraubenbewegungen beim Springen). Frösche mit beiderseitiger Utriculusverletzung antworteten auf Schwerkraftreize überhaupt nicht mehr. Die Zwangsbewegungen wurden genauer analysiert.

Bei Durchschneidung der zu den Sacculusmaculae führenden Nerven, und das ist hier von Wichtigkeit, zeigte sich keine Störung der Haltung oder Beziehung zu den Reaktionen auf Beschleunigung. Die Verfasser zogen daraus den Schluß, daß die Funktion der Macula sacculi beim Frosch nicht mit dem Gleichgewicht in Beziehung steht.

Auch am Kaninchen konnten ähnliche Beobachtungen gemacht werden. VERSTEEGH (84) gelang 1927 die isolierte ein- und doppelseitige Entfernung der Sacculusmacula und es stellte sich nach genauer Prüfung auf die labyrinthären Reflexe heraus, daß „... nach ein- und doppelseitiger Entfernung der Sacculusmaculae beim Kaninchen die verschiedenen, bis jetzt bekannten Labyrinthreflexe noch normal auslösbar sind, woraus geschlossen werden kann, daß zum Zustandekommen dieser Reflexe die Sacculusmaculae nicht notwendig sind“. Eine beobachtete geringe Abnahme der Raddrehungen der Augen schiebt der Verfasser auf eine geringe Nebenverletzung der verbleibenden Labyrinthteile. VERSTEEGH spricht anschließend die Vermutung aus, daß die von anatomischer Seite betonte Trennung des Labyrinthes in eine Pars inferior und superior (DE BURLET, ALEXANDER) auch eine physiologische Bedeutung habe.

Auch BENJAMINS (5) benützt die anatomische Trennung des Labyrinthes in eine Pars superior und inferior bei seinen im Jahre 1928 und früher an Tauben ausgeführten Exstirpationsversuchen, die sich teils mit der sogenannten tonisierenden Wirkung des Labyrinthes, teils mit den übrigen Vestibularreaktionen befaßten. Die Untersuchungen hatten folgende Resultate:

Bei Exstirpation der Pars superior sind allein die Raddrehungen der Augen erhalten, sonst aber die gleichen Ausfallserscheinungen zu beobachten, wie sie nach totaler Labyrinthexstirpation auftreten.

Die Exstirpation der Pars inferior ergibt gar keine Veränderungen in den Tonusverhältnissen der Extremitäten und Halsmuskeln, hat jedoch den Verlust der Raddrehungen zur Folge.

BENJAMINS schließt aus diesen Ergebnissen auf eine nur geringe Funktion der Pars inferior.

Außer ähnlichen Resultaten, die HUDDLESTON 1928 an Fröschen erzielte, sind schließlich noch Beobachtungen von großer Wichtigkeit, die CL. FR. WERNER (87) 1929 an der Meergrundel (*Gobius jazo*) machte.

Anatomische Eigentümlichkeiten (Verlagerung des riesigen Sacculus bis an das Schädeldach, sowie seine durch das Fehlen eines Canalis utriculo-saccularis herbeigeführte völlige Trennung von der Pars superior) machten das Objekt zur isolierten Ausschaltung der Pars inferior äußerst geeignet. Die Fische, bei denen der Sacculusolith vom Schädeldach aus ein- und doppelseitig entfernt wurde, was zugleich die Lagena funktionsunfähig machte, wurden in ihrem Verhalten im Aquarium beobachtet und dabei festgestellt, daß nach ein- oder beiderseitiger Exstirpation des Sacculusolithen Lage und Bewegungen meist schon nach 20 Min. wieder normal sind. Eine Prüfung auf Augenreaktionen ergab, daß die kompensatorische Vertikaldeviation der Augen vom Sacculus unabhängig ist. Die Schädigung des Utriculusolithen zog schwere Gleichgewichtsstörungen nach sich. Leider sind an diesem dankbaren Objekt weder Kontrollversuche mit geblendeten Tieren noch Beobachtungen über Reflexe auf passive Bewegungen gemacht worden, was für eine beweiskräftige Beurteilung des Vorhandenseins oder Fehlens von Ausfallserscheinungen unbedingt nötig ist.

Schließlich sei noch kurz erwähnt, daß MYGIND (63), der in den letzten Jahren eine umfangreiche Theorie über die Wirkungsweise der einzelnen Labyrinthteile, somit auch der Sacculusmacula entwickelt hat, in seiner Arbeit aus dem Jahre 1930 auf die eben geschilderten Ergebnisse von MAXWELL, VERSTEEGH u. WERNER eingeht und sie mit seiner Theorie in Einklang zu bringen sucht.

Nun sind auch Arbeiten vorhanden, die im Gegensatz zu den eben zitierten dem Sacculus und der Lagena eine bestimmt umrissene Funktion zuschreiben. Sie sind jedoch mangels exakter partieller Ausschaltung der betreffenden Labyrinthkomplexe meist nur theoretisch begründet, abgesehen von solchen, die sich auf Ergebnisse einer gesonderten mechanischen Reizung von Nervenendstellen berufen, deren Wert und Exaktheit jedoch sehr umstritten ist.

BREUER (12) stellt bei der Entwicklung seiner Gleitrichtungstheorie die für die Otolithen möglichen Gleitrichtungen fest und zieht dabei Schlüsse auf die Funktion der einzelnen Maculae. Er findet eine gewisse Übereinstimmung ihrer räumlichen Anordnung mit den Bogengängen und kommt dabei zu folgender Annahme: „Es gibt für jede Lage des Kopfes nur eine bestimmte Kombination von Gravitationsgrößen der Otolithen in den Maculis. Wenn, wie wir annehmen, die Gravitation der Otolithen empfunden wird, so ist jede Lage des Kopfes durch eine bestimmte Kombination dieser Empfindungen charakterisiert.“ Dabei soll die Macula sacculi hauptsächlich die Empfindung über Vor- und Rückneigung des Kopfes vermitteln, während der Utriculus der Empfindung seitlicher Nei-

gungen diene. Außerdem dienen die Otolithen der Perzeption von Linearbewegungen. Dabei werden die geradlinigen Bewegungen dann als solche empfunden, wenn mit der den Otolithen erteilten Beschleunigung keine gleichzeitig durch den Bogengangsapparat übermittelte Drehempfindung verbunden ist. BREUER nimmt an, daß der *Sacculus* zugleich mit dem *Utriculus* die Perzeption von Bewegungen nach vorwärts und rückwärts übermittelt, während die *Lagena*, wo vorhanden, auf lineare Vertikalbewegungen abgestimmt ist.

MAGNUS u. DE KLEIJN (54 u. a.) stellten auf Grund ihrer langjährigen Untersuchungen am Säugetier und mit Hilfe von Modellen, die nach Messungen von DE BURLET u. KOSTER hergestellt wurden, diejenigen Lagen des Kopfes im Raum fest, bei denen die einzelnen tonischen Labyrinthreflexe ihr Maximum und Minimum haben. Sie zeigten dabei durch Vergleich mit dem Modell, daß die maximalen und minimalen Erregungen dann ausgelöst werden, wenn bestimmte Otolithenorgane horizontal stehen.

Auf Grund der Resultate vergleichender Untersuchungen nach einseitiger Labyrinthexstirpation kommen die Verfasser zu der Annahme, daß die tonischen Labyrinthstellreflexe auf die Extremitäten- und Halsmuskeln decerebrierter Tiere sowie die symmetrischen Labyrinthstellreflexe vom *Utriculus*, die asymmetrischen Labyrinthstellreflexe und die Vertikalabweichung der Augen jedoch vom *Sacculus* hauptstück hervorerufen werden. Dabei ergäbe sich für das *Sacculus* hauptstück das Maximum der Erregung, wenn der Otolith am Sinnesepithel hängt (Zug), das Minimum, wenn er auf dem Sinnesepithel liegt (Druck).

Versuche mit in der Richtung *Sacculus-Utriculus*-Bogengänge fortschreitender Lähmung nach Cocaineinspritzung sollen Beweise für diese Annahmen geliefert haben.

Offen bleibt die Frage nach dem Auslösungsort der Raddrehungen, da ihr Maximum und Minimum mit keiner Horizontallage einer *Macula* in Einklang zu bringen ist.

Da nun aber, wie oben zitiert, VERSTEEGH (84) in neuerer Zeit feststellen konnte, daß beim Kaninchen nach der isolierten Ausschaltung der *Sacculus-maculae* alle bekannten Labyrinthreflexe erhalten bleiben, ist eine Revision der obigen Annahmen, besonders auch der Maximum- und Minimumtheorie unbedingt notwendig geworden.

Die Perzeption von Progressivbewegungen schreiben MAGNUS u. DE KLEIJN auf Grund eines Modellversuches hauptsächlich dem Bogengangsapparat zu.

QUIX (71) kommt durch rein theoretische Erwägungen zu einer entgegengesetzten Annahme. Er hält den Druck des Otolithen auf die *Macula* für den spezifischen Reiz für die Auslösung von Reflexen und schreibt dem *Sacculus*-otolithen einen weit größeren Wirkungskreis zu. Da es sich aber, wie gesagt, um rein theoretische Ableitungen handelt, möge die Angabe weiterer Einzelheiten unterbleiben. Es sei nur erwähnt, daß QUIX die Perzeption linearer Bewegungen dem *Sacculus* zuschreibt (Vertikalbewegung-*Utriculus*), während er sich scharf gegen die Annahme ihrer Lokalisation im Bogengangsapparat wendet.

Endlich noch einige Arbeiten, die sich auf experimentelle Untersuchungen stützen.

KUBO (41) veröffentlicht 1906 Versuche, bei denen er an Selachiern die BREUERSche Gleitrichtungstheorie experimentell nachprüft. Er beobachtet am lebenden Tier Gleitbewegungen des *Sacculus*-otolithen, und zwar, bei Hebung des Kopfes merklich nach rückwärts. Bei Reizung der *Macula sacculi* nehmen die Augen die Stellung ein, die für die Lage „Kopf oben“ charakteristisch ist. Bei seitlichem Druck auf den *Sacculus*-otolithen werden Vertikalabweichungen der Augen registriert. Eine isolierte einseitige Wegnahme dieses Otolithen schwächt die Augenreaktion in der Lage „Kopf oben“.

Diese Resultate würden eine Beteiligung des Sacculus an der Perzeption von Lageveränderungen in zwei Ebenen des Raumes ergeben. Es liegt jedoch, wie auch MAXWELL (60) bemerkt, der Verdacht einer Mitreizung des Bogengangsapparates nahe.

MAXWELL machte ähnliche Versuche an Selachiern nach Ausschaltung der Bogengänge und des Sacculus und fand, daß alle Reaktionen (auch die dynamischen!) vom Utriculus allein ausgelöst werden können. Über seine Experimente am Sacculusotolithen ist an anderer Stelle schon berichtet worden.

Eine vorläufige Mitteilung BENJAMINS' (4) über Versuche an Karpfen und Barschen enthält auch Angaben über Ausfallserscheinungen nach Extraktion des Sacculusotolithen. Die Arbeit, in der über die endgültigen Resultate berichtet wird, war mir nur in einem kurzen Referat in MAXWELLS „Labyrinth and Equilibrium“ (60) zugänglich. MAXWELL denkt auch hier an die Möglichkeit einer Mitverletzung der Ampullen.

Die eingangs erwähnten Beobachtungen an der Elritze (27—29), die sich, wie eben gezeigt, mit den Resultaten mehrerer an verschiedenen Wirbeltieren durchgeführter Arbeiten deckten, legten nun die Vermutung nahe, daß auch bei diesem Fisch der Labyrinthkomplex Sacculus und Lagena keine oder nur eine untergeordnete statische Funktion besitze und somit der Utriculus mit den Bogengängen allein für die Erhaltung des Gleichgewichtes verantwortlich sei. —

Im Zusammenhang mit den Ergebnissen der Untersuchungen über die Lokalisation der Schallwahrnehmung im Elritzenlabyrinth erschien somit auch eine genaue experimentelle Prüfung der Verteilung der Gleichgewichtsfunktionen auf die in Frage stehenden beiden Labyrinthabschnitte wünschenswert. Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit dieser Frage.

Die Anregung dazu verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer Prof. K. v. FRISCH und möchte ihm an dieser Stelle für sein lebhaftes Interesse am Fortgang der Arbeit, insbesondere auch für die Genehmigung aller nötigen Hilfsmittel, die durch eine Bewilligung der *Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft* ermöglicht wurde, meinen Dank aussprechen.

### I. Beobachtungen an normalen Tieren.

Es war also meine Aufgabe, aus Ausfallserscheinungen, die auf die isolierte Ausschaltung des Utriculus und der Bogengänge einerseits, des Sacculus und der Lagena andererseits erfolgen, Schlüsse auf die Gleichgewichtsfunktion dieser Labyrinthkomplexe zu ziehen.

Zur Beurteilung von Ausfallserscheinungen gehört jedoch vor allem eine genaue Kenntnis des normalen Verhaltens der Versuchstiere. Daher befaßten sich die Versuche, die ich im ersten Teile dieser Arbeit schildere, damit, an der Elritze Art und Ablauf der Reflexe zu beobachten und festzulegen, von denen man annimmt, daß sie labyrinthären Ursprungs sind. Es handelt sich dabei um Reaktionen, die erfolgen, wenn man ein Versuchstier um eine seiner Körperachsen dreht (*Drehreflexe*), seine Lage zur

Schwerkraftrichtung verändert (*Lagereflexe*) oder es geradlinig in einer der drei Hauptrichtungen des Raumes fortbewegt (*Reflexe auf Linearduktionen*).

Die an Fischen zu beobachtenden Dreh- und Lagereflexe sind schon in mehreren Arbeiten beschrieben: Die Untersuchungen wurden an Selachiern<sup>1</sup> wie auch an Knochenfischen<sup>2</sup> angestellt.

Die dabei gefundenen Reflexe sind Reaktionen der Flossen und der Augen. Sie haben den Zweck, die ursprüngliche Orientierung des Fisches im Raume zu bewahren oder wiederherzustellen bzw. eine erzwungene Veränderung des Gesichtsfeldes auszugleichen. Flossen wie Augen beantworten passive Drehungen um die drei Körperachsen mit ganz bestimmten *Kompensationsbewegungen* und andauernde von der natürlichen Körperlage abweichende Zwangslagen mit dauernden *Kompensationsstellungen*.

Der Auffindung und dem Studium dieser Reflexe an der Elritze dienen die folgenden Versuche.

#### A. Hilfsmittel und Methodik.

Bei den bisherigen Experimenten mit Fischen wurden die Versuchstiere fast stets außer Wasser, bei künstlicher Atmung den passiven Drehungen unterworfen. Man verschaffte sich dabei eine günstigere Beobachtungsmöglichkeit auf Kosten einer für den Fisch ungewöhnlichen Milieuveränderung. Das hatte seine Nachteile. Mehrere Forscher bemerken ein Nachlassen der Reflextätigkeit bei Sauerstoffmangel. KUBO (41) erwähnt z. B. in einer Arbeit über die kompensatorischen Augenbewegungen bei Fischen, daß der sogenannte Drehnystagmus an der Luft viel undeutlicher auftritt als im Wasser. Auch ist bei Drehung an der Luft die Beobachtung der Flossenbewegungen bei Fischen mit relativ weichen Flossen, die sich außerhalb des Wassers stets zusammenfallen (das trifft auch für die Elritze zu), unmöglich. Das ist wahrscheinlich auch der Grund dafür, daß exakte Beobachtungen von *Flossenbewegungen* bisher fast nur an Selachiern gemacht wurden.

Ich beabsichtigte aus diesem Grunde, alle Drehversuche mit der Elritze unter Wasser vorzunehmen. Dabei sollte der Fisch so wenig wie möglich in seinen Bewegungen gehindert werden, um eine Beeinflussung der Reflexe zu vermeiden. Außerdem mußten die Versuche unter Bedingungen vor sich gehen, die eine genaueste Beobachtung der Flossen- und Augenbewegungen gestatteten. Schließlich war wegen der hohen Empfindlichkeit der Reaktionen eine genaue Einhaltung der Drehrichtungen unerlässlich. Diese Anforderungen machten die Konstruktion einiger Apparate notwendig, deren Beschreibung hier folgen soll.

<sup>1</sup> LEE (44—46), KUBO (41), MAXWELL (59/60).

<sup>2</sup> LYON (51), STEINMANN (78), BENJAMIN'S (3), JACOB (33).

*Der Fischhalter* (Abb. 1).

Auf einem vierkantigen Messingstab sind gegeneinander verschiebbar zwei Spangen befestigt. Die vordere niedere Spange trägt an einem Ringe eine Maske aus Netzstoff, die dem Kopfe des Fisches angepaßt ist. Seitlich sind darin zwei kreisrunde Öffnungen ausgespart, die eine ungehinderte Beobachtung der Augen ermöglichen.

Der Körper des Fisches ruht in einem Gummigürtel, der an der zweiten Spange und deren horizontalen Seitenverstreben befestigt ist. Eine Stellschraube in den beiden Schenkeln der zweiten Spange ermöglicht eine Veränderung des Abstandes der Schenkel, je nach der Dicke

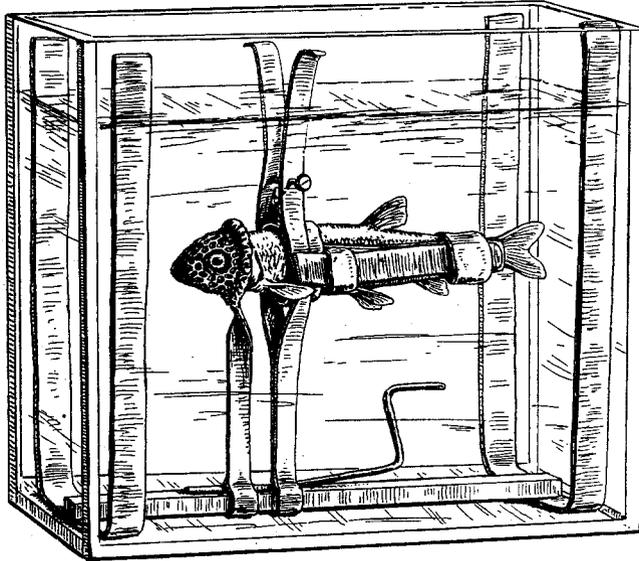


Abb. 1. Der Fischhalter.

des Fisches. Durch Verschieben der beiden Spangen kann der Apparat der Länge des Fisches angepaßt werden.

