Challenger-Reise" beschriebenen 9 Craspedoten wird hervorgehoben, dass mehrere derselben auch an der Oberfläche gefangen worden sind. Aus einzelnen Stufenfängen geht immerhin hervor, dass manche Medusen in tieferen Schichten gelegentlich häufiger sind, als in oberflächlichen (*Aeginopsis*, *Aglaura*), und dass aus bestimmten Gründen vertikale Wanderungen von mehreren hundert Meter stattfinden.

Im Schlusskapitel kommt Verf. auf die Periodizität im Medusenplankton zu sprechen. Bei *Rhopalonema velatum* scheint die Fortpflanzung an eine bestimmte Zeit gebunden zu sein, da „auf der Hinfahrt viele Larven, auf der Rückfahrt fast nur geschlechtsreife Exemplare sich finden". Bei anderen Species dagegen wurden gleichzeitig junge und alte Larven sowie geschlechtsreife Individuen erbeutet.

J. Reibisch.

Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts [1]).

Zweite Mitteilung.

Von **Albrecht Bethe** in München.

Seit Flourens [2]) im Jahre 1828 seine ersten Resultate bei Bogengangsoperationen an Tauben veröffentlicht hatte, sind solche Versuche bis in die neueste Zeit fast nur auf diese Tiere beschränkt geblieben. So brauchbar nun auch die Tauben zur Beurteilung der Funktion einzelner Labyrinthteile sind, so wenig sind sie zur Entscheidung der Frage geeignet, ob die Erhaltung des Körpergleichgewichts [3]) wirklich mit diesem Organ in einer Beziehung steht.

Nach den neuesten Versuchen, die von Ewald [4]) in überaus exakter Weise ausgeführt sind, möchte es sogar scheinen, als ob von einer gleichgewichtserhaltenden Funktion des Labyrinthes gar nicht die Rede sein könne.

Er fand, dass Tauben, denen beide Labyrinthe vollkommen exstirpiert waren, sowohl mit Erhaltung des Gleichgewichts gehen, als auch, ohne umzukippen, kleine Strecken dicht über dem Erdboden im Fluge zurücklegen und nur durch eine gewisse Schwäche der Muskulatur am besseren Fliegen verhindert werden.

Dass die Tiere beim Gehen Gleichgewicht erhalten, ist nicht sonderbar, denn hierbei kann der Tastsinn der Füße ein fehlendes, statisches Organ in hohem Grade ersetzten. Dass die Tiere aber auch

1) Fortsetzung eines Aufsatzes in Band XIV S. 95 dieser Zeitschrift.

2) Flourens, Expériences sur les canaux semicirculaires de l'oreille. Mem. de l'Acad., T. IX, 1828.

3) Fr. Goltz, Ueber die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinths. Pflüger's Archiv, 3, S. 172.

4) Ewald R., Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

beim Fliegen sich im Gleichgewicht befinden wird manchen Anhänger von der Lehre der gleichgewichtserhaltenden Funktion des Ohrlabyrinthes in Erstaunen gesetzt haben.

Diese Erscheinung ist nun aber gar nicht wunderbar; es wäre vielmehr unerklärlich, wenn die Taube beim Fliegen schwere Gleichgewichtsstörungen zeigte, solange noch die Koordination der Flügelbewegungen besteht. Bei allen Vögeln wird nämlich während des größten Teils des Flügelschlages das Gleichgewicht mechanisch erhalten d. h. durch die Lage des Schwerpunktes und die Art des Widerstandes, und zwar nicht nur in der Längsaxe sondern auch in der Queraxe. Die Zeit, in der ein Umkippen nach der Seite oder nach vorne möglich wäre, ist so kurz und die Kräfte, welche dies bewirken könnten, sind bei vollkommener Koordination der Bewegung so klein, dass schon längst wieder eine stabile Gleichgewichtslage eingetreten ist, ehe das Umkippen erfolgt, und durch diese verhältnismäßig lang andauernde stabile Lage, werden eventuell eingetretene, kleine Gleichgewichtsstörungen sofort wieder ausgeglichen.

Marey[1]) sagt über die mechanische Gleichgewichtserhaltung bei Vögeln:

„L'attache des ailes se fait à la partie la plus haute du thorax, de sorte que, pendant le vol, le centre de gravité du corps se trouve le plus bas possible audessous du point d'appui que l'aile prend sur l'air. Si l'on observe, au moment de son essor, un Canard et surtout un Râle, on voit le corps pendre comme un sac au-dessous des ailes qui le supportent".

Ich machte, um den Grad der mechanischen Gleichgewichtserhaltung bei den verschiedenen Flügelstellungen zu prüfen, die Versuche in derselben Weise, wie ich sie in der ersten Mitteilung bei fliegenden Insekten beschrieben habe. Ich ließ nämlich totchloroformierte Tauben in den ihnen natürlichen Flügel- und Körperstellungen, wie sie aus den Anschütz'schen und Marey'schen Momentaufnahme zu ersehen sind, fallen und beobachtete die Lage des Körpers in der Luft.

Dabei wird ein Fehler unberücksichtigt gelassen, der aber mit in Rechnung gezogen, die Resultate nur in günstiger Weise beeinflussen würde. Es ist nämlich beim Herabdrücken der Flügel der Widerstand größer als beim Anfang des freien Falls, da ja doch das Tier dadurch gehoben wird; andrerseits ist beim Heraufziehen der Flügel der Widerstand geringer, weil das Tier noch die Tendenz nach oben hat.

Um die Flügel- und Körper-Stellung bei den Versuch zu fixieren, wurde die Taube mit folgendem Drathkorset umgeben: Hinter dem Ansatz der Beine wurde ein Drathring (mittelstarker geglühter Eisendraht) um den Leib gelegt, ebenso hinter dem Ansatz der Flügel, welch letzterer auf der Bauchseite dicht vor dem Anfang des Sternums

1) Marey E. J., Le vol des oiseaux. Paris, G. Masson, 1890.

abschnitt. Diese beiden Ringe wurden am Bauch durch zwei Längsdräthe verbunden, welche das Rostrum sterni zwischen sich nahmen. Auf dem Rücken verband die beiden Ringe ein längerer Drath, welcher nach vorne hin über Hals und Kopf, nach hinten über den Schwanz lief. Um den Hals und Kopf waren Schlingen aus feinem Drath ge-

Fig. 1.