Der Fisch wird nun so in den Apparat eingesetzt, daß der Kopf in der Netzmaske steckt und die Brustflossen frei beweglich zwischen Spange 1 und 2 zu liegen kommen. Den übrigen Körper und den Schwanz halten die horizontalen Streben. Dabei ragen oben die Rückenflosse, unten die Bauchflossen und die Afterflosse frei beweglich heraus. Die Schwanzflosse liegt ebenfalls frei und ist völlig ungehindert.

Zu bemerken ist, daß der Fisch überall durch den Gummi des Gürtels vor Berührung mit dem blanken Metall und vor dem Druck harter Kanten geschützt ist. Da das Schwanzende noch durch einen Gummiring am Herausschlüpfen gehindert ist, bleibt der Fisch bei guter Sauerstoff-

versorgung völlig ruhig im Apparat liegen, ohne daß es nötig wäre, den geringsten seitlichen Druck anzuwenden. Nachdem nun der Fisch in einer flachen Schale unter Wasser in den Apparat eingesetzt ist, wird der

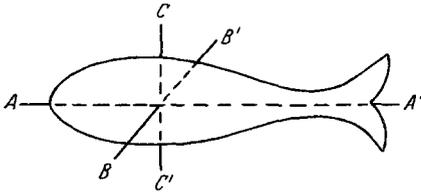


Abb. 2.  $A A'$  = Längsachse,  $B B'$  = Querachse,  
 $C C'$  = Vertikalachse.

des Fisches die Rede sein. Zum besseren Verständnis möge deshalb gleich hier die Bezeichnung dieser Achsen festgelegt werden (Abb. 2).

#### Drehapparate.

Bei der Drehung der Fische um die Längsachse und die Querachse bediente ich mich einer Vorrichtung, die nach dem Vorgang TSCHERMAKS (83) „Fischwiege“ genannt werde (Abb. 3 und 4).

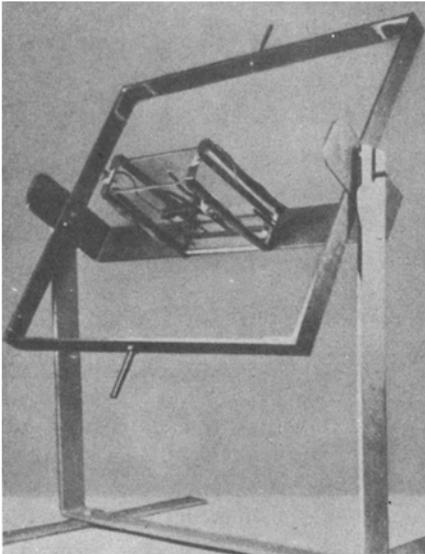


Abb. 3. Die Fischwiege für die Drehung  
um die Längsachse montiert.

Halter mit dem Fisch in die abgebildete Spiegelglaskuvette geschoben, in der er mit Hilfe der beiden an den Enden des Apparates angebrachten Federn festgehalten wird. —

Bei der Beschreibung der Drehversuche wird viel von den drei verschiedenen Körperachsen

des Fisches die Rede sein. Zum besseren Verständnis möge deshalb gleich hier die Bezeichnung dieser Achsen festgelegt werden (Abb. 2).

Ein Metallständer trägt in schlitzförmigen Führungen einen rechteckigen Messingrahmen, der um zwei aufeinander senkrecht stehende Achsen drehbar ist. An diesem Rahmen ist ein starkes, rechteckig gebogenes Messingband befestigt, das die Kuvette mit dem Fischhalter trägt. Zwei Messingspangen halten die Kuvette an beiden Enden.

Die Abb. 3 zeigt die Fischwiege für die Drehung um die Längsachse des Fisches montiert. Die Drehachse fällt dabei genau mit der Längsachse des Fisches zusammen. Zur Drehung um die Querachse werden die auf Abb. 3 freistehenden Achsen in die Führungen des Ständers eingesetzt. Diese Anordnung zeigt Abb. 4.

Die Drehversuche wurden in einem großen Beobachtungsaquarium

(72 × 48 × 45 cm) vorgenommen, und zwar so, daß dabei die ganze Vor-

richtung unter Wasser stand. Damit war das Ziel erreicht, den Fisch unter möglichst günstigen Bedingungen der Prüfung zu unterziehen. Die Beobachtungsmöglichkeiten waren dabei die denkbar besten, da der Fisch von allen Seiten der Betrachtung zugänglich war.

Die Kuvette hatte den Zweck, während der Drehung allzu starke Strömungen vom Fisch abzuhalten. Dadurch wurde die Möglichkeit einer Beeinflussung der Flossenbewegung durch Strömungsdruck ausgeschaltet und zugleich der Einwand aufgehoben, der Fisch habe nicht die Drehung an sich, sondern die Strömung mit dem beobachteten Reflex beantwortet. (Unter Strömung verstehe ich hier den Widerstand des Wassers gegen die Drehung.) Daß die Kuvette in der Tat dieser Aufgabe gerecht wurde, beweist das Ergebnis eines Kontrollversuches, der an anderer Stelle geschildert wird.

Etwas schwierig war die Beobachtung der Augenreaktionen, besonders der bei Drehung um die Querachse auftretenden Raddrehungen, die wegen der Kleinheit der Elritze nur mit Hilfe der Lupe verfolgt werden konnten. Die Notwendigkeit einer Beobachtung aus größter Nähe führte zur Konstruktion des Apparates, den Abb. 5 zeigt.

Die Kuvette samt dem Fischhalter ruht hier in einem Messinggehäuse, das um eine

Achse drehbar ist, deren gedachte Verlängerung genau durch beide Augen des eingesetzten Fisches geht. Der ganze Apparat ist so groß, daß er gerade in eines unserer gewöhnlichen Aquarien ( $25 \times 20 \times 18$  cm) paßt, wobei die Vorderwand des Gehäuses der Aquariumsscheibe dicht anliegt. Auf diese Weise ist eine genaue Beobachtung der Augen mit der Lupe ermöglicht.

Die Drehungen um die Vertikalachse wurden auf einer Drehscheibe vorgenommen (Abb. 6). Auf einem Sockel, der mittels dreier Stellschrauben genau horizontal einstellbar ist, steht eine als Motor geschaltete Dynamomaschine. Ein Kippschalter dient zur Umkehrung des elektrischen Feldes und damit zugleich zur Umkehrung der Drehrichtung. Auf der Achse ist eine völlig plane Sperrholzscheibe mon-

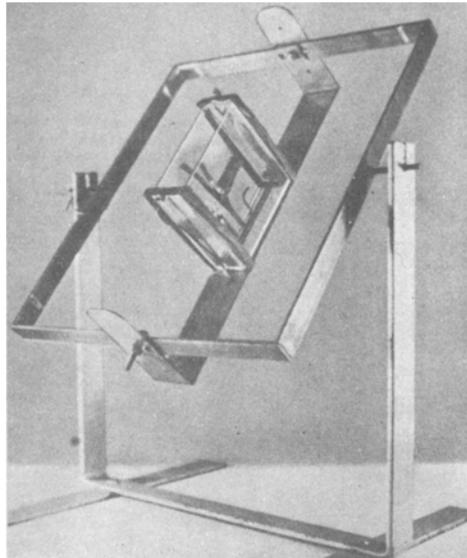


Abb. 4. Die Fischwiege für die Drehung um die Querachse montiert.

tiert, die zum Schutze gegen Feuchtigkeit mit einer Gummidecke versehen ist.

Bei den Versuchen wurde nun entweder die Kuvette mit dem im Apparat gefesselten Fisch oder der in einem halb so hohen runden Behälter vom halben Durchmesser der Drehscheibe frei schwimmende Fisch den Drehungen unterworfen.

Geradlinige Bewegungen in der Richtung der Längs- und Querachse wurden durch einfache Verschiebung der Kuvette auf einer gefetteten

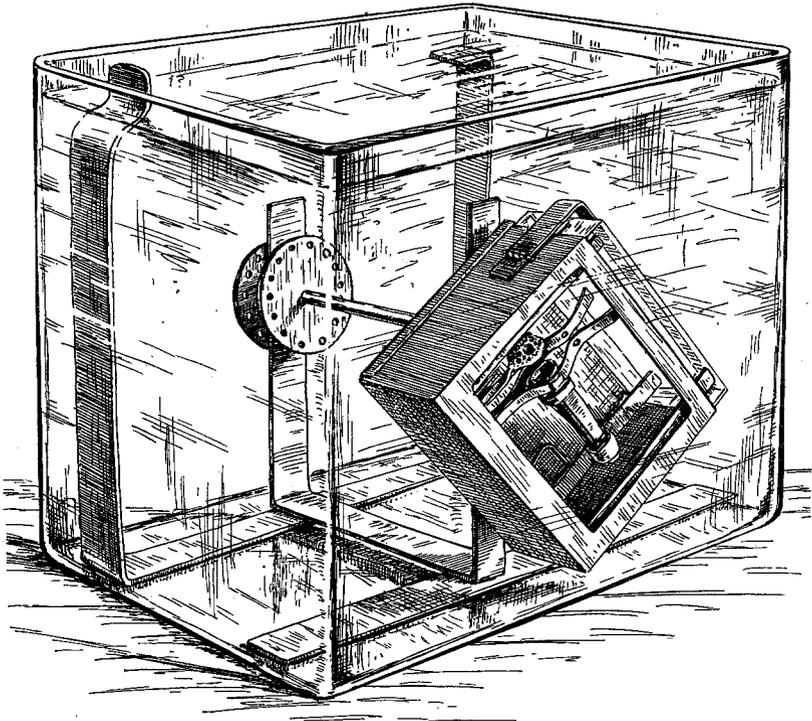


Abb. 5. Vorrichtung zur Beobachtung der Augenraddrehung bei Drehung um die Querachse.

Glasunterlage erzielt. Für die Durchführung der Vertikalbewegungen war jedoch die Konstruktion eines eigenen Apparates notwendig (Abb. 7).

Die in einem Messinggehäuse eingeschlossene Kuvette wird hier an einer aus zwei Stahlstangen bestehenden Führung nach Art eines Aufzuges auf- und ab bewegt.

### B. Beobachtungen.

Da zu erwarten war, daß unter den labyrinthären Reflexen, auf die die Elritze zu prüfen war, Reaktionen der Flossen eine bedeutende Rolle

spielen würden, stellte ich zunächst Beobachtungen an, die dem Studium der normalen Flossenfunktion dienten. Es zeigte sich dabei, daß für die Elritze im wesentlichen das zutrifft, was STEINER (76) über die „Lokomotion der Fische und die Funktion ihrer Flossen“ in der so betitelten Arbeit schreibt. Es heißt dort: „Es ergibt sich, daß die beiden Extrem-lagen, nämlich die Ruhestellung des Fisches auf dem Grunde, sowie diejenige Lokomotion, durch welche der Fischkörper die Flut mit großer Geschwindigkeit durchschneidet, von den Flossen unabhängig sind. Die

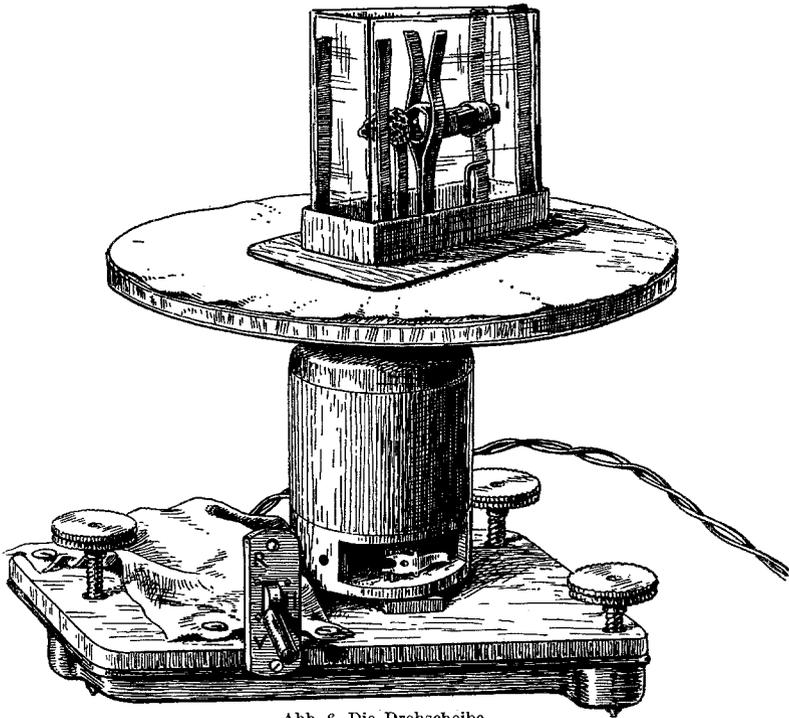


Abb. 6. Die Drehscheibe.

Flossen treten hingegen in Funktion in allen den Lagen, welche vom un-verrückten Schweben in der Flut bis zu den langsamen Ortsbewegungen reichen, durch welche sich die Fische in kleinem Umkreise tummeln. Demnach wirken die Flossen 1. als Fallschirme, 2. als Steuer, 3. als Arretierung, 4. als Lokomotionsorgane bei der Rückwärtsbewegung. Dazu sei noch bemerkt, daß jede Ortsbewegung nach vorwärts stets unter Teilnahme des Muskelschwanzes geschieht.“

Diese Ausführungen STEINERS galten nur für die paarigen Extremitäten, während er für die Rücken-, After- und Schwanzflossen keine Funktion finden konnte.

Nach DU BOIS-REYMOND(10) dient nun die Rückenflosse der Einhaltung der geraden Schwimmrichtung und ist also ebenfalls ein Steuerorgan.

Meine Beobachtungen an der Elritze können diese Funktion auch auf die After- und Schwanzflosse ausgedehnt bestätigen.

Die Angabe, daß die meisten Fische sich im Wasser infolge der dem Rücken genäherten Lage ihres Schwerpunktes im labilen Gleichgewicht befinden und deshalb im Leben ihre normale Lage „Rücken oben“ durch ständige Flossenschläge aufrecht erhalten müssen, während sie im Tode oder in der Narkose mit dem Bauch nach oben schwimmen, trifft für die Elritze nicht in dem Maße zu.

Narkotisiert man eine Elritze und bringt sie mit dem Bauche nach oben ins Wasser, so dreht sich ihr Körper beim Untersinken meistens zur Seitenlage, in der er dann am Boden des Aquariums liegen bleibt. Manchmal kommt sogar die Normallage zustande. Ein zweiter Versuch bestätigt dies Ergebnis. Ein Fisch, dem in Urethannarkose sämtliche Flossen abgeschnitten wurden, kann nach dem Erwachen in normaler Haltung schwimmen. Er pendelt höchstens etwas nach beiden Seiten, dreht aber nie den Bauch nach oben. Es scheint also der Schwerpunkt des Elritzenkörpers nahezu mit dem Schwerpunkt des verdrängten Wassers zusammenzufallen.

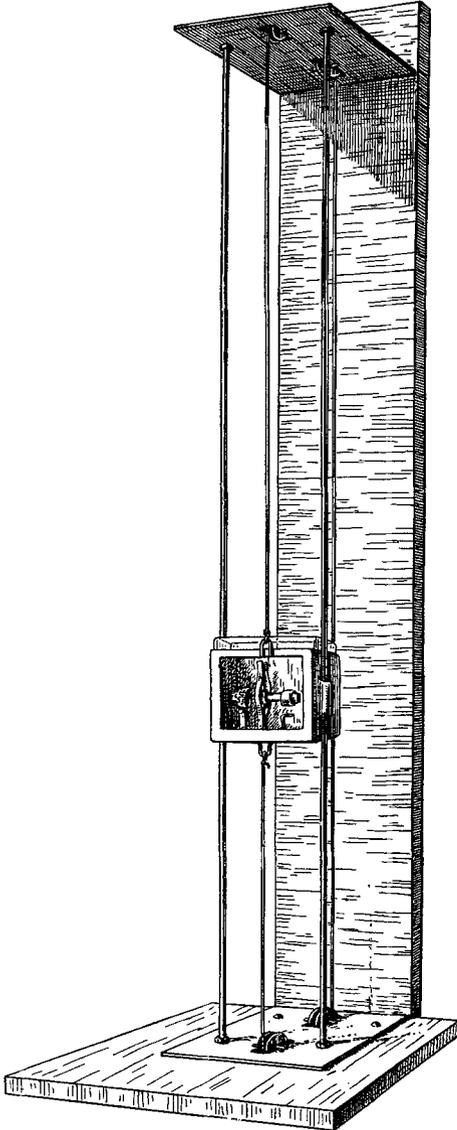


Abb. 7. Vorrichtung zur Prüfung auf Reaktionen bei linearer Vertikalbewegung.

So sind denn die Flossen der ständigen Überwachung der Normallage enthoben und müssen nur in Tätigkeit treten, wenn diese Normallage von

außen her gefährdet wird (Strömungen, Hindernisse), oder wenn es im Interesse des Fisches liegt, seine Lage im Raume aktiv zu verändern (Steuern beim Aufsteigen und Absteigen und bei Wendungen). Sie sind Stabilisierungsflächen und Steuerorgane.

In dieser Eigenschaft führen sie nun die Kompensationsbewegungen- und -stellungen aus, die auf passive Drehungen hin erfolgen.

*1. Reflexe auf Drehung um die Längsachse (AA' Abb. 2).*

Der Fisch wird, wie oben beschrieben, in den Halter eingesetzt und die Fischwiege samt Kuvette und Fisch in das Beobachtungsaquarium gestellt (Abb. 3).

*Ausgangsstellung:* Die Ausgangsstellung ist die Normalstellung des Fisches. Die Vertikalachse steht genau senkrecht, die Längsachse des Fisches fällt mit der Drehachse zusammen. Alle Flossen sind völlig in Ruhe. Die Fläche der Brustflossen ist eben und steht fast horizontal, höchstens schwach nach hinten gesenkt. Die Bauchflossen senken sich nach hinten außen. Die unpaaren Flossen sind ausgebreitet und stehen genau senkrecht nach oben (Rückenflosse und oberer Flügel der Schwanzflosse) oder senkrecht nach unten (Afterflosse und unterer Flügel der Schwanzflosse).