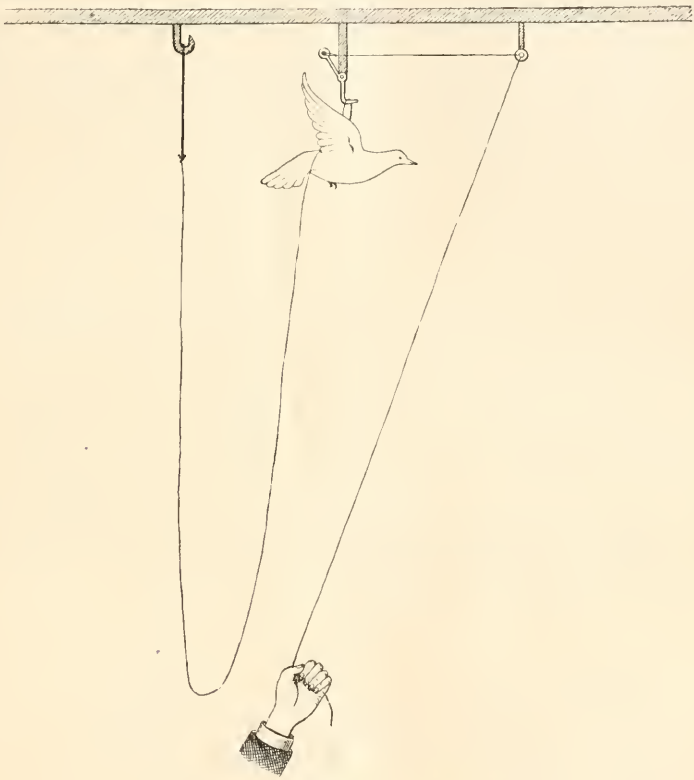

Fig. 1. Anordnung der Fallversuche.

legt, welche mit dem starken Drath durch kleine Oesen beweglich verbunden waren, so dass Hals und Kopf jede Biegung desselben mitmachten. Der Schwanz konnte durch einen feinen Drath gespreitst werden. Die Flügelaxe war an der Kreuzung des Brustringes und der Rückenstange befestigt und mit den Gelenken des Fittichs und der äußeren Schwungfeder durch bewegliche Oesen verbunden. Die Beine wurden durch Dräthe, welche am hinteren Ring befestigt waren, in die richtige Lage gebracht. An einem Haken in der Decke eines hohen Zimmers wurde ein starker Gummifaden von 15 cm Länge angebunden, mit dem ein 3 Meter langer seidener Faden verbunden war. Die an dem seidenen Faden befestigte Taube wurde an einem

Sperrhaken an der Decke des Zimmers entweder an der Bauch oder an der Rückenschiene aufgehängt. Den Faden, welcher den Sperrhaken auslöst, hält der in einiger Entfernung stehende Beobachter in der Hand (Fig. 1).

Gibt man jetzt der Taube die in Fig. 2 am meisten rechts abgebildete Stellung, bei der die Flügel die höchst mögliche Lage einnehmen, hängt sie an der Rückenschiene auf und löst den Sperrhaken durch einen Zug an der Schnur aus, so fällt das Tier mit vollkommener Gleichgewichtserhaltung zu Boden. Der Gummifaden schnellt sie noch einige Mal in die Höhe, wobei dieselbe Lage beibehalten wird. Hängt man jetzt das Tier an der Bauchschiene auf, so dreht es sich beim Fallen aus der Rückenlage zur Bauchlage um und fällt in dieser weiter. Dasselbe Resultat erhält man bei allen Stellungen, welche zwischen dieser und der ebenfalls in Fig. 2 abgebildeten mittleren Stellung liegen, nur dass beim Fallen in der Rückenlage die Umdrehung desto länger dauert, je mehr sich die Flügelstellung letzterer nähert. Schaltet man nun zwischen die mittlere und tiefste Flügelhaltung noch 2 weitere Stellungen ein, so wird bei diesen beim Fallen in der Bauchlage bis zum Boden hin vollkommenes Gleichgewicht bewahrt, beim Fallen in der Rückenlage aber eine Tendenz zur Umdrehung nicht mehr wahrgenommen. Bei der tiefsten Flügellage ist am Ende des Falls in der Bauchlage eine schwache Neigung zum Umkippen zu bemerken; diese ist aber so gering, dass sie bei der überaus kurzen Dauer, während der beim normalen Flügelschlag diese Stellung eingenommen wird, gar nicht in Betracht kommen kann.

Fig. 2.

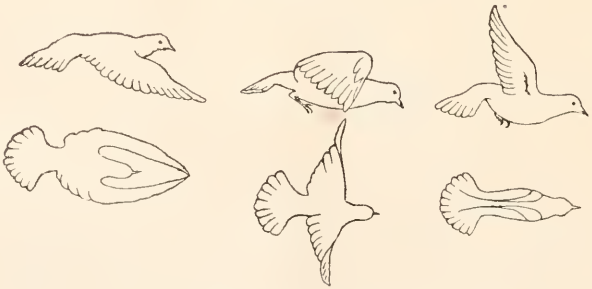

Fig. 2. Die beiden äußersten Flügelstellungen der Taube und eine Mittelstellung nach Marey.

Es liegt nun nach Prechtl[1]) der Schwerpunkt des Vogels so, „dass er durch den von dem Niederschlage des Flügels erzeugten Widerstand unterstützt wird, d. i. dass er in dem Scheitel der parabolischen Mittellinie des Widerstandes der Flügel liegt“. . . . „Der Schwer-

1) Prechtl Joh. Jos., Untersuchungen über den Flug der Vögel. Wien, Carl Gerold, 1846. S. 212.

punkt liegt also um die halbe Breite des Flügels rückwärts von der Linie entfernt, welche die beiden Flügelgelenke verbindet".

Da nun die Schwerkraft nach unten, der Widerstand nach oben wirkt und der Widerstand beim Niederschlag der Flügel stärker ist als die Schwerkraft, so müssen die Tiere durch diese beiden Kräfte im Gleichgewicht erhalten, Schwankungen vermieden, und eventuell bei tiefster Flügelhaltung entstandene kleine Neigungen ausgeglichen werden. (Siehe Fig. 3. Die beiden aus Mareys oben erwähnten Werk entnommenen und vergrößerten Zeichnungen stellen eine Seemöwe bei horizontaler Flügelstellung in vertikaler und horizontaler Projektion dar. Die beiden Pfeile deuten die Schwerkraft und den im Scheitelpunkt der parabolischen Widerstandslinie angreifenden Widerstand an.)

Fig. 3.

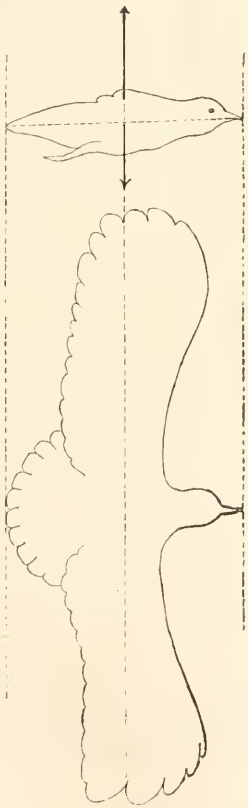

Fig. 3. Seemöwe in horizontaler und vertikaler Projektion nach Marey.

Wir sehen also, dass eine Taube auch ohne Gleichgewichtsorgan mit einigem Geschick fliegen können muss, wenn nur die in der Jugend vor der Operation beim Fliegen erlernten Bewegungen noch in der richtigen Weise ausgeführt werden. Da nun aber die operierten Tauben

nur ganz kurze Strecken im Fluge zurücklegen, ist es garnicht zu beurteilen, wie weit die Gleichgewichtserhaltung dabei geht. Dies wäre vielleicht durch einen Versuch festzustellen, den Ewald augenscheinlich nicht gemacht hat. Lässt man nämlich eine normale Taube aus einiger Höhe mit dem Rücken nach unten herabfallen, so dreht sie sich sehr schnell um und fliegt in der Bauchlage davon, ja sie thut dies sogar, wenn man den Rücken etwas beschwert, so dass der Schwerpunkt wesentlich höher liegt als sonst. Dieser Versuch an der operierten Taube ausgeführt würde möglicherweise ein Licht darauf werfen, inwieweit die mechanische Erhaltung des Gleichgewichts im Stande ist, ein statisches Organ zu ersetzen.

Am deutlichsten würde es sich aber bei der Taube zeigen, ob wir es im Labyrinth mit einem statischen Organ zu thun haben, wenn ein Tier operiert würde, welches das Fliegen noch nicht erlernt hat. Im großen und ganzen werden aber Vögel immer ein ungeeignetes Objekt zur Entscheidung dieser Frage sein; wir müssen uns daher nach Tieren umsehen, bei denen das Gleichgewicht nicht mechanisch erhalten wird, die sich also immer im labilen Gleichgewicht befinden.

Dazu können von Wirbeltieren nur die Fische in Betracht kommen[1]).

Es liegen nun allerdings eine Anzahl von Beobachtungen an operierten Fischen vor, aber von diesen verdient nur ein geringer Teil Beachtung.

Anna Tommaszewicz[2]) und Kiesselbach[3]) operierten mit negativem Erfolg an Knochenfischen. Cyon[4]) exstirpierte Neunaugen die Labyrinthe und fand, dass doppelseitig operierte Tiere häufig auf dem Rücken schwimmen und Drehbewegungen machen. Es gelang mir aber nicht beim Flussneunauge (*Petromyzon fluviatilis*), wovon ich einige Exemplare in meiner pommerschen Heimat erhielt, die aber leider auf dem Transport starben, festzustellen, ob diese Tiere im labilen oder stabilen Gleichgewicht schwimmen. Die toten Exemplare sanken ebenso oft in der Bauchlage, wie in der Rückenlage zu Boden. Es scheinen mir daher die von Cyon gemachten Versuche wenig zur Entscheidung unserer Frage beizutragen, wenn er auch selber am Schluss der Arbeit sagt, dass sich aus seinen Versuchen die statische Funktion des sog. Gehörorgans ergebe.

1) Monoyer M., Recherches expérimentales sur l'équilibre et la locomation chez les poissons. Annales des sciences naturelles, Série V, T. VI, Paris 1866. In dieser Schrift wird zum erstenmal experimentell bewiesen, dass die Fische im labilen Gleichgewicht schwimmen.

2) A. Tommaszewicz, Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. Inaug.-Dissertation, Zürich 1877.

3) Kiesselbach, Zur Funktion der halbzirkelförmigen Kanäle. Archiv für Ohrenheilkunde, XVIII, 1882.

4) Cyon E., Gesammelte physiologische Arbeiten. Berlin. Aug. Hirschwald, 1888, S. 338.

Von Sewall[1]) und Steiner[2]) wurden Versuche an Haifischen gemacht. Beide und besonders der letztere leugnen irgendwelche Störungen nach Operation an den halbzirkelförmigen Kanälen. Dagegen sahen sie Rollbewegungen nach Herausnahme der Otolithen, die aber als sekundäre Reizerscheinungen aufgefasst wurden.

Es ist das Verdienst von Loeb[3]) und Kreidl[4]) durch neue Versuche an Haifischen bedeutend positivere Resultate erzielt zu haben. Sie berichten übereinstimmend, dass Tiere, denen beiderseits die Otolithen oder ganzen Labyrinthe herausgenommen waren, in der Regel auf dem Rücken schwammen und am Boden sowohl auf dem Bauch als auch auf dem Rücken liegend beobachtet wurden. Die von Kreidl außerdem vorgenommenen Experimente an den Canales semicirculares allein zeigen allerdings, dass Steiner's Resultate falsch sind, indem Kreidl starke Reaktionen nach Durchtrennung der Bogengänge beobachtete, vermögen aber über deren Funktion nicht aufzuklären, weil sie mit der von Ewald mit Recht verurteilten einfachen Durchschneidungsmethode ausgeführt sind, bei der durch Ausfließen der Endolymphe immer eine weitgehende und unberechenbare Beeinflussung des ganzen Labyrinthes hervorgerufen wird.

Außer diesen Arbeiten, durch welche die statische Funktion des Labyrinthes noch nicht als erwiesen angesehen werden kann, existiert soweit mir bekannt nur noch eine kurze Mitteilung von Ewald[5]), aus der aber nicht hervorgeht, an welchen Fischen er seine Versuche angestellt hat.

Ich selber wählte zu meinen Untersuchungen Knochenfische, weil diese sich in einer sehr labilen Gleichgewichtslage beim Schwimmen befinden, für unsere Zwecke also überaus geeignet sind.

Die Experimente wurden ausgeführt an dem Flussbarsch (*Perca fluviatilis*), dem Rotauge (*Scardinius erythrophthalmus*) und dem Hecht (*Esox lucius*). Von diesem sind *Perca* und *Scardinius* nur zur Totalexstirpation der Labyrinthe geeignet, während beim Hecht die Operation an einzelnen Kanälen recht gut gelingt. Der Grund dafür liegt darin, dass bei den beiden ersten Fischarten das Labyrinth fast frei im Schädelraum liegt, beim Hecht dagegen wenigstens die beiden senkrechten Kanäle in weichen Knorpel eingebettet und so, ohne das übrige Labyrinth oder das Gehirn zu berühren, leicht zugänglich sind.

1) Sewall, Journal of Physiology, IV, 1883—84, S. 339.

2) Steiner Js., Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wissensch., XXVIII, 1886, S. 498.

3) Loeb, Ueber Geotropismus bei Tieren. Pflüger's Archiv, XLIX, Seite 175.