*Flossenreflexe.*

Drehung nach rechts<sup>1</sup>:

Die Drehung erfolgt gewöhnlich mit einer Geschwindigkeit von ungefähr 90°/sec. Sofort sind an den Flossen charakteristische Bewegungen zu beobachten. Die linke Brustflosse schwenkt dorsalwärts, die rechte Brustflosse ventralwärts. Die Rückenflosse neigt sich der rechten Körperseite zu, ebenso der dorsale Flügel der Schwanzflosse. Die Afterflosse, der ventrale Flügel der Schwanzflosse und beide Bauchflossen schwenken zur linken Körperseite. Sämtliche Flossen eilen der Drehung voraus.

Drehung nach links: entgegengesetzt (vgl. Tabelle 1).

Bei diesen Schwenkungen bleiben die Flossen nicht eben, sondern zeigen bestimmte Krümmungen. Diese sind aus Abb. 8 ersichtlich.

Die Photographie des Plastilinmodelles zeigt schematisch die Stellung und Haltung der Flossen, wie sie während der Drehung nach links ungefähr beim Durchgang durch die linke Seitenlage zu beobachten ist. Die Brustflossen gleichen dabei den verdrehten Flügeln einer Schraube. Die Konkavseite weist bei beiden Flossen nach vorn. Das wird dadurch erreicht, daß jeweils der Hinterrand der Flosse die weiteste Abweichung von der Normalstellung aufweist. Dasselbe gilt von den unpaaren Flossen. Am besten ist das an der Schwanzflosse zu sehen. Auch sie gleicht einer

<sup>1</sup> Mit Drehung nach rechts oder links ist stets gemeint: Drehung mit der betreffenden Körperseite voran.

Tabelle 1.

Drehung nach:	rechts	links
Flosse	Richtung der Abweichung	
Rechte Brustflosse . . . . .	ventral	dorsal
Linke Brustflosse . . . . .	dorsal	ventral
Rückenflosse . . . . .	zur rechten Seite	zur linken Seite
Dorsaler Flügel der Schwanzflosse .	zur rechten Seite	zur linken Seite
Afterflosse . . . . .	zur linken Seite	zur rechten Seite
Ventraler Flügel der Schwanzflosse .	zur linken Seite	zur rechten Seite
Beide Bauchflossen . . . . .	zur linken Seite	zur rechten Seite

Schiffsschraube. Rücken- und Afterflosse entsprechen in ihrer Form den beiden Flügeln der Schwanzflosse. Die Bauchflossen, deren Ansatzstellen im Gegensatz zu den Brustflossen sehr nahe beieinander und mehr ventral liegen, zeigen beide dieselbe Verbiegung wie die Afterflosse. Die beobachteten Flossenschwenkungen scheinen den Zweck zu haben, die Drehung dadurch abzubremsen, daß sich die Flossen dem Körper des Fisches voraus-eilend dem Wasserwiderstand entgegenstemmen. Die Flossen wirken dann hier als Arretierungsorgane (vgl. S. 817).

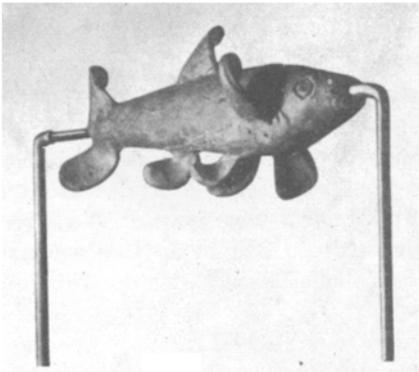


Abb. 8. Modell zur Demonstration der Flossenhaltung in linker Seitenlage.

Um dem Einwand zu begegnen, die beobachteten Schwenkungen der Flossen seien nicht rein labyrinthären Ursprungs, sondern durch Wasserströmungen beeinflusst, machte ich folgenden Kontrollversuch. Die Kuvette wurde mit einer feinen Aufschwemmung roter Farbkörnchen gefüllt vorsichtig unter Wasser in die Fischwiege eingesetzt und den Drehungen unterworfen. An den Farbkörnchen war nun jede auftretende Wirbelbildung zu beobachten. Die Strömungen beschränken sich bei der gewöhnlichen Drehgeschwindigkeit auf leichte, an den Rändern der Kuvette auftretende Wirbel, die niemals bis zur Mitte der Kuvette vordringen, wo sich in der Regel die Flossen des Fisches befinden. Außerdem zeigten Versuche, bei denen ausnahmsweise die Kuvette durch einen aufgeschliffenen Glasdeckel für kurze Zeit abgeschlossen war, ebenfalls keine Änderungen der Flossenreaktionen.

Die Kuvette wurde mit einer feinen Aufschwemmung roter Farbkörnchen gefüllt vorsichtig unter Wasser in die Fischwiege eingesetzt und den Drehungen unterworfen. An den Farbkörnchen war nun jede auftretende Wirbelbildung zu beobachten. Die Strömungen beschränken sich bei der gewöhnlichen Drehgeschwindigkeit auf leichte, an den Rändern der Kuvette auftretende Wirbel, die niemals bis zur Mitte der Kuvette vordringen, wo sich in der Regel die Flossen des Fisches befinden. Außerdem zeigten Versuche, bei denen ausnahmsweise die Kuvette durch einen aufgeschliffenen Glasdeckel für kurze Zeit abgeschlossen war, ebenfalls keine Änderungen der Flossenreaktionen.

Stoppt man die Drehung ab, wenn sich der Fisch z. B.  $90^{\circ}$  nach rechts oder links geneigt in Seitenlage befindet, so verharren die Flossen in der Stellung, in der sie sich beim Durchgang durch diese Lage befinden. Die *kompensatorische Schwenkung* (Drehreflex) geht also ohne weiteres in eine *kompensatorische Stellung* (Lagereflex) über. Da die Lagereflexe bei Drehungen bis zu  $180^{\circ}$  den Drehreflexen gleichgerichtet sind, erübrigt sich hier eine nochmalige Beschreibung. Es sei erwähnt, daß das Maximum der Abweichung von der Normalstellung nach Drehung um  $90^{\circ}$  nach rechts oder links, also in rechter oder linker Seitenlage erreicht wird. Genauere quantitative Untersuchungen wurden nicht angestellt.

Ein Modellversuch diene nun dazu, die Wirkungsweise der kompensatorischen Flossenstellungen klar zu legen. Der auf Abb. 8 dargestellte Plastilinfisch zeigt die Flossenstellung wie sie in linker Seitenlage am Fisch zu beobachten ist. Der Körper des Modellfisches ist auf einer Stahlnadel als Längsachse montiert. Diese Nadel ruht leicht drehbar mit ihren beiden Enden in den Führungen eines Bügels. Das Modell wird nun in linker Seitenlage im Wasser untergetaucht. Bei der leisesten Bewegung nach vorn richtet es sich prompt auf dem kürzesten Weg, also durch Rechtsdrehung, zur Normallage „Rücken oben“ auf. Ein Fisch, der sozusagen in eine „schiefe Lage“ geraten ist, braucht also nur mit Hilfe eines Schwanzflossenschlages eine kleine Vorwärtsbewegung zu machen, um sich auf dem kürzesten Wege wieder aufzurichten. Die Flossen wirken somit hier als Steuer (vgl. S. 817).

Nun einiges über das Zustandekommen der Dreh- und Lagereflexe.

*Drehreflexe.* Nach der MACH-BREUERSchen Theorie bleibt bei Beginn einer Drehung im Inneren der in der Drehebene liegenden Bogengänge die Endolympe infolge ihrer Trägheit zurück, erfährt also relativ zur Wandung der Bogengänge einen Bewegungsimpuls entgegen der Drehrichtung. Nach Berechnungen von GAEDE (73) handelt es sich bei diesen Endolymphströmungen um stoßartige im Bruchteil einer Sekunde abklingende Bewegungen. Diese kurzdauernden Strömungsdrucke wirken nun auf die Sinnesendstellen in den entsprechenden Ampullen ein und benachrichtigen dadurch das Individuum über Beginn, Richtung und Stärke der Drehbeschleunigung<sup>1</sup>. Jeder so in den Ampullen erzeugte Reiz wird nun auf reflektorischem Wege mit Schwenkungen der Extremitäten beantwortet, die der Richtung des Endolymphstoßes entgegengesetzt sind und wie gesagt den Zweck haben, die erfolgende Drehung des Körpers abzubremsen. Auslösungsort für die Reflexe auf Drehung um

<sup>1</sup> In neuester Zeit ist es STEINHAUSEN (77) gelungen, am lebenden Tier (Hecht) Bewegungen der Cupula in der intakten Bogengangsampeulle zu beobachten, die den Berechnungen entsprechen, die SCHMALTZ-(Offenbach) mathematisch auf Grund der MACH-BREUERSchen Theorie für die Endolymphströmung abgeleitet hat.

die Längsachse sind nach der MACH-BREUERSchen Theorie die vier vertikalen Bogengänge.

Im Verlaufe der Drehung wird die volle Drehgeschwindigkeit von der Wand des Bogenganges durch Reibung auf die Endolymphe übertragen. Wird nun die Drehung plötzlich gestoppt, so bleibt die Endolymphe infolge ihrer Trägheit noch etwas in Bewegung, und zwar jetzt *in* der Richtung der vorausgegangenen Drehung. Ein entgegengesetzter Reiz ruft eine entgegengesetzte Schwenkung der Extremitäten hervor (Nachreflex).

Diese *Nachreflexe*, die also stets den Drehreflexen entgegengesetzt verlaufen, sind besonders nach schnelleren Drehungen auch bei der Elritze zu beobachten. Sie treten z. B. beim Stoppen einer Drehung vor der Einstellung zum jeweiligen Lagereflex in Form von kurzdauernden, gegen die Normalstellung hin gerichteten Rückschlägen der Flossen in Erscheinung.

*Lagereflexe*. Die Lagereflexe sind tonische Flossenstellungen. Sie werden nach der MACH-BREUERSchen Theorie in den Otolithenapparaten ausgelöst.

Von den Otolithen gehen in jeder Lage bestimmte Reize aus, die den Tonus der Extremitätenmuskulatur auf beiden Körperseiten beeinflussen. Diese Reize sind gleichstark, wenn die Otolithen der beiden Seiten zur Richtung der Schwerkraft symmetrisch liegen. Die Extremitäten (Flossen) stehen in diesem Falle normal. In allen anderen während der Drehung um die Längsachse eingenommenen, geneigten Lagen gehen von den Otolithen der beiden Seiten antagonistisch geschaltete, verschieden starke Reize aus. Die Folge davon sind die kompensatorischen Flossenstellungen, deren Wirkung wir in dem oben beschriebenen Modellversuch kennen gelernt haben.

Es wurde oben erwähnt, daß bei Drehungen bis zu  $180^\circ$  Dreh- und Lagereflexe gleichgerichtet sind. Der näheren Untersuchung über die Überlagerung von Dreh- und Lagereflexen bei Drehungen über  $180^\circ$  hinaus, diente folgender Versuch. Der Fisch wurde einer vollen Umdrehung von  $360^\circ$  unterworfen. Das Resultat für Drehung nach rechts und links zeigt Tabelle 2.

Aus der Tabelle ersieht man, daß bei voller Umdrehung die Reflexe nach dem Durchgang durch die Lage „Bauch oben“ ( $180^\circ$ ), in der die Flossen in die Normalstellung zurückkehren, in die entgegengesetzte Richtung umschlagen.

Während zwischen  $0$  und  $180^\circ$  Dreh- und Lagereflex gleichgerichtet sind, wird zwischen  $180^\circ$  und  $360^\circ$  der Drehreflex, der eigentlich wegen der gleichbleibenden Drehrichtung unverändert beibehalten werden müßte, vom Lagereflex überdeckt, der wegen der nun veränderten Lage der Otolithen zur Schwerkraft ins Gegenteil umschlägt.

Tabelle 2.

Drehung nach rechts  $\dashrightarrow$

	0°	90°	180°	270°	360°	
Rechte Brustflosse	normal	ventral	normal	dorsal	normal	Rechte Brustflosse
Linke Brustflosse	normal	dorsal	normal	ventral	normal	Linke Brustflosse
Rückenflosse u. Schw. dors. <sup>1</sup>	normal	rechts	normal	links	normal	Rückenflosse u. Schw. dors. <sup>1</sup>
Afterflosse u. Schw. ventr. <sup>2</sup>	normal	links	normal	rechts	normal	Afterflosse u. Schw. ventr. <sup>2</sup>
Rechte Bauchflosse Linke Bauchflosse	normal	links	normal	rechts	normal	Rechte Bauchflosse Linke Bauchflosse
	360°	270°	180°	90°	0°	

$\dashleftarrow$  Drehung nach links

<sup>1</sup> Schw. dors. = dorsaler Flügel der Schwanzflosse.

<sup>2</sup> Schw. ventr. = ventraler Flügel der Schwanzflosse.

Es gelang mir jedoch auch zwischen 180 und 360° einen dem jeweiligen Lagereflex entgegengerichteten reinen Drehreflex sichtbar zu machen, und zwar auf folgende Weise:

In der Ausgangsstellung liegt der Fisch z. B. um 45° nach *links* geneigt. Die Kompensationsstellung der Flossen ist ungefähr die auf Abb. 8 dargestellte. Nun wird der Fisch ruckartig nach rechts herum gegen die Normallage hin aufgerichtet. Ungefähr 10° vor Erreichung der Normallage „Rücken oben“ wird nach einer Drehung von  $\approx 35^\circ$  plötzlich gestoppt. Dabei geschieht folgendes: Die Flossen, die wegen der *linken* Seitenlage sämtlich kurz gesagt nach *links* abgelenkt sind, schwenken während der kurzen Drehung nach *rechts* alle nach *rechts* herum, der Drehung voraus (Drehreflex). Dabei bleibt die Lage zur Schwerkraft in dem von der Drehung bestrichenen Winkelfeld unverändert nach *links* geneigt.

Eine plötzliche Beschleunigung bewirkt also hier, daß der sonst dominierende Lagereflex von einem ihm entgegengesetzten Drehreflex überdeckt wird. Nach dem Stoppen vor Erreichung der Normallage schwenken die Flossen sofort wieder in die Reflexstellung ein, die der immer noch 10° nach *links* geneigten Lage des Fisches entspricht.

Die gegenseitige Überlagerung von Dreh- und Lagereflexen hat in der Literatur besonders bei der Beurteilung von Ausfallserscheinungen nach operativen Eingriffen an Bogengängen und Otolithen und dadurch bei der Beantwortung der Frage nach der Funktion dieser Labyrinthabschnitte schon manche Verwirrung angerichtet. Es war mir also die genaue Kenntnis dieser Verhältnisse für die spätere Beurteilung von Ausfallserscheinungen äußerst wertvoll.

Dreht man schließlich den Fisch um die *vertikal* stehende Längsachse (die Kuvette wird zu diesem Zweck auf der Schmalseite stehend in einem runden Behälter auf der Drehscheibe rotiert, Lage des Fisches „Kopf oben“ und „Kopf unten“), so sind die Flossenreflexe analog denen, die auf Drehung um die horizontal liegende Längsachse erfolgen. Günstig dabei ist, daß hier die Drehreflexe rein, ohne Beeinflussung durch einen Wechsel der Lagereflexe beobachtet werden können, da ja während der Drehung die Lage des Fisches zur Schwerkraft nicht verändert wird. Es bestätigt sich dabei alles, was oben über die Richtung der reinen Drehreflexe ausgesagt wurde. Bemerkenswert ist noch, daß nach dem Stoppen der Drehung an den Flossen stets die entgegengesetzt gerichteten Nachreflexe gut zu beobachten sind.

#### *Augenreflexe.*

Die Drehung erfolgt wieder um die Längsachse. Dabei zeigen die Augen des Fisches Abweichungen von der Normallage, die als sogenannte Vertikalabweichungen bekannt sind und den Zweck haben, einer Veränderung des Gesichtsfeldes während der Drehung entgegenzuwirken. Bei Drehung nach *rechts* verlagert sich der Corneamittelpunkt des *rechten* Auges *dorsal*, der des *linken* Auges *ventral*. Bei Drehung nach links entgegengesetzt. Das Maximum der Vertikalabweichung scheint, wie BENJAMINS es bei seinen quantitativen Untersuchungen an Barschen und Karpfen angibt, auch hier bei einer Drehung um  $90^\circ$  nach rechts oder links zu liegen.

Wird der Fisch über  $90^\circ$  hinaus nach rechts oder links gedreht, so geht der Reflex zurück, bis die Augen in der Lage „Bauch oben“ die Normalstellung wieder erreicht haben. Wird dann weiter gedreht, so weichen die Augen in entgegengesetzter Richtung ab, zeigen bei  $270^\circ$  wieder ein Maximum der Abweichung und kehren darauf zur Normalstellung ( $360^\circ$ ) zurück (Abb. 9).

Stoppt man die Drehung in irgendeiner Lage ab, so behalten die Augen dauernd die Vertikalabweichung bei, die sie bei Durchgang des Fisches durch diese Lage einnehmen.

Obwohl von vielen Autoren festgestellt wurde, daß bei normalen Tieren optische Einflüsse beim Zustandekommen der labyrinthären Reflexe eine untergeordnete Rolle spielen, wollte ich diese Verhältnisse noch

einmal einer exakten Prüfung unterziehen. Es galt also bei den Drehexperimenten den Fischen jede *optische Orientierung* unmöglich zu machen.

Zur Beobachtung der Flossenbewegungen genügte es, die Tiere durch Extirpation beider Augen zu blinden. So geblendete Fische zeigten bei der Drehung um die Längsachse normale Flossenreflexe.

Bei der Beobachtung der Augenreflexe mußte ich jedoch die Möglichkeit optischer Orientierung ausschalten, ohne daß die Augen dabei in ihren Reflexen behindert waren. Ich versuchte es zuerst damit, die Augen auf irgend eine Weise abzudecken. Aber weder undurchsichtige

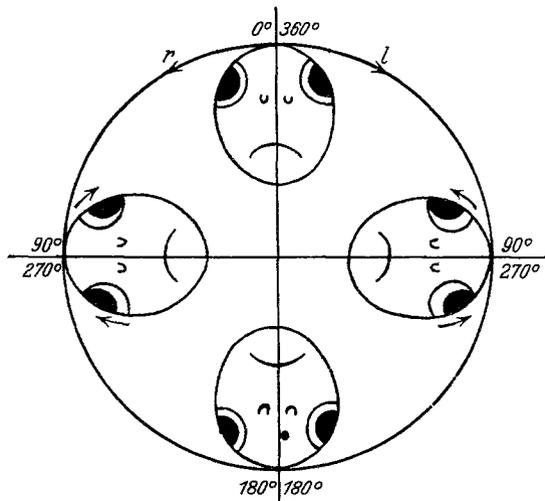


Abb. 9. Verlauf der Vertikalabweichung der Augen bei Drehung um die Längsachse.