4) Kreidl, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften, Band 101, Abteilung III, 1892

5) Ewald, Bedeutung des Ohres für die normalen Muskelkontraktionen, Centralblatt für Physiologie, 1892.

Während der Operation wurde den Fischen mittels eines Schlauches ein Wasserstrom durch Mund und Kiemen geleitet. Der zu operierende Fisch wurde in ein nasses Leinentuch gewickelt und, je nachdem er in seitlicher Lage oder Bauchlage operiert werden sollte, auf zwei verschiedenen Operationstischen gefesselt. Zur Operation in seitlicher Lage wurde ein Brett benutzt, das in den Konturen des Fisches mit einer Anzahl von Löchern versehen war. Durch diese Löcher war in Zickzacklinie ein Bindfaden gezogen, so dass beim Anziehen der Enden der unter die Fadenösen geschobene Fisch gefesselt wurde.

Zur Operation in der Bauchlage wurde ein Brett benutzt, auf dem von 2 Holzleisten (3—4 cm hoch) eine Rinne gebildet wurde. In diese Rinne wurde der umwickelte Fisch hineingesetzt und über ihm an den Leisten angebrachte Fäden zusammen gebunden. Man thut gut den Kopf noch durch Wattepfropfe, welche zwischen Maul und Leiste gestopft werden, an seitlichen Bewegungen zu hindern, welche wenn auch noch so klein, doch das Operationsresultat verderben können. —

Die bei der Operation verwendeten Instrumente wurden eine halbe Stunde vorher in 2 proz. Karbollösung gelegt; die Wunden wurden vernäht und mit Karbolgelatine verschlossen.

Totalexstirpation beider Labyrinthe.

Perca fluviatilis.

Hier wurde die Herausnahme des Labyrinthes (Otholitenapparat und Canales semicirculares) auf zwei Arten vorgenommen, entweder von der Seite oder von oben. Zuletzt zog ich die letzte Methode vor, weil bei der anderen das Umdrehen des Tieres lästig ist.

Fig. 4.

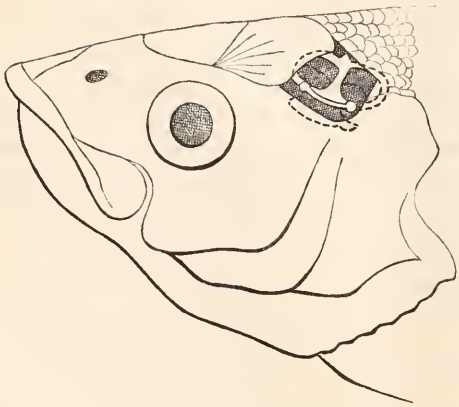

Fig. 4. Kopf des Barsches (Schematisiert). Das kleine mit feinen Schuppen besetzte viereckige Feld ist ganz herausgenommen, so dass man das Labyrinth zum Teil vor sich sieht. Die in der Tiefe punktierte Linie deutet die Grenze von Kleinhirn und Mittelhirn an.

Die Operation von der Seite ist ziemlich leicht. Man trennt durch drei Messerschnitte das kleine viereckige, deutlich abgegrenzte Feld (Fig. 4), unter dem das Organ liegt, ab und klappt es nach unten.

Dann durchbohrt man am oberen Rand, wo keine Gefahr ist, edlere Teile zu verletzen, ein Loch durch den Knochen und kann nun mit einer starken Pinzette das freiliegende Knochenstück ausbrechen. Jetzt erblickt man die beiden vertikalen Kanäle, fasst sie mit der Pinzette, durchschneidet den Canalis posterior und zieht das Labyrinth vorsichtig nach außen, bis der Statolith grade sichtbar wird. Darauf geht man mit einer starkgebogenen Scheere in die Oeffnung, durchschneidet den Acusticus und zieht nun das Labyrinth ganz heraus, nachdem man vorher den Horizontalkanal durchnitten hat, welcher ebenso wie der Canalis posterior um eine Knochenspange geschlungen ist. Nur selten zerreisst es dabei. Darauf klappe ich den Hautlappen wieder nach oben, befestige ihn mit einer Nadel an dem Schuppenbesetzten oberen Rand und bestreiche die Wunde mit Karbolgelatine.

Bei der Operation von oben schneide ich mit einem scharfen Messer von der Mitte der Augen anfangend bis zum Anfang der Schuppen das Schädeldach (Haut und Knochen zugleich) ab und klappe es nach hinten, wo es unter das Leinentuch geschoben wird. Das freiliegende Labyrinth wird mit der Pinzette gefasst, etwas nach oben gezogen und wie vorher der Acusticus und die beiden festliegenden Kanäle mit einer schwachgebogenen Scheere durchschnitten. Das Schädeldach wird wieder nach vorn geklappt und über ihm ein Faden, der beiderseits durch den oberen Augenhöhlenrand gezogen ist, zusammengebunden. Der Versuch Nadeln durch die Wundränder zu ziehen missglückt immer wegen zu großer Dünne der Haut. Bei beiden Operationen fließt nicht ein Tropfen Blut.

Die Gelatine stößt sich gewöhnlich in 2—3 Tagen ab, der Faden dagegen bleibt oft 10—14 Tage liegen.

In dieser Weise operierte Tiere hielten sich verschieden lange. Doppelseitig operierte starben nach 5—11 Tagen meist an Entkräftung, denn die Barsche nehmen in der Gefangenschaft keine Nahrung, was aber nicht der einzige Grund ist, oder an Verpilzung, welche auch bei den günstigsten Wasserbedingungen nie ganz zu vermeiden ist. Nur auf einer Seite operierte Tiere lebten meist länger. Sie hielten sich 10—17 Tage, waren aber zuletzt immer außerordentlich abgemagert, besonders deswegen, weil sie schon bevor ich sie bekam, seit etwa 8 Tagen in der Gefangenschaft waren, also ebenso lange schon nichts mehr gefressen hatten.

Während der Durchschneidung der Haut und des Knochens verhält sich das Tier ganz ruhig, aber im Augenblick, wo man das Labyrinth erfasst und nachher beim Durchschneiden des Acusticus treten heftige Augenverdrehungen (Nystagmus) auf, und ein Zucken geht durch die Muskulatur des ganzen Körpers. Dieses Zucken währt noch kurze Zeit nachher und kann durch mechanische Reizung des Acusticus wieder hervorgerufen werden.

Sowie der beiderseits operierte Fisch ins Wasser kommt, macht er einige unsichere Schwanzschläge und lässt sich zu Boden sinken, wo er kurze Zeit regungslos auf der Seite liegen bleibt. Nach einigen Minuten fängt er wieder an, sich zu bewegen, wirft sich von einer Seite auf die andere, steigt in die Höhe den Bauch nach oben gewendet und schwimmt schnell unter fortwährenden Longitudinaldrehungen durch das Bassin. Nach kurzer Zeit sinkt er wieder erschöpft zu Boden. Das wiederholt sich während der ersten Stunde nach der Operation mehreremal. Bald bemerkt man aber, dass das Tier am Boden nicht mehr auf der Seite sondern auf dem Bauch liegt und auch hin und wieder allerdings stark schwankend in der Bauchlage den Boden berührend dahin schwimmt. Sowie der Fisch aber die Berührung mit dem Boden verliert und in höhere Wasserschichten emporsteigt, nimmt er die Drehungen um die Longitudinalaxe wieder auf. Außer diesen Drehungen sah ich auch häufig während der ersten Stunden nach der Operation, dass das Tier auf der Seite schwimmend kleine vertikale Kreise beschrieb, bald links bald rechts herum.

Am nächsten Tage sind Longitudinaldrehungen schon seltener geworden und werden es in den folgenden Tagen noch mehr, hören aber nie ganz auf. Das Tier liegt meist am Boden immer in Bauchlage und macht hier fast den Eindruck eines normalen Tieres. Dunkle Ecken und seitliche Stützpunkte sucht es gerne auf, aber auch darin unterscheidet es sich nicht vom normalen Tier. Der einzige Unterschied liegt in der Haltung der Flossen, welche etwas mehr adduziert werden wie sonst. Berührt man das Tier so schwimmt es davon mit dem Bauch den Boden berührend. Dabei schwankt es leicht hin und her und bewegt sich nicht mit derselben Kraft und Akuratesse wie sonst. Es schwimmt wohl auch hin und wieder mit dem Vorderende vom Boden entfernt und nur mit dem Hinterende denselben berührend, begibt sich aber noch weniger gern als das normale Tier in höhere Wasserschichten. Hebt man vorsichtig den Barsch in die Höhe und lässt ihn dann los, so fällt er um und schwimmt nun oft weite Strecken auf dem Rücken dahin.

Reizt man ihn, indem man ihn einigemale anstößt, so treten mit Sicherheit Longitudinaldrehungen auf und zwar noch nach vielen Tagen mit solcher Heftigkeit, dass das Tier schließlich erschöpft zu Boden sinkt und auf der Seite liegen bleibt. Erst nach einigen Minuten nimmt es wieder die Bauchlage ein.

Von der Schwächung der Muskelkraft kann man sich leicht überzeugen. Man wählt zwei gleichkräftige Tiere aus und operiert das eine. Wenn man nun nach einigen Tagen jedes Tier im Wasser in die Hand nimmt, so bemerkt man, dass das gesunde weit kräftigere Bewegungen macht, um zu entkommen, als das operierte.

Diese Resultate stimmen mit den von Ewald an beiderseits operierten Tauben gewonnenen in folgenden Punkten überein:

Die labyrinthlosen Fische zeigen wie die labyrinthlosen Tauben große Muskelschwäche und unsichere, hastige Bewegungen.

Bei beiden zeigt sich große Unlust zu Muskelbewegungen und nach Reizungen treten heftige Bewegungen auf, welche bis zur Erschlaffung führen.

Ewald sagt auf Seite 4: „Es scheint bei ihnen (den labyrinthlosen Tieren) einer besonderen Anstrengung zu bedürfen, um die Muskulatur in Bewegung zu setzen, dann aber bleiben offenbar während der Muskelthätigkeit diejenigen Empfindungen aus, welche das normale Tier veranlassen sich wieder ruhig zu verhalten".

Was nun die Longitudinaldrehungen anbetrifft, so bin ich geneigt sie für ein Bestreben zu halten, die Bauchlage wieder zu erlangen, denn ich glaube, dass die Tiere sich der anormalen Lage bewusst sind und dies Bewusstsein durch Eindrücke der Augen und veränderte Druckverhältnisse erhalten. Die Aenderungen der Druckverhältnisse treten an allen Stellen auf, wo Körper von verschiedenem spez. Gewicht vorhanden sind; das ist vor allem in der Leibeshöhle der Fall, wo die Blase beim normalen Schwimmen einen Druck auf die Wirbelsäule ausübt, während der Druck in unserm Fall auf die Bauchdecken wirkt. Sticht man die Blase an, so dass die Luft entweicht, dann wird das spezifische Verhältnis des Körpers zwar verändert, aber es ist doch immer noch die Rückenseite schwerer als die Bauchseite. Bestreicht man zugleich die Augen mit einer Mischung von Gelatine und Puderkohle, so ist das Tier zuerst sehr ungeberdig, schwimmt aber, nachdem es sich beruhigt hat, in viel sicherer Rückenlage als vorher.

Scardinius erythrophthalmus.

Bei diesem Tiere ist die Operation von der Seite nicht angebracht. Auch von oben her bieten sie wegen der Höhe des Kopfes viel mehr Schwierigkeiten als bei *Perca*. Das Tier wird in Bauchlage gefesselt, die weiche, dicke Haut von der Mitte der Augen bis zum Anfang der Schuppen mit einem Messerschnitt abgetrennt und zurückgeschlagen. Das darunterliegende knöcherne Schädeldach wird mit einer starken Pinzette ausgebrochen und ganz beseitigt. Dann schiebt man mit einem gebogenen Hornplättchen das Mittelhirn etwas zur Seite, geht längs des Hornplättchens mit einer gebogenen, kleinen Scheere in die Tiefe und durchschneidet den Acusticus. Im Augenblick der Durchschneidung treten, wie bei *Perca*, Verdrehungen des Auges und Zuckungen der Muskulatur auf. Von einer Herausnahme des Labyrinthes muss man wegen der ungünstigen Lage absehen. Nachdem auf beiden Seiten die Durchschneidung vorgenommen ist, was bei einiger Uebung mit Sicherheit gelingt, klappt man den Hautlappen wieder nach vorne,

näht ihn mit 4—5 Nadeln in der ursprünglichen Lage fest und verschließt die Wunde mit Karbolgelatine.

Ehe ich zur Beschreibung der auftretenden Erscheinungen übergehe, muss ich bemerken, dass der tote oder chloroformierte *Scardinius* nicht auf dem Rücken schwimmt, sondern auf der rechten Seite den Rücken im Winkel von 25°—30°, den Schwanz etwa um 15° abwärts geneigt.