Kollodiumhäutchen noch Farbanstriche hielten auf die Dauer auf den Augen, noch führte lokale Verätzung der Cornea über der Pupille zum Ziel.

Es blieb mir demnach nichts anderes übrig, als den Augennerven zu durchschneiden, ohne dabei die Augenmuskeln oder die zu ihnen führenden Nerven zu beschädigen. Dieser Eingriff bereitete wegen der Kleinheit der Elritze erhebliche Schwierigkeiten. Nach längeren vergeblichen Versuchen gelang es mir schließlich zunächst an einem Fisch den Optikus ohne jede Nebenverletzung zu durchtrennen<sup>1</sup>. Der Fisch, von dessen Blindheit ich mich an Hand der später angefertigten Schnittserie überzeugen konnte, wurde Kontrollversuchen unterzogen. Es stellte sich dabei heraus, daß die Augen völlig ungehemmt beweglich waren und bei Drehung um die Längsachse normale Vertikalabweichungen zeigten.

<sup>1</sup> Auf die Operationsmethode werde ich S. 839 näher eingehen.

Damit war eindeutig bewiesen, daß alle oben geschilderten Dreh- und Lagereflexe unabhängig von optischen Einflüssen erfolgen können.

2. *Reflexe auf Drehung um die Querachse (BB' Abb. 2).*

Die Montierung der Fischwiege für diese Drehungen zeigt Abb. 4. In der Ausgangsstellung (Normallage des Fisches) liegen Längs- und Querachse horizontal. Die Drehung erfolgt so, daß der Kopf des Fisches entweder um  $90^\circ$  zur Lage „Kopf oben“ gehoben oder um  $90^\circ$  zur Lage „Kopf unten“ gesenkt wird.

*Flossenreflexe.*

Nur bei verhältnismäßig schneller Drehung (Winkelgeschwindigkeit  $\approx 360^\circ/\text{sec.}$ ) sind Flossendrehreflexe zu beobachten, und zwar nur an den paarigen Brustflossen. Bei Drehung nach oben (Hebung des Kopfes) schwenken beide Brustflossen meist symmetrisch dorsalwärts, bei Senkung des Kopfes erfolgen ein oder mehrere ventral gerichtete Schläge dieser Flossen. Die Reaktionen sind jedoch sehr unzuverlässig. Sie werden häufig bei der Drehung in beiden Richtungen durch regellose, oft unsymmetrische Schläge ersetzt. Für die Beurteilung von Ausfallserscheinungen können sie also keinen Anhaltspunkt geben. Sehr häufig beantwortet der Fisch sogar die Drehung um die Querachse überhaupt mit keiner Flossenbewegung. Eine kompensatorische Flossenhaltung nach Stoppen der Drehung in irgendeiner Lage (Lagereflex) fehlt stets. Geblendete Fische zeigen gleiches Verhalten. Für diese Erscheinungen habe ich nur die eine Erklärung, daß für die Beantwortung der Drehung um die Querachse, soweit es die Flossenreaktionen betrifft, keine festen Reflexbahnen ausgebildet sind.

Welche Wirkung haben nun die tatsächlich beobachteten Flossenbewegungen?

Wird der Fisch beim Schwimmen durch Strömungen usw. mit dem Kopfe nach unten gedrückt, so kann er diese Drehung durch schnelle Schläge der Brustflossen nach unten arretieren (Flossen als Arretierungsorgane vgl. S. 817). Einer Drehung mit dem Kopfe nach oben leistet er durch gleichzeitiges Emporschwenken beider Brustflossen Widerstand. Meist wird sich der Fisch jedoch durch aktives Aufwärts- oder Abwärtschwimmen dem störenden Einfluß zu entziehen suchen. Darauf deutet auch die Beobachtung hin, daß die Fische am häufigsten schnelle Drehungen um die Querachse mit heftigen Befreiungsversuchen aus dem Halter beantworten. LEE (44—46) beobachtete an Haien gerade entgegengesetzt gerichtete Flossenbewegungen und -stellungen bei Drehung um die Querachse; doch spricht auch er von der Unzuverlässigkeit dieser Flossenreaktionen, die ihn bewog, das Hauptgewicht auf die Beobachtung der Augenreflexe zu verlegen.

*Augenreflexe.*

Die Augen beantworten die Drehung um die Querachse mit sogenannten kompensatorischen Raddrehungen. Mangels verlässiger Flossenreaktionen mußte auf die Festlegung dieser Reflexe besonders Wert gelegt werden. Die Augenbewegungen wurden daher mit Hilfe der Lupe in der zu diesem Zwecke besonders konstruierten Vorrichtung (Abb. 5) beobachtet.

Abb. 10 zeigt Verlauf und Richtung der Augenabweichungen bei einer Drehung

a) mit dem Rücken voran (Hebung des Kopfes bei Beginn der Drehung),

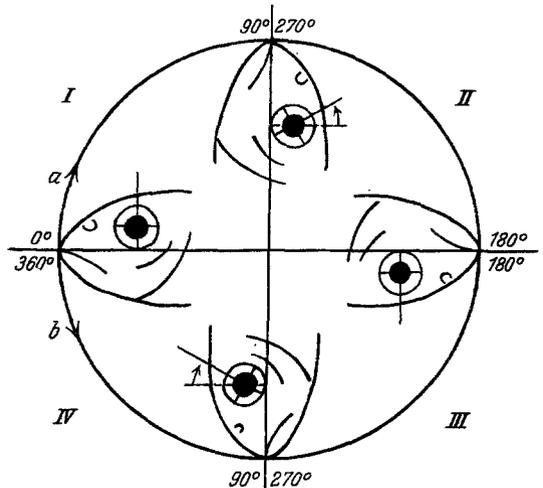


Abb. 10. Verlauf der Raddrehung der Augen bei Drehung um die Querachse.

b) mit dem Bauch voran (Senkung des Kopfes bei Beginn der Drehung).

Ad a) (Die Drehung beginnt mit der Hebung des Kopfes.)

Im *ersten* Quadranten: Rollung *entgegen der Drehrichtung* mit dem vorderen Augenpol ventralwärts; bei  $90^\circ$  Maximum der Abweichung ( $\approx 30^\circ$ ).

Im *zweiten* Quadranten: Rollung *im Sinne der Drehrichtung* zurück zur Normalstellung ( $180^\circ$ ).

Im *dritten* Quadranten: Rollung *im Sinne der Drehrichtung* mit dem vorderen Augenpol dorsalwärts; Maximum der Abweichung bei  $270^\circ$ .

Im *vierten* Quadranten: Rollung *entgegen der Drehrichtung* zurück zur Normalstellung ( $360^\circ = 0^\circ$ ).

Ad b) (Die Drehung beginnt mit Senkung des Kopfes.)

Im *vierten* Quadranten: Rollung *entgegen der Drehrichtung* mit dem vorderen Augenpol dorsalwärts; bei  $90^\circ$  Maximum der Abweichung ( $\approx 30^\circ$ ).

Im *dritten* Quadranten: Rollung *im Sinne der Drehrichtung* zurück zur Normalstellung ( $180^\circ$ ).

Im zweiten Quadranten: Rollung *im Sinne der Drehrichtung* mit dem vorderen Augenpol ventralwärts; Maximum der Abweichung bei  $270^\circ$ .

Im ersten Quadranten: Rollung *entgegen der Drehrichtung* zurück zur Normalstellung ( $360^\circ = 0^\circ$ ).

Beim Stoppen der Drehung in beliebiger Lage verharren die Augen in der Stellung, in der sie sich beim Durchgang durch diese Lage gerade befinden.

Die Beobachtung der Raddrehungen erleichtert der Umstand, daß fast alle Fische sowohl in der Umgebung des Auges, als auch in der Iris charakteristische Pigmentschattierungen aufweisen, deren gegenseitige Verschiebung es ermöglicht, die Drehung festzustellen und zu verfolgen (Abb. 11—13).

Abb. 11 zeigt eine Skizze des Auges mit einer Partie seiner ventralen Umrandung. Das Auge befindet sich in Normalstellung. Der an einer Pupillenausbuchtung gut zu erkennende vordere Augenpol liegt dabei

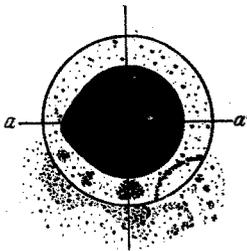


Abb. 11. Stellung des Auges in der Normallage „Rücken oben“.

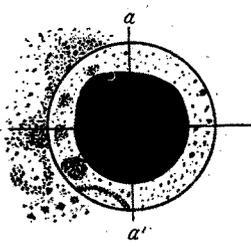


Abb. 12. Stellung des Auges in der Lage „Kopf oben“.

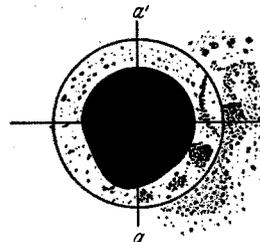


Abb. 13. Stellung des Auges in der Lage „Kopf unten“.

ein wenig ventral der Linie  $aa'$  (die Linie läuft der Längsachse parallel). Man merke sich die gegenseitige Lage der skizzierten Pigmentschattierungen der Iris wie der Augenumrandung.

Abb. 12 zeigt die maximale Augenabweichung in der Lage „Kopf oben“. Die Pupillenausbuchtung liegt nun weit unter der jetzt vertikal stehenden Linie  $aa'$ . Ebenso zeigen die auffällig dunklen Pigmentbezirke der Iris gegenüber denen der ventralen Augenumrandung entsprechende Verlagerungen. Der vordere Augenpol ist also rund  $30^\circ$  ventralwärts gerollt (vgl. Abb. 10).

Abb. 13 zeigt die Augenabweichung in der Lage „Kopf unten“. Die Pupillenausbuchtung liegt nun merklich über der Linie  $aa'$ . Das Auge ist rund  $30^\circ$  dorsalwärts verlagert<sup>1</sup>.

Der Verlauf der Raddrehungen, sowie die Größe der Maximalabweichung stimmen mit den quantitativen Untersuchungen BENJAMINS' am Karpfen überein.

Die Unterscheidung von Dreh- und Lagereflexen ist sehr schwer, da es mir nicht gelang, Drehreflexe gesondert sichtbar zu machen. Eine Be-

<sup>1</sup> Die Skizzen wurden mit Hilfe der Lupe nach der Natur gezeichnet.

obachtung, die ich jedoch stets bei Umdrehungen von 360° machte, ist vielleicht in stände indirekt zur Lösung dieser Frage beizutragen.

Wir drehen z. B. den Fisch in der Richtung „a“ (Abb. 10) mit dem Rücken voran. Die Raddrehung des Auges verläuft dabei im *ersten* Quadranten *kontinuierlich*, im *zweiten* und *dritten* Quadranten *ruckweise*, schließlich im *vierten* Quadranten wieder *kontinuierlich*.

Die ruckweise Augenrollung im zweiten und dritten Quadranten ließe sich nun damit erklären, daß hier die Bewegung der Augen, die *in* der Drehrichtung verlaufend zur jeweiligen Einstellung der Augenhaltung führt, wie sie für die einzelnen Lagen innerhalb der betreffenden Quadranten als Lagereflex charakteristisch ist, durch einen entgegengesetzt gerichteten, der Drehrichtung entsprechenden Drehreflex gehemmt wird. Die Folge dieser Hemmung ist der ruckweise Ablauf der Rollbewegung. Im ersten und vierten Quadranten ist dagegen der Drehreflex und die Bewegung, die zur Einstellung des Lagereflexes führt, gleich gerichtet; die Folge davon ist die kontinuierliche Rollung.

Ist diese Erklärung richtig, so sind wir in der Lage, etwas über die Richtung des *Augendrehreflexes* auszusagen, ohne ihn direkt beobachtet zu haben. Der Augendrehreflex ist danach, wie man ja schon immer annahm, tatsächlich der Drehung entgegen gerichtet (Richtung der Augenrollung im ersten und vierten Quadranten).

Dasselbe scheint für die Vertikalabweichungen bei Drehung um die Längsachse zu gelten. Leider ließ es die Art der Versuchsanordnung dort nicht zu, den Verlauf der Augenbewegung während der Drehung mit der Lupe zu verfolgen.

Kontrollversuche zeigten, daß auch nach Blendung durch Optikusdurchschneidung die Raddrehungen ungeschwächt erhalten waren.

### 3. Reflexe auf Drehung um die Vertikalachse (CC' Abb. 2).

Die Drehungen wurden auf der Drehscheibe vorgenommen. Entweder wurde der Fisch dabei im Halter gefesselt in der Kuvette gedreht oder er schwamm frei in einem niedrigen, kreisrunden Behälter von dem halben Durchmesser der Drehscheibe. Die Kuvette wie der runde Behälter konnten zum Verdecken des Gesichtsfeldes durch schwarze oder weiße Papierhüllen verkleidet werden. Bei den Drehversuchen wurden

- sehende Tiere bei offenem Gesichtsfeld,
- sehende Tiere bei verdecktem Gesichtsfeld und
- geblendete Tiere (ohne Augen oder durch Optikusdurchschneidung geblendet)

beobachtet.

#### *Flossenreflexe und Kompensationsbewegungen.*

Die Fische befinden sich im Halter gefesselt in der Kuvette. Sehende wie geblendete Tiere zeigen bei keiner der beschriebenen Ver-

suchsanordnungen einen *präzisen* Flossenreflex. Verhältnismäßig häufig beantworten die im Halter gefesselten Tiere eine Drehung nach *rechts* mit einer Schwenkung der unpaaren Flossen, besonders der Schwanzflosse, nach *links* und eine Drehung nach *links* mit einer entsprechenden Schwenkung dieser Flossen nach *rechts*.

Es sind dies die Flossenbewegungen, die beim normal schwimmenden Tier einer Links- bzw. Rechtswendung vorausgehen. Die Tiere scheinen sich also gegen die Drehrichtung einstellen zu wollen.

Sie tun dies auch manchmal, wenn man sie frei im runden Behälter schwimmend der Drehung unterwirft.

Bei Drehung nach *rechts* krümmt sich der Schwanz nach *links* — es folgt eine Linkswendung —, bei Drehung nach *links* folgt Schwanzkrümmung nach *rechts* und Rechtswendung — der Fisch beginnt der Drehung entgegenschwimmen.

Jedoch auch diese Reaktion ist sehr unzuverlässig. In vielen Fällen stellen sich sowohl sehende als auch blinde Tiere ungeachtet der Drehrichtung stets gegen die im Gefäß während der Drehung entstehende Wasserströmung ein, deren Richtung an der Bewegung kleiner im Wasser schwebender Farbkörnchen oder anderer leichter Schwebekörperchen jederzeit abgelesen werden kann.

Die Versuche mit sehenden Tieren bei offenem und verdecktem Gesichtsfeld zeigten schließlich, daß außerdem in den relativ seltenen Fällen einer von der Strömungsrichtung unabhängigen Einstellung gegen die Drehrichtung optische Einflüsse eine bedeutende Rolle spielen können. (Ümschlag im Verhalten nach Abdecken des Gesichtsfeldes.)

Alle eben beschriebenen Reaktionen sind wegen ihrer Unzuverlässigkeit als Testreaktionen für die Beurteilung labyrinthärer Ausfallserscheinungen unbrauchbar.

#### *Augenreflexe.*

Sehende, wie durch Optikusdurchschneidung geblendete Elritzen zeigen im Fischhalter gefesselt bei Drehung um die Vertikalachse einen deutlichen Augennystagmus.

Bei Drehung nach *rechts* wird das *rechte* Auge langsam *nasalwärts*, das *linke* Auge *kaudalwärts*, bei Drehung nach *links* das *linke* Auge *nasalwärts* und das *rechte* Auge *kaudalwärts* geschwenkt. Die Augen bleiben also hinter der Drehung zurück.

Erreicht diese Abweichung einen Höchstbetrag, so schwenken die Augen mit raschem Ruck zurück zur Normalstellung. Dieser Ruck erfolgt *in* der Drehrichtung. Erfolgt eine weitere Beschleunigung der Drehung, so wiederholt sich Schwenkung und ruckweise Rückkehr zur Normalstellung, solange die Beschleunigung anhält.

Man ist gewöhnt, der ruckweisen Nystagmuskomponente allein die Bezeichnung „Nystagmusschlag“ beizulegen, während man die langsame

Schwenkung gegen die Drehrichtung als kompensatorische Augenabweichung zu bezeichnen pflegt. Die Nystagmusschläge erfolgen also während der Drehung *in* der Drehrichtung.

Geblandete Fische zeigen nach dem Stoppen einen oder mehrere Nystagmusschläge *gegen* die Drehrichtung. Diese sind einer der charakteristischen Nachreflexe, deren Zustandekommen schon bei früherer Gelegenheit besprochen wurde (vgl. S. 822). Bei sehenden Fischen wird dieser Nachnystagmus durch sofortiges Fixieren eines festen Punktes unterdrückt.

Auch bei optisch homogenem Gesichtsfeld (Abdeckung des Behälters durch eine sich mitdrehende schwarze oder weiße Papierhülle) unterbleibt dieser Nachnystagmus. Eine Erklärung dafür geben vielleicht die Resultate, die OHM (65/66) in einer Arbeit über den Einfluß des Sehens auf den vestibulären Drehnystagmus und Nachnystagmus bei Menschen veröffentlicht. Nach OHM verhindert bei optisch homogenem Gesichtsfeld allein schon der Lichteindruck das Zustandekommen des Nachreflexes.

Die Reflexe auf die Drehung um die Vertikalachse werden nach der MACH-BREUERSchen Theorie in den horizontalen Bogengängen ausgelöst.

#### 4. Reflexe auf geradlinige Bewegungen.

Untersuchungen über Reflexe auf die sogenannten Linearduktionen sind bisher noch nie an Fischen exakt angestellt worden (FISCHER, 21).

Da die bestehenden Theorien die Perzeption dieser Bewegungen zum Teil den Otolithen zuschreiben (vgl. Problemstellung), so war es von Interesse, eventuell zu beobachtende Reflexe darauf zu verfolgen und festzulegen.

Die Duktionen erfolgten in der Richtung der Längsachse und Querachse, indem die Kuvette mit dem Fisch auf gefetteter Glasscheibe vorwärts oder rückwärts bewegt wurde. Vertikalbewegungen wurden im sogenannten Fahrstuhl (Abb. 7) vorgenommen.

Leider war das Resultat der Beobachtungen sowohl bei im Halter gefesselten als auch bei freischwimmenden Tieren ein *völlig negatives*.

Auf keine der geradlinigen Duktionen in der Richtung der drei Körperachsen erfolgt irgend ein präziser Flossen- oder Augenreflex.

Es hat sich also ergeben, daß die Elritze alle bisher an Fischen bekannten labyrinthären Reflexe aufweist. Es befinden sich darunter Reaktionen der Flossen und Augen, die auf Drehung der Fische um die drei Hauptachsen des Körpers erfolgen und mit den geeigneten Hilfsmitteln an normalen Tieren stets leicht und zuverlässig hervorzurufen sind. Man unterscheidet dabei zweierlei Reflexe: Drehreflexe und Lagereflexe, deren nicht immer leichte Unterscheidung durch geeignete Beobachtungsmethoden ermöglicht wird.

## II. Die Folgen partieller Labyrinthexstirpation.

Nachdem es nun gelungen war, bei der Elritze für jede Drehung oder Lageveränderung in den drei Ebenen des Raumes wenigstens *einen* präzise ablaufenden labyrinthären Testreflex der Flossen oder Augen festzulegen, konnte an die Lösung der Frage nach der Lokalisation dieser Gleichgewichtsreaktionen im Labyrinth herangegangen werden.

Wie ich einleitend erwähnte, hatte v. FRISCH eine Operationsmethode ausgearbeitet, die es ermöglicht, den Utriculus mit dem Lapillus nebst den Ampullen des vorderen vertikalen und des horizontalen Bogenganges ohne Schädigung des Sacculus und der Lagena und umgekehrt den Sacculus und die Lagena samt ihren Otolithen Sagitta und Asteriscus ohne Beschädigung des Utriculus und der Ampullen getrennt zu exstirpieren.

Die Ampulle des hinteren vertikalen Bogenganges bleibt bei beiden Eingriffen unversehrt und muß eventuell gesondert entfernt werden.

Es war nun meine Aufgabe, so operierte Tiere einerseits in ihrem spontanen Verhalten zu beobachten, besonders aber sie auf das Vorhandensein bzw. Fehlen der einzelnen Testreflexe zu prüfen.

### Methodik.

Da in der gleichzeitigen Veröffentlichung von v. FRISCH u. STETTER (29) eine ausführliche Beschreibung der auch bei meinen Untersuchungen angewandten Operationsmethode erfolgt, kann ich mich an dieser Stelle auf die Angabe des Wesentlichsten beschränken.

Bei der Entfernung der Pars superior (Utriculus mit zwei Ampullen) wird der Schädel in dem vom vorderen vertikalen und vom horizontalen Bogengang eingeschlossenen Winkel mit einer Zahnbohrmaschine angebohrt. Mit einer feinen Pinzette oder mit feinen, aus Insektennadeln gebogenen Häkchen kann jetzt unter Kontrolle des Auges (Binokularlupe) der Utriculus mit dem Lapillus zugleich mit den Ampullen des vorderen vertikalen und des horizontalen Bogenganges mit mehr oder weniger langen Bogengangsstücken meist ohne nennenswerte Blutung herausgehoben werden.

Die Kontrolle auf Schnittserien<sup>1</sup> hat gezeigt, daß von diesem Eingriff nur die genannten Labyrinthteile betroffen werden, während das übrige Labyrinth vom „Sinus superior“<sup>2</sup> ab unversehrt bleibt; sollte die Operation von einer stärkeren Blutung gefolgt sein, so dringt das Blut höchstens durch den hinteren vertikalen Bogengang bis zur hinteren Ampulle vor.

Die Entfernung der hinteren Ampulle erfolgt ebenfalls durch ein Bohrloch im Schädeldach, bereitet jedoch erheblich größere Schwierigkeiten. (Dieser Eingriff, der an einem Versuchstier ausgeführt wurde, und, wie die Schnittserie zeigt, beiderseits geglückt ist, hat sich im Laufe der Untersuchung als überflüssig erwiesen.)

Die bei den Operationen entfernten Labyrinthteile wurden gewöhnlich fixiert und mit Boraxkarmin angefärbt unter Kanadabalsam aufbewahrt, so daß zusammen mit den Schnittserien eine doppelte Kontrolle des Operationserfolges möglich war.

<sup>1</sup> Fixierung und Entkalkung: nach NAKAMURA; Einbettung über Methylbenzoat-Celloidin, Färbung: Hämatein-IDE, Eosin.

<sup>2</sup> Über anatomische Verhältnisse im Elritzenlabyrinth vgl. WOHLFAHRT (89).

Die Entfernung der Pars inferior (Sacculus—Lagena) habe ich selbst nicht ausgeführt und verweise deshalb ausschließlich auf die Beschreibung der Methode in der oben zitierten Arbeit (29). Die Versuchstiere, an denen dieser Eingriff vorgenommen war, wurden mir von Herrn Prof. v. FRISCH in freundlicher Weise zur Prüfung überlassen.

*Das Verhalten sehender Elritzen nach einseitiger Entfernung der Pars superior.*

Nach Prüfung auf die normale Reflextüchtigkeit wurde bei 15<sup>1</sup> sehenden Fischen die Pars superior teils links-, teils rechtsseitig entfernt.

Beobachten wir zunächst das spontane Verhalten eines dieser Tiere:

*Stadium 1:* Beim allmählichen Erwachen aus der Narkose beginnt sich der Körper des Fisches nach der operierten Seite hin zu krümmen (operierte Seite konkav). Dabei zeigen Flossen und Augen eine Zwangshaltung, wie sie ein normales Tier nach einer Drehung um 90° zur gesunden Seite als Lagereflex zeigen würde: d. h. die Brustflosse der gesunden Seite ist ventralwärts, die der operierten Seite dorsalwärts abgelenkt; die Rückenflosse sowie der dorsale Flügel der Schwanzflosse neigen sich der gesunden, die Afterflosse, der ventrale Flügel der Schwanzflosse sowie beide Bauchflossen der operierten Körperseite zu. Dabei zeigen die Flossen die bekannten Verdrillungen.

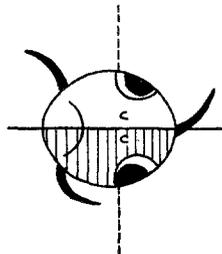


Abb. 14. Operierte Seite schraffiert.

Das Auge der operierten Seite zeigt eine deutliche ventrale, das der gesunden Seite eine allerdings viel schwächere dorsale Ablenkung (vgl. Abb. 14). Der Fisch liegt auf der operierten Seite.

Kurz nach dem Erwachen aus der Narkose beginnt der Fisch zu schwimmen. Da hierbei die einer passiven Drehung zur *gesunden* Seite hin entsprechende Zwangshaltung der Flossen beibehalten wird, so ist die natürliche Folge ein ständiges „Rollen“ des Fisches über die *operierte* Seite.

Wenn der Fisch wieder auf den Boden des Aquariums gelangt, so bleibt er dort mit verstärkter Zwangshaltung auf der operierten Seite liegen. Dabei zeigen die Augen besonders gut einen nur kurz nach der Operation auftretenden Nystagmus von niederer Frequenz (ein Schlag in 2—3 Sek.) mit der schnellen Komponente zur gesunden Seite (Auge der gesunden Seite kaudalwärts, das der operierten Seite nasalwärts).

*Stadium 2:* Kurze Zeit nach der Operation, bei manchen Tieren schon nach wenigen Minuten, läßt die Körperkrümmung nach und zugleich ver-

<sup>1</sup> Die Zahlen beziehen sich nur auf die ausführlich protokollierten Fälle. Gewöhnlich wurden mehr Tiere der betreffenden Art beobachtet und geprüft.

sucht der Fisch, sich am Boden des Aquariums zur Bauchlage aufzurichten. Er ruht dann in dieser Lage, auf die Brustflossen gestützt, den nur noch leicht gekrümmten Körper zur operierten Seite hin geneigt. Die Zwangshaltung der Flossen hat ebenfalls nachgelassen und macht sogar manchmal schon einer Flossenhaltung Platz, die der leicht zur operierten Seite hin geneigten Lage tatsächlich entspricht.

Das Auge der operierten Seite zeigt nur noch eine schwache Ablenkung. Das Auge der gesunden Seite steht normal. Dagegen ist ein dauerndes Hin- und Herschwenken der Augen in der Horizontalebene zu beobachten. Da beide Phasen dieser koordinierten Pendelbewegung mit gleicher Geschwindigkeit ablaufen, so ist eine Verwechslung mit dem oben geschilderten, unmittelbar nach der Operation auftretenden Nystagmus unmöglich. In diesem Stadium sind die Fische bewegungs-scheu.

Erheben sie sich jedoch vom Boden des Aquariums, so gelingt es ihnen mit der Zeit immer besser, normal zu schwimmen. An einem leichten Pendeln des Körpers um die Längsachse, sowie an vorsichtigen, fast tastenden Wendungen ist jedoch ein operiertes von einem normalen Tier noch leicht zu unterscheiden.

Erschreckt man ein solches Tier oder versetzt man es durch Reichen von Futter in Erregung, so beginnt es sofort wieder um die Längsachse rollend zu schwimmen, worauf es sich meist ermattet zum Boden niederläßt, um dort auf der operierten Seite liegen zu bleiben. Dabei treten die Zwangshaltungen der Flossen und Augen, manchmal sogar die Körperkrümmung, wieder auf. Kurz darauf erhebt sich das Tier wieder zur Bauchlage und die Übung im normalen Schwimmen nimmt ihren Fortgang.

Häufig sind auch zu schnelle Wendungen nach *rechts oder links*, bei denen der Körper, weit über das gewollte Ziel hinausschießend, sich ein- oder mehreremal im Kreise bewegt (Reitbahnbewegungen), der unmittelbare Anlaß zum Verlust der Orientierung und damit zum Rückfall in die Rollbewegung. Diese Kreisbewegungen erfolgen anfangs meist zur operierten, später immer mehr auch zur gesunden Seite hin!

*Stadium 3:* Bei den täglichen Fütterungen zeigt sich, daß die Fische, deren Bewegungsscheu völlig nachgelassen hat, immer zielsicherer auf das Futter zuschwimmen und auch durch keinen Schreck mehr zum Rollen zu bringen sind. Nur eine gelegentlich mißglückende Wendung in der Horizontalebene, die zu einer halben oder ganzen Kreisbewegung führt, zeugt noch von dem Eingriff.

Schließlich (die Beobachtung der Fische erstreckte sich zum Teil über 4 Monate) verschwindet auch diese letzte Anomalie und eine Unterscheidung von normalen Tieren ist durch die bloße Beobachtung des spontanen Verhaltens nicht mehr möglich.

Die Folgen der einseitigen Entfernung der Pars superior scheinen völlig überwunden zu sein.

*Reflexanalyse*: In jedem der drei beschriebenen Stadien wurden nun die Fische zur Prüfung auf die labyrinthären Reflexe den passiven Drehungen um die drei Körperachsen unterworfen.

Wir bezeichnen im folgenden die Prüfung auf die Reflexe bei Drehung um die Längsachse mit „A“, die Prüfung auf die Reflexe bei Drehung um die Querachse mit „B“ und die Prüfung auf der Drehscheibe (Drehung um die Vertikalachse) mit „C“.

*Stadium 1* (nach dem Erwachen aus der Narkose).

A: In der Ausgangsstellung „Rücken oben“, sowie bei Drehung zur gesunden und zur operierten Seite und in allen in dieser Drehebene zur Schwerkraft geneigten Lagen verharren die Flossen und Augen in der als unmittelbare Folge der Operation beschriebenen Zwangshaltung.

B: Die Raddrehung der Augen ist bei Drehung in beiden Richtungen so schwach, daß sie besonders an dem stark ventralwärts abgelenkten Auge der operierten Seite nur mit Mühe festgestellt werden kann.

C (der Fisch ist im Halter gefesselt): Weder bei Drehung nach der operierten, noch bei Drehung nach der gesunden Seite ist ein Nystagmus zu beobachten. Der nur kurz nach der Operation auftretende Spontan-nystagmus ist, wenn noch vorhanden, durch die Drehung nicht zu beeinflussen. Dasselbe gilt von den beschriebenen Pendelbewegungen der Augen.

*Stadium 2* (Stadium der ersten normalen Schwimmversuche).

A: In der Ausgangsstellung „Rücken oben“ ist die Zwangshaltung der Flossen und die ventrale Abweichung des Auges der operierten Seite noch deutlich erhalten (vgl. Abb. 15). Dreht man nun den Fisch zur ge-

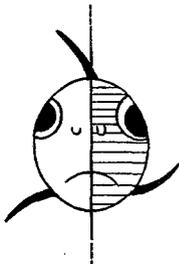


Abb. 15. Operierte Seite schraffiert.

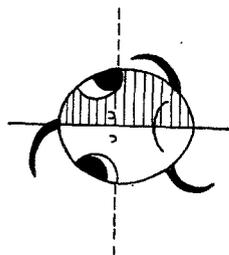


Abb. 16. Operierte Seite schraffiert.

sunden Seite, so wird durch eine Schwenkung der Flossen die Zwangshaltung verstärkt. Das Auge der operierten Seite wird noch stärker ventral, das Auge der gesunden Seite, das in der Normalstellung fast gerade stand, mit normaler Stärke dorsal abgelenkt.

Stopppt man die Drehung der Seitenlage auf der gesunden Seite, so verharren die Flossen und Augen in dieser Haltung (vgl. Abb. 16).

Dreht man den Fisch jedoch aus der Normalstellung zur *operierten* Seite, so beobachtet man im Gegensatz zum Stadium I (in dem die Zwangshaltung bei Drehung nach beiden Seiten erhalten blieb) den Ansatz zu einem normalen Flossendrehreflex. Die Flossen schwenken gegen die Richtung der Zwangshaltung der Drehung voraus (vgl. Abb. 17).

Stoppt man die Drehung in der Seitenlage auf der operierten Seite, so kehren die Flossen meist sofort, sicher aber nach kurzer Latenzzeit, zur entgegengesetzten Zwangshaltung zurück. Ein normaler Lagereflex der Flossen ist also nicht zu beobachten. Allerdings ist in dieser Lage die Zwangshaltung der Flossen und des Auges der operierten Seite wesentlich schwächer als in der Normallage oder gar in der Lage auf der gesunden Seite. Das Auge der gesunden Seite steht gerade (vgl. Abb. 18).

B: Beide Augen zeigen wieder normale Raddrehungen. Dabei ist auch der geschilderte ruckartige Ablauf im zweiten und dritten Qua-

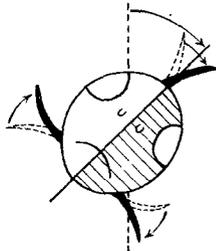


Abb. 17. Operierte Seite schraffiert.

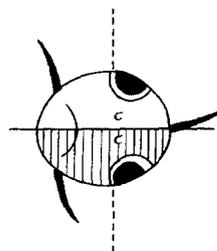


Abb. 18. Operierte Seite schraffiert.

dranten normal zu beobachten. Dreh- und Lagereflexe für die Drehung um die Querachse sind also erhalten.

C (der Fisch ist im Halter gefesselt): Die Augen beantworten nun sowohl die Drehung nach der gesunden als auch nach der operierten Seite mit entsprechenden Nystagmusschlägen, die jedoch sowohl an Frequenz (manchmal nur ein Schlag bei Beginn der Drehung) als auch an Stärke weit hinter der normalen Reaktion zurückbleiben.

*Stadium 3* (die Fische verhalten sich freischwimmend wie normale Tiere; die Prüfung erfolgt 2 Monate nach der Operation).

A: In der Ausgangsstellung „Rücken oben“ ist die Haltung der Flossen und Augen bei einem Teil der Fische völlig normal, andere Tiere zeigen noch eine schwache Zwangshaltung, die uns verrät, auf welcher Seite der Eingriff vorgenommen wurde.

Sowohl auf Drehung zur gesunden als auch zur operierten Seite erfolgen nun stets normale Drehreflexe der Flossen, die beim Stoppen der Drehung in gewohnter Weise in den entsprechenden Lagereflex übergehen. Die kompensatorische Augenabweichung ist jedoch in den nach der operierten Seite hin geneigten Lagen bei beiden Augen geschwächt (vgl. Abb. 19):

Einen weiteren Hinweis für eine in diesem Stadium noch erhaltene Asymmetrie in der Stärke der Reflexe gibt uns ein Versuch, in dem der Fisch in beiden Richtungen einer Drehung von  $360^\circ$  unterworfen wird. Im Gegensatz zum normalen Tier kann hier bei Drehung mit der gesunden Seite voran der entsprechende Drehreflex während der ganzen Umdrehung erhalten bleiben, ohne beim Durchgang durch die Rückenlage ( $180^\circ$ ) von einem ihm nun entgegengesetzten Lagereflex überdeckt zu werden, wie wir das bei den Beobachtungen an normalen Tieren feststellten und wie es auch bei unserem Tier während der Drehung mit der operierten Seite voran pünktlich eintritt.

Im gleichen Sinne ist die Beobachtung zu werten, daß beim Aufrichten aus der Seitenlage der gewöhnlich vom Lagereflex überdeckte Drehreflex bedeutend leichter sichtbar zu machen ist, wenn man den Fisch aus einer um  $\approx 45^\circ$  zur operierten Seite geneigten Lage bis fast zur Normalstellung empor aufrichtet (vgl. S. 823).

Im ersten Teil der Arbeit schilderte ich eine Versuchsanordnung, die es ermöglicht, die Fische bei Drehung um die vertikal stehende Längsachse ohne Veränderung ihrer Lage zur Schwerkraft auf die reinen Drehreflexe zu prüfen (vgl. S. 824).