In den ersten Minuten nach der Operation verhält sich das Tier ganz ruhig. Es liegt regungslos auf der rechten Seite am Boden. Dann steigt es in die Höhe und schwimmt nun auf der rechten Seite liegend in großen Kreisen den Bauch nach innen gekehrt im Bassin dicht an der Oberfläche umher. Dazwischen treten einige Longitudinaldrehungen auf, aber nie mehr als 2 hintereinander, was wohl mit der großen Höhe des Tieres in Zusammenhang steht. Gewöhnlich kommt er bei den Longitudinaldrehungen nur bis auf die linke Seite, von der aus er nach einiger Zeit in die Lage auf der rechten Seite zurückkehrt. Hin und wieder geht er in die Tiefe und hält sich hier kurze Zeit in der Bauchlage auf, zeigt aber immer große Neigung, auf die rechte Seite zu sinken. Bald ist er wieder oben und schwimmt ruhelos auf der rechten Seite daher. Dabei kommt es häufig vor, dass er mit dem Kopf aus dem Wasser fährt eine Folge der geneigten Richtung der Längsaxe.

In den nächsten Tagen — länger als 5 Tage hielten sich die doppelseitig operierten Tiere nicht — schwammen sie nicht mehr so dauernd, sondern lagen häufig lange Zeit auf der Oberfläche des Wassers oder am Boden. Es scheint ihnen schwer zu werden, längere Zeit am Boden zu verweilen und ich schiebe dies auf eine große Schwächung der die Blase kontrahierenden Muskulatur. Am Boden liegen sie meist auf dem Bauch und zwar so, dass sie sich an die seitliche Wand des Behälters anlehnen. Liegen sie frei am Boden, so sinken sie immer von Zeit zu Zeit auf die rechte Seite und haben Mühe, wieder aufzukommen. Das Anlehnen an die Gefäßwand beobachtet man auch, wenn sie an der Oberfläche liegen und man sieht oft, dass ein Tier in den oberen Wasserschichten an die Gefäßwand gelehnt in leidlicher Bauchlage dahinschwimmt. Es versucht sogar von dieser Lage ausgehend auf dem Bauch durch das freie Wasser zu schwimmen, aber schon beim ersten Schwanzschlag sinkt das Tier auf die linke oder rechte Seite. Die Lage auf der linken Seite beim Schwimmen ist immer nur vorübergehend, längere Strecken werden stets auf der rechten Seite zurückgelegt.

Was die Haltung der Flossen betrifft, so ist auch hier zu bemerken, dass sie im allgemeinen weniger gespreizt sind, als beim normalen Tier der Fall ist.

Das Resultat der doppelseitigen Außerfunktionsetzung der Labyrinthe bei zwei Knochenfischen zeigt also, dass die Tiere nicht nur desorientiert sind, sondern, dass sie auch vorzugsweise in der Lage schwimmen, welche ihnen durch die Massenverteilung im Körper zukommt. Zugleich zeigen die Versuche, dass bei der Berührung mit einem andern Medium (der Boden des Gefäßes) der Hautsinn den Tieren die Orientation wiedergibt und dass den Augen und den Druckverhältnissen im Körper eine geringe orientierende Wirkung zukommt. Eine Beeinflussung der Muskulatur zeigt sich außer in der Schwächung des ganzen Körpers und der Blase, auch in der Kraftlosigkeit der Flossenabduktoren.

Diese letzten Symptome treten aber bei einseitiger Operation mit größerer Klarheit hervor.

Einseitige Labyrinthexstirpationen.

Perca fluviatilis.

Ich beschreibe nach dem Vorgang von Ewald die Symptome, wie sie bei rechtsseitiger Operation auftreten.

Gleich nach der Operation ist das Tiere ganz munter. Es ist keine Spur von der Erschlaffung vorhanden, wie sie nach beiderseitiger Totalexstirpation auftritt.

Das Tier sucht sogleich nach dem Einsetzen ins Wasser die dunkelste Ecke auf und liegt hier still in ganz normaler Weise schwach die Brustflossen bewegend. Der einzige Unterschied den man bemerkt ist eine schwache Neigung auf die operierte Seite. Bringt man das Tier in eine höhere Wasserschicht, so tritt diese Neigung etwas deutlicher hervor. Das Tier sucht aber gleich wieder wie ein gesundes den Boden und eine dunkle Ecke auf. Im Lauf der nächsten Tage (bis zum vierten Tag nach der Operation) verstärkt sich die seitliche Lage beim Liegen am Boden, beim Schwimmen am Boden und beim Schwimmen im freien Wasser immer mehr. Zugleich treten zwei neue Symptome auf. Bringt man das Tier (rechts operiert) an die Oberfläche und reizt es durch starke Berührung oder dadurch, dass man es auf den Rücken legt, so macht es, indem es zugleich in die Tiefe geht, Drehungen um die Longitudinalaxe und zwar von links über den Rücken nach rechts (vom Tier aus gerechnet dreht es sich links herum) und zwar individuell schwankend führt es 2—5 Drehungen aus. Kommt das Tier am Boden an, so liegt es einige Minuten stärker rechts geneigt wie sonst und richtet sich erst nach Verlauf dieser Zeit wieder zur gewöhnlichen Lage auf.

Die zweite neu auftretende Erscheinung ist die anormale Haltung der gekreuzten (also linken) Extremitäten. Diese tritt besonders deutlich an der Brustflosse auf, welche nicht mehr wie beim normalen Tier

in ruhiger Lage abduziert, sondern adduziert gehalten wird. Dasselbe sah ich, wie schon erwähnt, auf beiden Seiten bei beiderseitiger Operation. Nystagmus des rechten Auges fand ich nicht konstant. Eine erst nach dem 5. bis 6. Tage auftretende Erscheinung ist eine Verschiedenheit in der Atmung auf beiden Seiten. Es wird nämlich nach dieser Zeit zwar noch gleichzeitig auf beiden Seiten geatmet, aber der rechte Kiemendeckel hebt sich bei weitem nicht so stark wie der linke.

Hand in Hand mit stärker werdender Neigung nach rechts geht eine Krümmung des ganzen Tieres nach rechts, so dass die linke Seite besonders in der Bauchregion konvex ist.

Dadurch ist die Blase weiter nach links gedrängt, als es beim normalen Tieren der Fall ist, und es ist nicht zu verwundern, dass ein großer Teil der Neigung nach rechts auf dieser Verlagerung der Blase basiert. Sticht man nämlich die Blase an, was unter Wasser geschehen muss, so dass die Luft entweicht, dann finden wir beim ruhig daliegenden oder dahinschwimmenden Fisch nur noch eine ganz geringe Neigung nach rechts.

Legt man das Tier jetzt auf die linke Seite, so bleibt es auch kurze Zeit links geneigt liegen, was früher nie der Fall war.

Bei Reizung treten auch jetzt noch im hohen Wasser dieselben Longitudinaldrehungen auf; auch die Flossenhaltung ist noch wie vorher, aber eine Erscheinung hat sich gemildert, wenn sie auch nicht ganz aufgehört hat. Es ist das die Atmungsanormalie.