Die operierten Tiere wurden nun auch auf diese Weise geprüft. Es zeigte sich dabei, daß auch die reinen Drehreflexe der Flossen bei Drehung nach beiden Seiten leicht hervorzurufen sind, wobei es auch möglich war, bei beiden Drehrichtungen die entsprechenden Nachreflexe zu beobachten.

Auch hier schienen allerdings die Drehreflexe bei Drehung zur operierten Seite quantitativ benachteiligt, während die Nachreflexe nach Drehung zur gesunden Seite schwächer ausfielen.

Ob es sich bei dieser Asymmetrie der Reflextätigkeit um die Wirkung einer noch anhaltenden Tendenz zu der geschilderten Zwangshaltung handelt, ist hier objektiv nicht zu entscheiden, jedoch keineswegs von der Hand zu weisen.

Daß diese Tendenz tatsächlich vorhanden ist, geht allein schon aus der Beobachtung hervor, daß verschiedene im Halter gefesselte Fische, wie beschrieben, diese Zwangshaltung schon in der Normalstellung zeigen, bevor sie den Drehversuchen unterworfen werden. Sie verstärkt sich außerdem, wenn man einen solchen Fisch durch eine Erschütterung der Kuvette erschreckt, um allerdings sofort wieder abzunehmen bzw. zu verschwinden.

B: Der Ablauf der Raddrehungen ist in beiden Drehrichtungen beiderseits völlig normal.

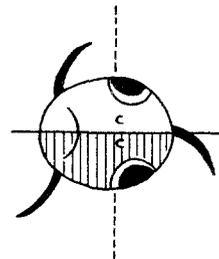


Abb. 19. Operierte Seite schraffiert.

C: Im Halter gefesselte Fische zeigen während der Drehung nach beiden Richtungen einen allerdings immer noch geschwächten Nystagmus. Ein Nachnystagmus ist bei sehenden Tieren nicht zu erwarten.

Folgende Übersichtstabelle zeigt die Resultate der Reflexanalyse in den beschriebenen drei Stadien nebeneinander.

Tabelle 3. A:

Stadium	Drehung zur gesunden Seite		Drehung zur operierten Seite	
	Drehreflex	Lagereflex	Drehreflex	Lagereflex
1	—	—	—	—
2	+	(+) (deutliche Verstärkung der Zwangshaltung)	+	(-) (deutliche Abschwächung der Zwangshaltung)
3	+	+	+	+ (Augen schwächer)

B:

C:

Stadium	Raddrehung	Drehung zur gesunden Seite		Drehung zur operierten Seite	
		N.	(NN.)	N.	(NN.)
1	(+) (sehr schwach)	—	(-)	—	(-)
2	+	+	(-)	+	(-)
3	+	+	(-)	+	(-)

N. = Nystagmus, NN. = Nachnystagmus (bei sehenden Tieren nicht zu erwarten).

Es zeigt sich also eine mit der Zeit eintretende fast vollständige Wiederaufnahme normaler Reflextätigkeit.

Bevor wir jedoch die Frage diskutieren können, ob es sich dabei um eine Funktionsübernahme durch das verbleibende Labyrinth der gesunden Seite oder um eine Funktion der verbleibenden Pars inferior des operierten Labyrinthes handelt, muß zunächst einmal der bei diesen sehenden Tieren naheliegende Verdacht einer rein optischen Kompensation der labyrinthären Ausfallserscheinungen untersucht werden.

Diesem Zweck diente eine Versuchsreihe, bei der die einseitige Ausschaltung der Pars superior an *geblendeten* Tieren vorgenommen wurde.

*Das Verhalten geblendeter Elritzen nach einseitiger Entfernung der Pars superior.*

Da bei der Drehung sowohl um die Querachse, als auch um die Vertikalachse die einzig sicheren Testreaktionen Augenreaktionen sind, so

war es unumgänglich notwendig, daß neben Tieren, die durch Exstirpation beider Augen geblendet waren, auch Fische untersucht wurden, bei denen durch beiderseitige Optikusdurchschneidung das Sehvermögen ausgeschaltet war, ohne daß die Beweglichkeit der Augen durch diesen Eingriff beeinträchtigt wurde.

Wie ich im ersten Teil der Arbeit schon andeutete, bereitet diese Operation wegen der Kleinheit der Elritze erhebliche Schwierigkeiten.

*Methodik.*

Die Fische werden dabei in Urethannarkose in der Operationswanne festgelegt. Darauf wird die Orbita durch einen über dem dorsalen Augenrand geführten Hautschnitt eröffnet. Zieht man nun das Auge vorsichtig etwas nach außen, so kann man hinter das Auge in die Orbita sehen. (Binokularlupe mit Spezialbeleuchtung.) Während man mit der einen Hand das Auge mit Hilfe der Pinzette in dieser Lage festhält, kann man mit der anderen Hand vorsichtig eine feine, gebogene Hautschere in die Orbita einführen. Schiebt man mit der zunächst geschlossenen Schere die das Auge umgreifenden Muskeln unter möglicher Schonung der zu ihnen führenden Nerven etwas zurück, so sieht man in der Tiefe den Optikus nebst einem dicht neben ihm verlaufenden Blutgefäß. Jetzt muß die Schere in der Orbita leicht geöffnet und der Optikus mit *einem* Schnitt durchtrennt werden. Unbedingte Voraussetzung für das Gelingen der Operation ist die Schonung des den Augennerven begleitenden Blutgefäßes.

Da die optische Kontrolle des Operationserfolges durch die Enge des Gesichtsfeldes sehr erschwert ist, so kommt es häufig vor, daß die Durchschneidung des Optikus nur teilweise gelingt. Bei diesen Fischen ist die Sehfähigkeit, wie sich an ihrem Verhalten bei den Fütterungen und an ihrer dunklen Färbung nachweisen läßt, stark herabgesetzt.

Ein zuverlässiges Anzeichen für die Blindheit bzw. für eine starke Beeinträchtigung der Sehfähigkeit ist das Auftreten des Nachnystagmus nach Drehungen um die Vertikalachse, der bei normal sehenden Tieren durch sofortiges Fixieren eines festen Punktes unterdrückt wird.

Für die Labyrinthexstirpation wurden nur solche Tiere verwendet, bei denen in mehrmaliger Prüfung der normale Ablauf aller Augenreaktionen, besonders der erwähnte Nachnystagmus, in voller Stärke festgestellt werden konnte.

Zur Untersuchung kamen 19 Tiere, 12 waren durch Exstirpation beider Augen geblendet, bei 2 Tieren war nachweislich der Optikus beiderseits völlig durchschnitten (Schnittserien) und bei 5 Tieren das Sehvermögen durch Verletzung der Augennerven stark herabgesetzt. Die Ausschaltung der Pars superior wurde teils rechts-, teils linksseitig vorgenommen.

Nach dem Erwachen aus der Narkose sind nun an diesen Tieren die gleichen Erscheinungen zu beobachten, die wir bei sehenden Tieren kennen gelernt haben. Der Körper ist zur operierten Seite hin gekrümmt; Flossen und Augen zeigen die beschriebene Zwangshaltung. Jeder Schwimmversuch führt zu heftigem Rollen über die operierte Seite (Stadium 1). Während aber die sehenden Tiere sich schon nach einigen Minuten zur Bauchlage aufrichten, um aus dieser Lage heraus die ersten normalen Schwimmversuche zu machen, vergehen bei unseren Tieren ge-

wöhnlich Tage, ja Wochen, bis es ihnen gelingt, auf die Brustflossen gestützt, aufrecht am Boden des Aquariums zu ruhen. Bis dahin liegen sie stets mit mehr oder weniger starker Körperkrümmung auf der operierten Seite. Die Zwangshaltungen der Flossen und Augen dauern dabei in alter Stärke an.

Allmählich versuchen jedoch auch diese Fische, allerdings lange Zeit stets nur im Kontakt mit dem Boden oder den Aquariumswänden, in aufrechter Stellung vorwärts zu schwimmen. Dabei ist der Körper leicht zur operierten Seite geneigt, die Bewegungen sind vorsichtig und tastend. Zu schnelle Wendungen führen auch hier zu mehrmaligen Kreisbewegungen in der Horizontalebene, und zwar ebenfalls *sowohl zur operierten als zur gesunden Seite* (Stadium 2).

Schließlich gelingt es den meisten Tieren, auch frei im Wasser normal zu schwimmen. Häufige Rückfälle ins Rollen sind dabei anfangs die Regel, besonders wenn die Tiere auf irgendeine Weise erschreckt werden. Diese Rückfälle werden jedoch immer seltener, um endlich bei manchen Tieren völlig auszubleiben. Diese Tiere schwimmen dann vollkommen normal (Stadium 3).

Die zeitlichen Abstände zwischen den einzelnen Stadien sind außerordentlich verschieden. Von den 19 untersuchten Tieren können 2 Tiere schon am Tage nach der Operation zeitweilig sogar ohne Kontakt mit dem Boden normal schwimmen, während bei 5 Tieren noch nach 2 Monaten Rückfälle zum „Rollen“ recht häufig sind. 2 Tiere, die während der ganzen Beobachtungszeit, abgesehen von den Bewegungsstörungen, einen völlig gesunden Eindruck machen, haben nach  $1\frac{1}{2}$  Monaten noch nicht einmal gelernt, im Kontakt mit dem Boden normal zu schwimmen.

Ein Vergleich der Schnittserien des tüchtigsten und der beiden ungeschicktesten Tiere ergab keinen Anhaltspunkt für eine Verschiedenheit des Operationserfolges. Der Fisch mit der kürzesten Lernzeit war durch Exstirpation beider Augen geblendet, unter den Tieren mit der längsten Lernzeit befand sich auch eines, bei dem infolge nur teilweiser Durchschneidung des Optikus möglicherweise ein Rest von Sehvermögen vorhanden war.

Die Beobachtung des spontanen Verhaltens geblendeter Tiere hat also ergeben, daß auch sie nach einseitiger Entfernung der Pars superior imstande sind, allerdings meist erst nach längerer Zeit, die normale Schwimmfähigkeit wieder zu erlangen.

*Reflexanalyse:* Fortschreitend mit dem immer sichereren Erwerb normaler Schwimmfähigkeit nimmt auch die Reflextüchtigkeit allmählich zu. Da die Übergangsstadien, abgesehen von einem viel länger anhaltenden Überwiegen der Zwangshaltung (Stadium 1), den bei sehenden Tieren zu beobachtenden entsprechen, sollen hier nur die *optimalen* Resultate der Reflexanalyse ausführlich geschildert werden.

Im Fischhalter gefesselt zeigen *alle* Tiere in der Normallage „Rücken oben“ die Zwangshaltung der Flossen und Augen. (Es war dies im Stadium 3 nur bei einem Teil der sehenden Fische, und zwar in bedeutend schwächerem Maße, der Fall.)

A (Drehung um die Längsachse): Bei Drehung nach der *gesunden* Seite sind Dreh- und Lagerreflexe normal, jedoch ist hier in der Seitenlage stets eine Verstärkung der normalen Kompensationsstellungen der Flossen und Augen zu beobachten.

Bei sehenden Tieren war nun (im Stadium 3) auch bei Drehung zur operierten Seite ein deutlicher Dreh- und Lagerreflex der Flossen und sogar eine allerdings meist schwache Kompensationsstellung der Augen festzustellen.

Im Gegensatz dazu beantworten die blinden Tiere die Drehung zur operierten Seite zwar auch mit einem deutlichen Drehreflex, die zur operierten Seite geneigten Lagen aber nur in wenigen Fällen mit der entsprechenden Kompensationsstellung der Flossen. Flossen und Augen stehen in diesen Lagen meist *neutral*, d. h. so wie beim normalen Tier in der Lage „Rücken oben“ (vgl. Abb. 20). Da die Einstellung dieser Neutralhaltung entgegen der in der Normalstellung noch anhaltenden Zwangshaltung erfolgt, möchte ich auch sie im Sinne eines Lagerreflexes positiv werten.

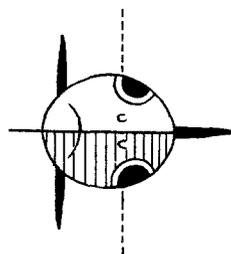


Abb. 20. Operierte Seite schraffiert.

Die auf S. 837 beschriebenen Versuche (Drehung um  $360^\circ$ , Aufrichten aus geneigten Stellungen zur Normalstellung, Drehung um die vertikal stehende Längsachse) zeigten, abgesehen von einer bedeutend stärkeren Asymmetrie der Reflextätigkeit in Richtung der Zwangshaltung, nichts Neues. Es gilt auch hier, was an jener Stelle über die eventuelle Ursache dieser Asymmetrie gesagt wurde.

B: Die auf Drehung um die Querachse erfolgenden Augenraddrehungen sind auch bei blinden Fischen erhalten.

Da bei dieser Drehung um die Querachse (Kopf nach oben, Kopf nach unten) die Lage des Körpers in Bezug auf die Vertikale stets unverändert normal bleibt (Rücken senkrecht nach oben bzw. senkrecht nach unten), so sind die Raddrehungen meist von der bei blinden Fischen in dieser Lage lange vorhandenen Vertikalabweichung überlagert. (Das gilt besonders für das Auge der operierten Seite.) Daraus folgt eine merkliche Schwächung dieses Augenreflexes.

Bei Tieren mit geringer Vertikalabweichung verlaufen dagegen die Raddrehungen fast mit normaler Intensität und Deutlichkeit.

C: Die sehenden Tiere hatten die Drehung um die Vertikalachse in

*beiden* Drehrichtungen mit einem zwar schwachen, aber doch deutlichen Nystagmus beantwortet. Auch die geblendeten Tiere zeigen im Stadium optimaler Reflextüchtigkeit diesen Nystagmus *sowohl bei Drehung zur gesunden als zur operierten Seite*.

Der nach dem Stoppen der Drehung bei blinden Tieren zu beobachtende Nachnystagmus ist ebenfalls erhalten und erfolgt nach Drehung in *beiden* Richtungen. Nystagmus und Nachnystagmus sind jedoch im Vergleich zu normalen Tieren geschwächt.

Die bei Drehung in der Horizontalebene zu beobachtenden Testreaktionen der Augen sind also auch nach Ausschaltung der optischen Orientierung bei Drehung in *beiden* Richtungen erhalten.

Diese Resultate stehen zunächst im Widerspruch zu den Beobachtungen, die TRENDELENBURG u. KÜHN (82) an Reptilien und neuerdings MAIN (57) an Amphibien machten. Bei diesen Tieren fällt nach einseitiger Labyrinthexstirpation der Kopfnystagmus (bzw. der Kopfdrehreflex) aus, wenn man sie bei geschlossenen Augen zur *operierten* Seite dreht, während bei Drehung zur *gesunden* Seite ein völliges Fehlen der Nachreaktionen zu verzeichnen ist.

Es war mir nun interessant, daß auch meine blinden Tiere, allerdings nur in der ersten Zeit nach der Operation, ein ähnliches Verhalten zeigten. Der Drehnystagmus der Augen war in diesem Stadium nur bei Drehung zur *gesunden*, der Nachnystagmus nur nach Drehung zur *operierten* Seite zu beobachten. (In der entsprechenden Richtung verläuft übrigens auch der Spontannystagmus, den ich als unmittelbare Operationsfolge beschrieben habe.)

Bei einem Fisch, der schon die Drehung nach beiden Seiten mit Nystagmus und Nachnystagmus beantwortete, war der Nystagmus bei Drehung zur *gesunden*, der Nachnystagmus nach Drehung zur *operierten* Seite den entgegengesetzten Reaktionen an Stärke und Frequenz überlegen.

Nebenhstehende Tabelle gibt einen Überblick über sämtliche Resultate der Reflexanalyse bei geblendeten Tieren nach einseitiger Ausschaltung der Pars superior.

Ein Vergleich der Ergebnisse bei sehenden und blinden Tieren zeigt, daß in ihrem Gesamtverhalten keine prinzipiellen Unterschiede bestehen.

*Somit ist der Verdacht einer dauernden rein optischen Kompensation des einseitigen Ausfalles der Pars superior widerlegt.*

Daß jedoch die optische Orientierung nicht ganz ohne Einfluß auf das Verhalten einseitig operierter Tiere ist, geht zunächst schon daraus hervor, daß die sehenden Tiere sämtliche Folgen des Eingriffes, besonders die Zwangshaltung und die damit verbundenen Bewegungsstörungen, schneller und sicherer überwinden lernen.

Tabelle 4. A:

Stadium	Drehung zur gesunden Seite		Drehung zur operierten Seite	
	Drehreflex	Lagereflex	Drehreflex	Lagereflex
1	—	—	—	—
2	+	(+) (deutliche Ver- stärkung der Zwangshaltung)	+	(-) (geringe Ab- schwächung der Zwangshaltung)
3	+	+	+	(+) (Flossen und Augen meist neutral)

B:

C:

Stadium	Raddrehung	Drehung zur gesunden Seite		Drehung zur operierten Seite	
		N.	NN.	N.	NN.
1	—	—	—	—	—
2	+ (schwach)	+	—	—	+
3	+ (stärker)	+	+	+	+

Aufschlußreich in dieser Hinsicht ist auch das Resultat des folgenden Versuches: Vier sehende, einseitig operierte Tiere, die in gewohnter Weise nach kurzer Zeit normal schwimmen gelernt hatten, und deren Reflextätigkeit im Sinne Tabelle 3, Stadium 3 verlief, wurden nach einer Beobachtungszeit von 3 Monaten durch Exstirpation beider Augen geblendet.

Sie schwammen auch nach diesem Eingriff völlig normal. Die Reflexanalyse (es konnten allerdings nur die Flossenreaktionen bei Drehung um die Längsachse geprüft werden) zeigte, daß auch die Reflextüchtigkeit ungeschwächt erhalten war. So war z. B. in der Seitenlage auf der operierten Seite ein *deutlicher* Lagereflex sämtlicher Flossen zu verzeichnen (vgl. Abb. 19). Blind operierte Tiere zeigen in dieser Lage in den meisten Fällen nur die geschilderte Neutralhaltung der Flossen (und Augen) (vgl. Tabelle 4, Stadium 3 und Abb. 20).

Aus diesem Versuch geht zweierlei hervor. Zunächst spricht auch er entschieden gegen eine rein optische Kompensation des labyrinthären Ausfalles. Weiter gibt er uns jedoch einen Anhalt dafür, daß die Möglichkeit optischer Orientierung nicht ganz ohne Einfluß auf diese Kompensation ist. Sie unterstützt den Wiedererwerb der normalen Reflextätigkeit und festigt die erworbenen Reflexe. Ein weiteres Hilfsmittel

sind dabei die Berührungsreize an der Bauchseite, die, wie geschildert, besonders bei blinden Tieren dazu beitragen, die aufrechte Lage bei den ersten normalen Schwimmversuchen zu kontrollieren.

Nachdem auf diese Weise sichergestellt ist, daß die beobachtete Kompensation der Ausfallserscheinungen nach einseitiger Entfernung der Pars superior *labyrinthären* Ursprungs ist, kann die Lösung der Frage in Angriff genommen werden, welche Labyrintheinheiten dabei beteiligt sind.

Es bestehen, wie schon einmal angedeutet, zunächst zwei Möglichkeiten. Entweder es handelt sich um eine Funktionsübernahme durch das Labyrinth der gesunden oder durch die bei dem Eingriff unversehrt bleibende Pars inferior auf der operierten Seite. Schließlich wäre noch an eine Beteiligung der auf der operierten Seite stehenbleibenden hinteren Ampulle zu denken. Der Lösung dieser Fragen dienten die folgenden Versuche.

*Das Verhalten sehender und geblendeter Elritzen nach doppelseitiger Entfernung der Pars superior.*

a) Sehende Tiere.

Bei 10 sehenden Fischen wurde die Pars superior in *einem* Operationsgang beiderseits entfernt.

*Stadium 1.* Nach dem Erwachen aus der Narkose liegen die Fische in rechter oder linker Seitenlage auf dem Boden des Aquariums. Der Körper ist gestreckt, jedoch ist der Schwanz schwach nach ventral abgelenkt. Flossen und Augen stehen gerade.

Sehr bald gelingt es diesen Tieren, sich zur Bauchlage aufzurichten. In dieser Lage verharren sie nun eine Zeitlang, wobei man recht deutlich die schon bei der Besprechung der einseitig operierten Tiere geschilderte Pendelbewegung der Augen beobachten kann. Erheben sie sich jedoch vom Boden des Aquariums, so schwimmen sie völlig desorientiert mit wilden Taumelbewegungen, die so heftig ablaufen, daß es dem Beobachter nicht ohne weiteres gelingt, die Bewegungsvorgänge zu analysieren. Vorherrschend sind Kreisbewegungen abwechselnd nach der rechten und linken Körperseite, die einander meist schon nach einer halben Umdrehung des Körpers ablösen. Diese Kreisbewegungen finden wahllos in allen Ebenen des Raumes, auch in Rückenlage, statt. Manchmal werden sie jedoch durch Rollungen abwechselnd über die rechte und die linke Seite unterbrochen. Sämtliche Bewegungsarten lösen sich in bunter Reihe ab.

Die schwer zu beobachtenden Bewegungsstörungen ließen sich in einer Filmaufnahme gut festhalten.

Abb. 21—25 zeigen einige charakteristische Momentausschnitte aus

diesem Film<sup>1</sup> Abb. 21 zeigt ein doppelseitig operiertes Tier während einer halben Kreisbewegung nach der linken Körperseite, die in einer vertikalen Ebene erfolgt.

Abb. 22 zeigt dasselbe Tier kurz darauf bei einer halben Kreisbewegung zur rechten Körperseite. Auch diese Bewegung erfolgt in



Abb. 21.



Abb. 22.



Abb. 23.

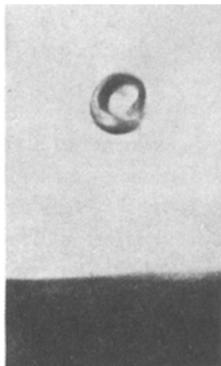


Abb. 24.

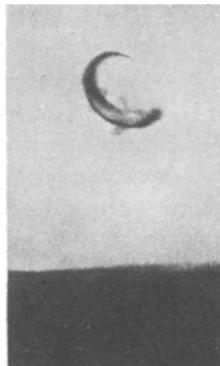


Abb. 25.

Abb. 21—25. Filmausschnitte zur Analyse der Taumelbewegung nach beiderseitiger Ausschaltung der Pars superior. Nähere Erklärung im Text.

vertikaler Ebene. (Die Aufnahmen zeigen das Tier in Rücken- bzw. Seitenansicht.)

Eine in vertikaler Ebene ablaufende totale Kreisbewegung zeigen drei weitere im Film unmittelbar aufeinander folgende Bilder (Abb. 23—25).

Interessant ist die dabei zu beobachtende äußerst starke Krümmung

<sup>1</sup> Das im Film aufgenommene Tier ist durch Exstirpation beider Augen geblendet. Die Bewegungsstörungen verlaufen in unserem Falle bei sehenden und geblendeten Tieren gleich.

des Fisches (Abb. 24). (Die Aufnahmen zeigen das Tier in Bauchansicht, die Kreisbewegung erfolgt also nach rechts.)

Am Ende der wilden Taumelanfälle sinken die Tiere meist kraftlos und erschöpft schnell atmend zu Boden, wo sie dann in Seitenlage liegen bleiben, um sich jedoch bald wieder zur Bauchlage aufzurichten.

*Stadium 2*: Einige Tage nach der Operation machen nun auch diese Tiere schon normale Schwimmversuche. Diese erfolgen vorsichtig tastend stets im Kontakt mit dem Boden oder den Wänden des Aquariums. Im freien Wasser taumeln die Fische immer noch in der beschriebenen Weise. Einigen Tieren gelingt es jedoch fast gleichzeitig, den meisten allerdings erst nach Wochen, auch im freien Wasser ohne Taumelbewegungen zu schwimmen. Die Bewegungen sind dabei unsicher und schwankend und jeder Schreck führt stets zu wildem Taumelschwimmen. Dieses Verhalten bleibt dann die ganze Beobachtungszeit hindurch unverändert bestehen.

*Reflexanalyse*: Im Stadium 1 fehlen bei Drehungen und Lageveränderungen in den drei Ebenen des Raumes die sämtlichen bekannten Reflexe der Flossen und Augen.

Im Stadium 2 (zeitweiliges normales Schwimmen) zeigen die Fische allein während der Drehung um die Längsachse schwache Flossenschwenkungen der Drehung voraus, die jedoch einen ziemlich spontanen Eindruck machen und an Empfindlichkeit weit hinter den Drehreflexen normaler Tiere zurückstehen. Alle übrigen Reflexe und damit auch alle Lagereflexe fehlen völlig.

In der Normalstellung „Rücken oben“ sind nun an manchen dieser doppelseitig operierten Tiere schwache Zwangshaltungen der Flossen nach der einen oder der anderen Seite zu beobachten, die sich bei jedem Schreck (Erschütterung der Kuvette) verstärken. Die Zwangshaltungen entsprechen den der einseitig operierten Tiere und können bei ein und demselben Fisch abwechselnd nach beiden Seiten auftreten. Ich habe aber beobachtet, daß meist die Tendenz der Zwangshaltung nach einer Körperseite überwiegt. Diese Zwangshaltungen werden bei den Drehversuchen während der ganzen Drehung unverändert beibehalten oder durch die im Stadium 2 auftretenden Flossenschwenkungen bei Drehung um die Längsachse verstärkt bzw. abgeschwächt. Sie sind es auch, die das abwechselnd nach beiden Seiten zu beobachtende Rollen während des Taumelschwimmens verursachen.

#### b) Geblendete Tiere.

Bei fünf durch Exstirpation beider Augen<sup>1</sup> geblendeten Tieren wurde ebenfalls in *einem* Operationsgang die Pars superior beiderseits ausgeschaltet.

<sup>1</sup> Eine Blendung durch Optikusdurchschneidung war hier nicht notwendig, da ja schon bei den beiderseits operierten *sehenden* Tieren sämtliche Augenreflexe fehlten.

Die nach der Operation auftretenden Zwangsbewegungen (Taumeln) sowie das damit verbundene Verhalten entsprechen den bei sehenden Tieren beobachteten Erscheinungen völlig.

*Diese Tiere lernen jedoch niemals mehr normal zu schwimmen.*

Im besten Falle gelingt das Aufrichten zur Bauchlage und im Anschluß daran einige vorsichtige, stets im engen Kontakt mit dem Boden erfolgende aufrechte Bewegungen. Im freien Wasser bleibt das Taumeln die ganze Beobachtungszeit hindurch in alter Stärke erhalten.

Die Prüfung auf die Reflextätigkeit zeigt, daß bei diesen Tieren nun auch die bei sehenden Fischen im Stadium 2 während der Drehung um die Längsachse zu beobachtenden Flossenschwenkungen fehlen<sup>1</sup>.

Blendet man doppelseitig operierte, sehende Tiere, die gelernt haben, in der beschriebenen Weise bisweilen normal zu schwimmen, so gehen sowohl diese normale Bewegungsweise als auch die erwähnten Flossenschwenkungen während der Drehung um die Längsachse verloren.

Daraus geht hervor, daß diese beiden Erscheinungen rein optisch bedingt waren.

*Bei blinden Tieren fehlen also nach doppelseitiger Entfernung der Pars superior sämtliche labyrinthären Reflexe.*

Bei dem Eingriff wurden, wie erwähnt, die Ampullen der hinteren vertikalen Bogengänge zunächst nicht entfernt. Der trotzdem zu beobachtende völlige Ausfall aller Gleichgewichtsfunktionen zwingt uns zur Annahme, daß die hinteren vertikalen Bogengänge — obwohl sie nach der Exstirpation des Utriculus erhalten bleiben und histologisch normal erscheinen — infolge der bei diesem Eingriff erlittenen Beschädigung nicht mehr imstande sind, zur Gleichgewichtserhaltung beizutragen.

Die Ampulle des hinteren vertikalen Bogengangs wurde zur Kontrolle bei einem geblendeten Fisch beiderseits extrahiert. An diesem Tier waren erwartungsgemäß keine anderen Erscheinungen zu beobachten.

Aus praktischen Gründen sowohl, als auch in der Absicht, die Fische zu schonen, habe ich in acht Fällen (es handelt sich um zwei sehende, ein durch Exstirpation beider Augen geblendetes und um fünf durch Optikusverletzung in ihrer Sehfähigkeit stark beeinträchtigte Tiere) die Pars superior zunächst auf der einen Seite und erst nach einer Zwischenzeit von einigen Tagen bzw. Wochen auf der anderen Seite entfernt.

Die Beobachtungen, die ich an diesen Tieren machte, waren zunächst überraschend:

Sie verhielten sich nach dem zweiten Eingriff einige Zeit stets so, als ob nur dieser an ihnen vorgenommen wäre. Eine starke, dem letzten Ein-

<sup>1</sup> Die bei den sehenden Tieren auch nach doppelseitiger Entfernung der Pars superior noch zu beobachtende Tendenz zur Zwangshaltung der Flossen nach der einen oder der anderen Seite (vgl. S. 846) ist auch bei den geblendeten Tieren festzustellen.

griff entsprechende Zwangshaltung der Flossen und Augen und davon abhängig ständiges Rollen über die zuletzt operierte Seite waren die Regel. Schließlich ließ die einseitige Zwangshaltung nach und die Rollbewegungen machten immer mehr dem regellosen Taumelschwimmen Platz.

Bei der Prüfung auf die Reflexe unterschieden sich die Tiere jedoch deutlich von nur einseitig operierten Fischen. Sie verhielten sich, abgesehen von der starken einseitigen Zwangshaltung, wie ich es für die in *einem* Operationsgang operierten sehenden und geblendeten Tiere beschrieb. Bei den durch Verletzung des Optikus in ihrem Sehvermögen stark beeinträchtigten Tieren konnte nun auch ein völliger Ausfall aller *Augenreflexe* festgestellt werden.

Bei der Durchsicht der Literatur fand ich eine Erklärung des oben geschilderten abnormen Verhaltens der in einem bestimmten Zeitintervall doppelseitig operierten Tiere.

Der Entdecker dieser Erscheinung ist BECHTEREW (2). In einer im Jahre 1883 veröffentlichten Arbeit über die Ergebnisse der Durchschneidung des N. acusticus schildert er ähnliche Beobachtungen, die er bei seinen Versuchen an Hunden machte, und gibt dafür folgende Erklärung: „Die Tatsache, daß, wenn im Falle doppelseitiger Durchschneidung des Akustikus zwischen beiden Operationen ein bedeutender Zwischenraum verflossen ist, eine kurz andauernde Deviation der Augen, sowie Drehung des Kopfes und Rumpfes sich einstellt, erkläre ich dadurch, daß das Tier im Intervall zwischen der ersten und zweiten Operation schon einigermaßen die nach der ersten Operation entstandene Motalitätsstörung auszugleichen gelernt hat, und infolgedessen die Durchschneidung des Nerven der anderen Seite außer allgemeinen Gleichgewichtsstörungen auch in abgeschwächtem Grade die einseitiger Akustikusdurchschneidung entsprechenden Erscheinungen hervorbringt.“

Im Jahre 1925 veröffentlichten nun E. A. SPIEGEL und TH. D. DÉMÉTRIADES (75) eine Arbeit: Über die zentrale Kompensation des Labyrinthverlustes, in der sie sich mit diesem Problem auseinandersetzen.

Ihre Versuche an Kaninchen und Katzen hatten in dieser Hinsicht folgendes Ergebnis. Ich zitiere den Punkt 3 der Zusammenfassung: „Die Versuche sprechen dafür, daß die BECHTEREWSche Kompensation durch einen Zustand erhöhter Erregung in den der ersten Labyrinthextirpation gleichseitigen Vestibulariskernen zustande kommt, ein Zustand, der sich auch bei Fehlen der vom Groß- oder Kleinhirn ausgehenden Impulse entwickeln kann.“

Da die Beobachtungen an der Elritze sich mit den an den eben erwähnten Versuchstieren gemachten decken, wäre auch in diesem Falle an eine ähnliche Erscheinung zu denken. Vielleicht sind auch die bei den Fischen, die in *einem* Operationsgang operiert wurden, zu beobachtenden,

allerdings viel schwächeren, Zwangshaltungen (vgl. S. 846) auf eine entsprechend zentrale Ursache zurückzuführen.

Bevor wir aus dem nach beiderseitiger Entfernung der Pars superior festzustellenden völligen Ausfall der Reflextätigkeit einen bindenden Schluß auf die Verteilung der Gleichgewichtsfunktionen im Gesamtlabyrinth ziehen können, ist zunächst noch zu untersuchen, wie sich Tiere verhalten, bei denen die *Pars inferior* ein- oder beiderseits exstirpiert worden ist.

*Die Folgen ein- und beiderseitiger Entfernung der Pars inferior.*

Drei sehende, ein durch Exstirpation beider Augen geblendeter und drei durch Optikusverletzung in ihrem Sehvermögen stark beeinträchtigte Fische waren mir nach ein- und beiderseitiger Entfernung der Pars inferior von Herrn Prof. v. FRISCH zur Beobachtung und Prüfung auf die labyrinthären Reflexe überlassen worden.

Sowohl die sehenden als auch die geblendeten Tiere schwimmen nach ein- und beiderseitiger Exstirpation der Pars inferior völlig normal.

Die Reflexanalyse zeigt, daß außerdem die sämtlichen bekannten Reflexe der Flossen und Augen *in voller Stärke und Empfindlichkeit erhalten sind*.

Auch der allgemeine Muskeltonus ist in keiner Weise geschwächt.

Der Einwand, daß der geringe, nach der Optikusverletzung zurückbleibende Rest von Sehfähigkeit bei den betreffenden Tieren die Ursache für den vollkommen normalen Ablauf der Augenreflexe (*Raddrehung*, Nystagmus, Nachnystagmus) sein könnte, ist im Hinweis auf die bei sehenden Tieren nach beiderseitiger Ausschaltung der Pars superior gewonnenen Resultate hinfällig. Bei diesen Tieren vermochte die optische Orientierung keinen dieser Augenreflexe auszulösen.

Bei zweien der geblendeten Tiere wurde nun auch die Pars superior auf der einen und sodann auf der anderen Seite entfernt. Die dabei auftretenden Erscheinungen entsprachen vollkommen den nach alleiniger ein- bzw. doppelseitiger Ausschaltung dieses Labyrinthabschnittes zu beobachtenden.

Nachdem es uns auf diese Weise gelungen ist, zu zeigen, daß der beiderseitige Ausfall der Pars inferior ohne jeden Einfluß auf den Ablauf der normalen Reflextätigkeit bleibt, während die beiderseitige Fortnahme der Pars superior den vollständigen Ausfall aller Gleichgewichtsfunktionen nach sich zieht, sind wir zu dem Schluß berechtigt, daß bei der Elritze *die Pars superior der alleinige Auslösungsort aller labyrinthären Reflexe ist, während die Pars inferior trotz der Anwesenheit der beiden großen Otolithen, Sagitta und Asteriscus, keinen nachweisbaren Einfluß auf die Gleichgewichtserhaltung hat. Auch ein merklicher Einfluß dieses Labyrinthabschnittes auf den Tonus der Körpermuskulatur ist nicht festzustellen.*

### Diskussion der Ergebnisse der einseitigen Ausschaltung der Pars superior.

Wir wissen nun, daß die Ausschaltung der Pars superior in Bezug auf die Gleichgewichtserhaltung einer Totalexstirpation des betreffenden Labyrinthes gleichzusetzen ist.

Erst jetzt sind wir imstande, die bei der einseitigen Entfernung dieses Labyrinthabschnittes auftretenden Ausfallserscheinungen sowie ihre schließliche Kompensation theoretisch zu diskutieren.

Zwei Fragen sind es, die uns besonders interessieren:

1. Wodurch wird die nach der einseitigen Operation auftretende Zwangshaltung bedingt, die wir als den fast alleinigen Urheber aller Störungen in der freien Bewegung sowohl, als in der Reflextätigkeit erkannten?

2. Wie kommt die bei sehenden und blinden Tieren zu beobachtende, fast völlige Kompensation dieser Störungen zustande?

*Ad 1 (Ausfallserscheinungen).* Bei der Beurteilung des Zustandekommens der Zwangshaltung der Extremitäten und Augen gehen wir von der im ersten Teil aufgestellten Annahme aus, daß bei einem normalen Tier in der aufrechten Stellung „Rücken oben“ (bzw. „Rücken unten“) von den zur Richtung der Schwerkraft symmetrisch liegenden statischen Apparaten beider Labyrinth gleich starke Reize auf die beiderseitige Muskulatur der Extremitäten und Augen ausgehen. Die Folge davon ist die symmetrische Normalhaltung dieser Organe.