Die Milderung der Neigung nach rechts durch Anstechen der Blase, entspricht vollkommen dem von Ewald auf S. 183 seines Buches beschriebenen Versuch am rechtsoperierten Frosch. Hier sind beide Lungen durch die rechtsseitige Krümmung nach links getrieben und er sah die daraus beim Liegen im Wasser resultierende Neigung des Körpers nach rechts, fast ganz nach Herausnahme der Lungen, schwinden.

Auch in andern Punkten finde ich große Analogien zwischen Ewald's Resultaten an einseitig operierten Tauben und Fröschen und meinen Ergebnissen bei einseitig operierten Fischen. Er fand eine Beeinflussung der rechten Körpermuskulatur, welche sich beim Frosch in einer Krümmung der Wirbelsäule nach rechts, bei der Taube in einer Verdrehung des Kopfes nach rechts, bei meinen Fischen ebenfalls in einer Krümmung des Körpers nach rechts kund thut. Er sah, dass eine einseitig operierte Taube an den Beinen aufgehängt, zwar mit beiden Flügeln schlug, aber trotzdem wegen der Schwäche der rechten Flügelmuskulatur sich nach rechts drehte; er beobachtete, dass der rechtseitig operierte Frosch im Wasser aufgehängt mit beiden Beinen Schwimmbewegungen machte und sich nach rechts drehte. Meine Fische drehten sich bei Reizung ebenfalls rechts herum, weil die Schläge der linken Flosse kräftiger waren als die der rechten.

Schließlich tritt bei *Perca*, ebenso wie bei allen von Ewald untersuchten Tieren eine anormale Haltung der gekreuzten Extremitäten auf, nur dass sie nicht wie beim Frosch u. s. w. abduziert gehalten werden — denn das ist für den Fisch die natürliche Extremitätenhaltung — sondern anormaler Weise adduziert.

Es scheint also die Abduktion der gekreuzten Extremitäten nur bei den Tieren ein allgemeines Gesetz zu sein, bei denen vollkommene Homologie der Muskeln besteht.

Die letzte Uebereinstimmung zwischen der einseitig labyrinthlosen Taube und dem operierten Barsch beruht darin, dass bei beiden der größte Teil der Ausfallerscheinungen, denn es scheint mir unzweifelhaft, dass wir es hier mit solchen zu thun haben, erst nach einiger Zeit auftritt. Die von Ewald hierfür gegebene Erklärung, dass noch eine Zeitlang vom durchschnittenen Acusticus aus, ein Reiz ausgeübt wird, welcher das Auftreten der Erscheinungen verhindert scheint mir sehr glücklich zu sein.

Scardinius erythrophthalmus.

Die Ausfallerscheinungen sind hier zum Teil viel weniger deutlich als bei *Perca*. Es ist augenscheinlich ein Tier bei dem das Labyrinth der gekreuzten Seite im Stande ist, zum großen Teil das verlorengegangene zu ersetzen. Einen analogen Fall fand Ewald in der Dohle. Aber noch etwas anderes ist bei diesem Tier auffallend, dass nämlich die Krümmung nach der Operation nicht auf der operierten, sondern auf der gekreuzten Seite ist und dass das Tier infolge dessen sich nicht auf die operierte sondern auf die gekreuzte Seite neigt.

Gleich nach der Operation ist das Tier ganz kurze Zeit etwas matt, schwimmt aber schon nach wenigen Minuten wieder ganz munter umher. Dabei zeigt sich von Anfang an (beim rechts operierten Tier) eine schwache Neigung nach links etwa von 20°. Diese Neigung bleibt gleich sowohl beim Schwimmen am Boden wie im freien Wasser. Longitudinaldrehungen sah ich niemals.

Im Laufe der nächsten Tage nimmt die Neigung auf die linke Seite mehr und mehr zu und erreicht am 3. bis 4. Tage ihren Höhepunkt, wo man das Tier häufig um 45° und mehr geneigt sieht. Aber diese Erscheinung verringert sich bald wieder und am 8. bis 14. Tag (länger hielten sich die Tiere nicht) ist nur noch eine geringe Neigung von etwa 15° vorhanden. In den Tagen der größten Neigung ist das Tier stark nach links gekrümmt und macht auch beim Schwimmen auf dieser Seite bedeutend stärkere Schwanzschläge, so dass es sich meist in Kurven nach links bewegt. Die Anormalität in der Flossenhaltung tritt ebenso wie bei *Perca* erst nach etwa 2 Tagen auf. Die linken Flossen, und im Unterschied zu *Perca*, besonders die Bauch-

flosse werden adduziert, während die rechten Flossen in normaler Weise gespreizt gehalten werden.

Auch diese Erscheinung lässt nach einigen Tagen nach, bleibt aber doch bis zum Tode deutlich. Die Tiere sind vom 5. Tage an sehr munter und schwimmen mit Eleganz und Sicherheit.

Man sollte eigentlich meinen, dass bei diesem Tier ein Unterschied in den Erscheinungen nach linker und nach rechter Operation wäre, weil der Körper ein asymmetrisches spezifisches Verhältnis hat. Davon ist aber keine Spur zu bemerken.

Wie die Verschiedenheit in der Neigung zwischen *Scardinius* und *Perca* zu erklären ist, dass sich nämlich *Perca* der Analogie von der Taube und vom Frosch folgend auf die operierte, *Scardinius* aber auf die gekreuzte neigt, ist mir vollkommen unklar.

Wir sehen aber wenigstens, dass auch bei diesem Tier deutliche Muskelschädigungen auftreten und ich zögere nicht, besonders in Hinblick auf die momentanen Muskelzuckungen, welche bei der Durchschneidung des Acusticus auftreten und wellenartig vom Rücken bis in die Schwanzspitze verlaufen, mich der Ansicht Ewald's anzuschließen, dass ein Teil des Labyrinths in einer ganz nahen Beziehung zur Körpermuskulatur steht.

Es bleibt nun noch zu zeigen, dass die halbzirkelförmigen Kanäle des Fisches in ihrer Funktion genau denen der höheren Tiere, vor allem also denen des klassischen Objektes, der Taube entsprechen. Dazu schien mir, wie ich schon anfangs erwähnte, der Hecht das geeignete Tier zu sein.

Noch ehe ich die Ewald'sche Arbeit gelesen und daraus ersehen hatte, dass die Durchschneidung der Bogengänge nach Art der früheren Autoren ein ungeeignetes Mittel sei, um über ihre Funktion ins klare zu kommen, durchschnitt ich bei Hechten den Canalis posterior, sah aber dabei fast dieselben Erscheinungen auftreten, wie ich sie nach Totalexstirpation des ganzen einen Labyrinths beobachtet hatte. Die Tiere legten sich auf die operierte Seite und zogen die Extremitäten der gekreuzten Seite an.