In allen Lagen, in denen die statischen Apparate der beiden Labyrinth nicht zur Schwerkraft symmetrisch stehen (in Betracht kommen nur die im Verlauf einer Drehung um die *Längsachse* eingenommenen Lagen), gehen von den beiden Labyrinth antagonistisch geschaltete und verschieden starke Reize aus, die wir als Ursache der kompensatorischen Flossen und Augenstellungen betrachten.

Sind diese Annahmen richtig, so muß nach einseitiger Ausschaltung der Pars superior von dem verbleibenden Labyrinth ein asymmetrischer Erregungszustand ausgehen.

Dieser asymmetrische Erregungszustand führt zu der zunächst in allen Stellungen des Fisches andauernden Zwangshaltung der Flossen und Augen. Die Abweichung dieser Organe von der Normalhaltung entspricht genau der Kompensationsstellung, wie sie normale Tiere in derjenigen Seitenlage zeigen würden, in der sich das bei unseren Tieren intakte Labyrinth unten, das bei unseren Tieren ausgeschaltete Labyrinth oben befindet.

Die einseitig operierten Tiere scheinen also zunächst ständig den „Eindruck“ zu haben, auf der gesunden Seite zu liegen.

Diesen Eindruck beantworten sie bei jeder Vorwärtsbewegung dank der Zwangshaltung der Flossen durch eine Rollung zur operierten Seite.

Aus dem Verhalten der operierten Tiere läßt sich nun auch auf die normalen Erregungsvorgänge in den statischen Apparaten der Labyrinth schließen: In den im Sinne einer Drehung um die Längsachse zur Vertikalen geneigten Lagen scheint von dem jeweils unten liegenden Labyrinth der stärkere, von dem oben liegenden Labyrinth der schwächere Reiz auszugehen.

Auf die in diesem Zusammenhang besonders interessante Lagebeziehung des nach unserer Feststellung dabei allein in Betracht kommenden Utriculusotolithen zu seinem Sinnesepithel kann ich mangels genauer, ad hoc gemachter anatomisch-messender Untersuchungen nicht eingehen.

*Ad 2 (Kompensation der Ausfallserscheinungen).* Nehmen wir mit BECHTEREW (2)<sup>1</sup> die Möglichkeit einer zentralen Kompensation der asymmetrischen Wirkung der vom intakten Labyrinth ausgehenden Erregungen an, so muß mit der Zeit eine Abnahme der Zwangshaltung zu beobachten sein. Das ist bei unseren Versuchstieren auch der Fall. Bei einem Teil der sehenden Tiere verschwindet die Zwangshaltung sogar vollkommen.

Hand in Hand mit dieser Abnahme der Zwangshaltung geht nun ein immer vollständigerer Wiedererwerb der normalen Reflextätigkeit: Auch die zur operierten Seite hin geneigten Lagen werden jetzt entweder mit den richtigen Kompensationsstellungen der Flossen und Augen, oder wenigstens mit der geschilderten Neutralhaltung dieser Organe, beantwortet. Die Tiere scheinen also nach der mehr oder minder vollkommenen Neutralisation der vom verbleibenden Labyrinth ausgehenden asymmetrischen Haltungstörungen imstande zu sein, die in der Pars superior<sup>2</sup> dieses Labyrinthes durch Lageveränderungen hervorgerufenen Reizschwankungen reflektorisch der tatsächlichen Richtung dieser Lageveränderungen entsprechend zu beantworten.

Da auch die reinen Drehreflexe nach einseitiger Labyrinthexstirpation nach allen Richtungen hin erhalten sind, so muß (vorbehaltlich der Richtigkeit der MACH-BREUERSchen Theorie von der alleinigen Perception der Drehempfindung durch die Bogengänge) eine Empfindlichkeit der Sinnesendstellen der Ampullen auf Strömungswirkungen der Endolympe nach beiden Richtungen (zur Ampulle und von der Ampulle weg) angenommen werden.

### Zusammenfassung.

1. Mit geeigneten Hilfsmitteln ist es gelungen, an der Elritze alle an Fischen bekannten labyrinthären Reflexe stets deutlich sichtbar hervorzurufen und zu beobachten.

<sup>1</sup> Vgl. auch MAGNUS, R.: „Körperstellung“ (54).

<sup>2</sup> Eine Kompensation der Ausfallserscheinungen durch andere Labyrintheinheiten kommt nach den Ergebnissen unserer Untersuchungen ja nicht in Betracht!

2. Die nach doppelseitiger Ausschaltung der Pars superior (Utriculus mit Bogengängen) einerseits und der Pars inferior (Sacculus und Lagena) andererseits gemachten Beobachtungen haben uns zusammen mit genauen Reflexanalysen gezeigt, daß bei der Elritze die Pars superior der *alleinige* Auslösungsort aller labyrinthären Reflexe ist, während sich für die Pars inferior keine Gleichgewichtsfunktion ergab.

Die anatomische Trennung des Elritzenlabyrinthes in diese beiden, nur durch den engen Canalis utriculo-saccularis verbundenen Abschnitte hat also auch eine physiologische Bedeutung.

3. Aus der Beobachtung der nach einseitiger Ausschaltung der Pars superior auftretenden Ausfallserscheinungen und ihrer fast völligen Kompensation hat sich ergeben, daß dieser Labyrinthabschnitt auch in der *Einzahl* befähigt ist, alle Drehungen und Lageveränderungen in den drei Ebenen des Raumes zu perzipieren.

4. Optische Einflüsse spielen bei der Kompensation der Ausfallserscheinungen eine gewisse, allerdings nur untergeordnete, Rolle.

#### Literaturverzeichnis.

1. Ach, N.: Über die Otolithenfunktion und den Labyrinthtonus. Pflügers Arch. 86 (1901). — 2. Bechterew, W.: Ergebnisse der Durchschneidung des N. acusticus nebst Erörterung der Bedeutung der semizirkulären Kanäle für das Körpergleichgewicht. Ebenda 30 (1883). — 3. Benjamins, C. E.: Contribution à la connaissance des réflexes toniques des muscles de l'œil. Arch. néerl. Sci. Exactes sér. III, C 2, 1917/18. — 4. Versuche über Otolithenentfernung. Ber. Physiol. 2 (1920). — 5. Benjamins u. Eelco Huizinga: Untersuchungen über die Funktion des Vestibularapparates bei der Taube. II. Mitt. Pflügers Arch. 220 (1928). — 6. Untersuchungen über die Funktion des Vestibularapparates bei der Taube. III. Mitt. Ebenda 221 (1928). — 7. Bethe, A.: Über die Erhaltung des Gleichgewichtes. II. An Wirbeltieren. Biol. Zbl. 14 (1894). — 8. Die Lokomotion des Haifisches (*Szyllium*) und ihre Beziehungen zu den einzelnen Gehirnteilen und zum Labyrinth. Pflügers Arch. 76 (1899). — 9. Plastizität und Zentrenlehre. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie 15/2. Correl. 1/2 (1931). — 10. Adu Bois-Reymond, R.: Physiologie der Bewegung. Schwimmen der Fische. WINTERSTEINS Handbuch der vergleichenden Physiologie 3, 1. Hälfte, 1. Teil. — 11. Breuer, I.: Neue Versuche an den Ohrtrogengängen. Pflügers Arch. 44 (1889). — 12. Über die Funktion der Otolithenapparate. Ebenda 48 (1891). — 13. v. Buddenbrock, W.: Die Funktion der statischen Organe bei wirbellosen Tieren. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie 11/1 (1926). — 14. Chilow, K. L.: Über den Funktionszusammenhang des Otolithenapparates und des Bogengangssystems. Z. Hals- usw. Heilk. 17 (1926/27). — 15. Crum Brown, A.: On the sense of rotation and the anatomy and physiology of the semicircular canals of the internal ear. J. of Anat. 8 (1873/74). — 16. v. Cyon, E.: Gesammelte physiologische Arbeiten. Berlin 1888. — 17. Das Ohrlabyrinth. 1908. — 18. Dreyfuß, R.: Experimenteller Beitrag zur Lehre von der nichtakustischen Funktion des Ohrlabyrinthes. Pflügers Arch. 81 (1900). — 19. Ewald, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892. — 20. Ewald, W. F.: Die Fortnahme des häutigen Labyrinthes und ihre Folgen beim Flußaal (*Anguilla vulgaris*). Pflügers Arch. 116 (1907). — 21. Fischer, M. H.: Die Funk-

tion des Vestibularapparates (der Bogengänge und Otolithen) bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie 11/1 (1926) — 22. Körperstellung und Körperhaltung bei Fischen und Amphibien. Ebenda 15/1. Correl. 1/1 (1930). — 23. Fischer, M. H. u. Kornmüller, A. E.: Optokinetisch ausgelöste Bewegungswahrnehmungen und optokinetischer Nystagmus. J. Psychol. u. Neur. 41 (1930). — 24. Fleisch, A.: Das Labyrinth als beschleunigungsempfindendes Organ. Pflügers Arch. 195 (1922). — 25. Flourens, P.: Expériences sur les canaux semicirculaires des oiseaux. Recherches exp. sur les propriétés du système nerveux. Paris 1842. — 26. Friedrich, H.: Studien über die Gleichgewichtserhaltung und Bewegungsphysiologie bei *Pterotrachea*. Z. vergl. Physiol. 16 (1932). — 27. v. Frisch, K.: Über die Labyrinthfunktionen bei Fischen. Verh. dtsch. zool. Ges., 33. Vers. Marburg 1929. Zool. Anz., Suppl. 4 (1929). — 28. Über den Sitz des Gehörsinnes bei Fischen. Ebenda, 34. Vers. Utrecht 1931. Zool. Anz., Suppl. 5 (1931). — 29. v. Frisch, K. u. Stetter, H.: Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze. Z. vergl. Physiol. 17 (1932). — 30. Fröhlich, A.: Über den Einfluß der Zerstörung des Labyrinthes beim Seepferdchen. Pflügers Arch. 106 (1904). — 31. Gaglio, G.: Expériences sur l'anesthésie du labyrinthe de l'oreille chez les chiens de mer (*Scyllium catulus*). Arch. ital. Biol. 38 (1902). — 32. Hofer, Br.: Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. 1. Teil: Die Funktion der Seitenorgane bei Fischen. Ber. biol. Versuchsstat. München 1 (1908). — 33. Jacob, W.: Über das Labyrinth der Pleuronectiden. SPENGLER, Zool. Jb., Abt. Zool. u. Physiol. 44 (1928). — 34. Kiesselbach, W.: Zur Funktion der halbzirkelförmigen Kanäle. Arch. Ohrenheilk. 18 (1881/82). — 35. de Kleijn, A.: Folgen der isolierten Otolithenausschaltung. Ber. Physiol. 2 (1920). — 36. de Kleijn, A. u. Magnus, R.: 1. Über die Funktion der Otolithen. I. 2. Labyrinthstellreflexe auf Progressivewegungen. 3. Über die Funktion der Otolithen. II. Pflügers Arch. 185 (1920); 186 (1921). — 37. de Kleijn, A.: Tonische Labyrinth- und Halsreflexe auf die Augen. Ebenda 185 (1920); 186 (1921). — 38. Kolmer, W.: Bau der statischen Organe bei Wirbeltieren. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie 11/1 (1926). — 39. Kreidel, A.: Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. I. Mitt.: Versuche an Fischen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 3 (1892). — 40. Die Funktion des Vestibularapparates. Erg. Physiol. 5 (1906). — 41. Kubo, I.: Über die vom Nervus acusticus ausgelösten Augenbewegungen. Pflügers Arch. 115 (1906). — 42. Kühn, A.: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — 43. Laudenschlager, I.: Zur Otolithenfrage. Pflügers Arch. 77 (1899). — 44. Lee, Fr. S.: Über den Gleichgewichtssinn. Zbl. Physiol. 6 (1892). — 45. A study of the sense of equilibrium in fishes. I. J. of Physiol. 15 (1894). — 46. A study of the sense of equilibrium in fishes. II. Ebenda 17 (1894/95). — 47. Loeb, J.: Über Geotropismus bei Tieren. Pflügers Arch. 49 (1891). — 48. Lorente de No, R.: Einiges zur Labyrinthphysiologie. Acta otolaryng. (Stockh.) 11 (1927). — 49. Die Grundlagen der Labyrinthphysiologie. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) 48/49 (1926). — 50. Etudes sur l'anatomie et la physiologie du labyrinthe de l'oreille et du 8<sup>e</sup> nerf. I—IV. Trav. Labor. Recherches biol. Univ. Madrid 23—25 (1925/26). — 51. Lyon, E. T.: A contribution to the comparative physiology of compensatory motions. Amer. J. Physiol. 1900. — 52. McNally, W. J. a. Tait, J.: Ablation experiments on the labyrinth of the frog. Ber. Physiol. 35 (1926). — 53. Mach, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875. — 54. Magnus, R.: Körperstellung. Berlin 1924. — 55. Magnus, R. u. de Kleijn, A.: Theorie über die Funktion des Bogengang- und Otolithenapparates bei Säugern. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. 11/1 (1926). — 56. Haltung und Stellung bei Säug-

- gern. Ebenda 15/1. Correl. 1/1 (1930). — 57. **Main, R. J.**: Stereotropism and geotropism of the salamander, *Triturus torosus*. Physiologic. Zool. 4 (1931). — 58. **Manning, F. B.**: Hearing in the goldfish in relation to the structure of its ear. J. of exper. Zool. 41 (1924/25). — 59. **Maxwell, S. S.**: Labyrinth and Equilibrium. J. gen. Physiol. 2 (1919/20). — 60. Labyrinth and Equilibrium. London 1923. — 61. **Mygind, S. H.**: Studies on the function of the labyrinth. I—IV. Acta otolaryng. (Stockh.) 9 (1926). — 62. The theorie of the function of the static part of the labyrinth. Ebenda 11 (1927). — 63. Fortgesetzte Betrachtungen über die statische Funktion des Labyrinthes. Arch. Ohr- usw. Heilk. 124 (1930). — 64. **Nagel, W. A.**: Über die kompensatorischen Raddrehungen der Augen. Z. Physiol. Sinnesorg. 12 (1892). — 65. **Ohm, J.**: Über den Einfluß des Sehens auf den vestibulären Drehnystagmus und Nachnystagmus. I. Mitt. Z. Hals- usw. Heilk. 16 (1926). — 66. Über den Einfluß des Sehens auf den vestibulären Drehnystagmus und Nachnystagmus. II. Mitt. Ebenda 17 (1926/27). — 67. **Oort, H.**: Über ein Modell zur Demonstration der Stellung der Maculae acusticae im Kaninchenschädel. Pflügers Arch. 185 (1920); 186 (1921). — 68. **Parker, G. H.**: Structure and function of the ear of the Squeteague. Bull. Bureau Fisheries 28 (1908). — 69. Influence of the Eyes, Ears and other allied Sense Organs on the Movements of the Dogfish (*Mustelus canis*). Ebenda 29 (1909). — 70. **Quix, F. H.**: Experimenten over de Functie van het Labyrinth bij Haaien. Tijdschr. nederl. dierkd. Ver.igg. II. Ser., 7/8 (1901/04). — 71. Die Otolithenfunktion in der Otologie. Z. Hals- usw. Heilk. 8 (1924). — 72. **Rizzolo, A.**: A Study of Equilibrium in the Smooth Dogfish (*Galeus canis*). Biol. Bull. Mar. Labor. biol. Wood's Hole 56 (1929). — 73. **Rohmer, F. u. Masuda, T.**: Physik des Bogengangs und Statolithenapparates. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie 11/1 (1926). — 74. **Schiemenz, Fr.**: Das Verhalten der Fische in Kreisströmungen und in geraden Strömungen als Beitrag zur Orientierung der Fische in der freien, natürlichen Wasserströmung. Z. vergl. Physiol. 6 (1927). — 75. **Spiegel, E. A. u. Démétriades, Th. D.**: Zentrale Kompensation des Labyrinthverlustes. Pflügers Arch. 210 (1925). — 76. **Steiner, J.**: Die Funktion des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. II. Die Fische. Braunschweig 1888. — 77. **Steinhausen, W.**: Über den Nachweis der Bewegung der Cupula in der intakten Bogengangsamplitude des Labyrinthes bei der natürlichen rotatorischen und kalorischen Reizung. Pflügers Arch. 228 (1931). Siehe auch Vortrag in Z. Hals- usw. Heilk. 29, H. 3/5. Kongreßber. II. Teil. — 78. **Steinmann, P.**: Über die Bedeutung des Labyrinthes und der Seitenorgane für die Rheotaxis und die Beibehaltung der Bewegungsrichtung bei Fischen und Amphibien. Verh. naturforsch. Ges. Basel 24 (1913); 25 (1914). — 79. **Stetter, H.**: Untersuchungen über den Gehörsinn der Fische. Z. vergl. Physiol. 9 (1929). — 80. **Stolte, H. A.**: Die Cupula der Fische im lebenden und fixierten Zustande. Zool. Anz. 77 (1928). — 81. **Tomaszewicz, A.**: Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. Inaugural-Diss. Zürich 1877. — 82. **Trendelenburg, W. u. Kühn, A.**: Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie des Ohrlabyrinthes der Reptilien. Arch. f. Physiol. 1908. — 83. **Tschermak**: Beschreibung einer Vorrichtung. Pflügers Arch. 222. — 84. **Versteegh, C.**: Ergebnisse partieller Labyrinthexstirpation bei Kaninchen. Acta oto-laryng. (Stockh.) 11 (1927). — 85. **Werner, Cl. F.**: Studien über die Otolithen der Knochenfische. Ehlers u. Köllikers Z. 131 (1928). — 86. Über die Erregungsvorgänge im Labyrinth. Verh. dtsch. zool. Ges., 33. Vers. Marburg 1929. Zool. Anz., Suppl. 4 (1929). — 87. Experimente über die Funktion der Otolithen bei Knochenfischen. Z. vergl. Physiol. 10 (1929). — 88. Das Labyrinth als hydrostatisches Organ und die Funktion des offenen Ductus endolymphaticus bei Fischen. Z. Hals- usw. Heilk. 26 (1930). — 89. **Wohlfahrt, Th.**: Anatomische Untersuchungen über das Labyrinth der Elritze. Z. vergl. Phys. 17 (1932).