Fig. 5.

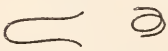

Fig. 5. Der ⊂-förmig gebogene Patindrath; derselbe mit umgebogenen Enden und der mit Papier umwickelte und durch den Drath eingeschnürte Kanal.

Später versuchte ich es mit einer andern Methode. Da die Plombierung eines Kanals, wie sie Ewald an Tauben ausführte, beim Hecht nicht möglich ist, setzte ich die beiden Canales posteriores da-

durch außer Funktion, dass ich sie durch eine Ligatur zusammenschnürte. Es wurde der knorpelige Kanal frei präpariert, aufgeschnitten und um den häutigen Kanal ein feiner Streifen Seidenpapier geschlungen. Ueber diesen Papierring, welcher eine Durchschnürung des Kanals verhüten sollte, schob ich einen U-förmig gebogenen Platindrath (siehe Fig. 5), bog die freien Enden über den Kanal und drückt nun mit einer Pinzette den Drath fest zusammen (Fig. 5). So gut diese Ligaturen nun auch auf beiden Seiten angebracht waren, eine deutliche Reaktion des Fisches war nicht zu bemerken.

Mit ebensowenig Erfolg versuchte ich eine mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllte und mit einem langen sehr dünnen Gummischlauch versehene Glaskapillare in den Kanal einzubinden. Bei einem 60 cm langen Hecht ist der Kanal noch viel zu dünn um einer feinen Kapillare den Eintritt zu gestatten.

Eine vierte Methode wurde endlich mit Erfolg angewandt. Es war die des pneumatischen Hammers. Ich wandte ihn nicht in der von Ewald auf S. 259 beschriebenen Form an, sondern modifizierte ihn etwas.

Fig. 6.

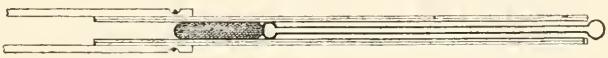

Fig. 6. Pneumatischer Hammer mit Quecksilberfaden und Schlauch.

In eine Glaskapillare von einem Millimeter im äußern Durchmesser und etwas mehr als $^1/_2$ Millimeter im Lichten wird eine feinere mit einem Knöpfchen versehene so hineingepasst, dass das Knöpfchen grade das Lumen ausfällt. Das andere Ende der inneren Kapillare trägt ebenfalls ein Knöpfchen, welches etwas größer als das Lumen der Röhre ist, so dass es nicht in dieselbe hineinrutschen kann. Die äußere Kapillare hat eine Länge von $2^1/_2$ cm, die innere von $1^1/_2$ cm. In die äußere Kapillare wird ein kleiner Quecksilberfaden gebracht, die Glasnadel (der Hammer) hineingesteckt und auf das freie Ende des Röhrchens ein feiner Schlauch von 1,8 Millimeter äußern Durchmesser gesetzt, der am andern Ende durch eine Ligatur fest zugebunden ist. Drückt man jetzt auf den Schlauch so wird der Hammer aus der Röhre herausgedrückt und beim Loslassen wieder in dieselbe hineingezogen. (Siehe die Anordnung des kleinen Apparats in Figur 6.) Die Anbringung des pneumatischen Hammers war folgende: Der knorpelige Kanal des hinteren Bogenganges wurde freipräpariert der Kanal an der höchsten Stelle auf einer Strecke von $^1/_2$ cm geöffnet, so dass hier der Bogengang nur in einer halbkreisförmigen Rinne lag. Dann wurde der pneumatische Hammer von hinten schräg gegen den Bogengang gesetzt, von unten her durch Wattepolster gestützt und mittels einer Anzahl von Fäden, welche durch den Kopfknorpel ge-

zogen wurden, in der richtigen Lage fixiert. Um das ganze wurde noch zum Schutz gegen das Wasser eine dünne Lage Watte gelegt und mit Gelatine verschlossen. Eine Abschnürung des Kanals nach vorne hin wurde nicht vorgenommen. Wenn jetzt auf den Schlauch gedrückt wurde, so schob der schräg nach vorne gerichtete Hammer die Endolymphe vor sich her, d. h. es entstand ein Strom im Bogengang von der Ampulle fort.

War der im Wasser am Boden liegende Fisch, am rechten Canalis posterior mit dem Hammer versehen, so beugte er im Augenblick des Drückens den Kopf nach links und unten, das ist genau in der Richtung des rechten hinteren Bogenganges und zwar im Sinne der Strömung von der Ampulle fort. Zu gleicher Zeit trat Nystagmus des rechten Auges und Bewegung der rechten Brustflosse auf. Gleich nach der Erregung sank der Kopf wieder in die normale Lage zurück. Ließ ich jetzt den Schlauch frei, so dass der Hammer zurückgezogen, im Bogengang also ein Strom zur Ampulle hin erzeugt wurde, so fand außer Augen- und Flossenbewegung ein schwaches Heben des Kopfes im Sinne des Bogenganges statt.

Dieses Ergebnis stimmt vollkommen mit dem von Ewald mit derselben Methode an Tauben gewonnenen überein. Er fand nämlich am Canalis posterior: Bei Strömung der Endolymphe vom Ampullenende fort starke Bewegung des Kopfes im Sinne des Kanals von der Ampulle fort, bei Strömung zum Ampullenende hin schwache Bewegung im Sinne des Kanals zur Ampulle hin.

Wir sehen also aus diesem Versuch, dass wir es bei den halbzirkelförmigen Kanälen der Fische funktionell genau mit demselben Organ zu thun haben wie bei den höhern Wirbeltieren und dass die negativen Resultate, welche hauptsächlich Steiner an Haifischen erzielt hat, entweder auf mangelhafter Methode oder schlechter Beobachtung beruhen müssen.

Fassen wir diese Resultate an Fischen zusammen, so scheint daraus die statische Funktion des Labyrinthes, welche hauptsächlich in den Otolithenapparaten liegen mag, mit ziemlicher Sicherheit hervorzugehen, weil die doppelseitig operierten Tiere vorzugsweise in der Lage schwimmen, welche ihnen durch ihr spezifisches Verhältnis zukommt. Andrerseits bestätigt sie die von Ewald aufgestellte Theorie des Tonuslabyrinthes.

Wenn man nun die Frage stellt, ob der junge Fisch die Erhaltung des Gleichgewichts mittels des Labyrinthes erst lernt oder ob sie ihm angeboren ist, so kann ich sie in der Allgemeinheit noch nicht beantworten. Von einigen jedoch möchte ich mit Bestimmtheit behaupten, dass sie die Gleichgewichtserhaltung erst während des Lebens erlernen. Es schwimmt zwar jeder junge Fisch, wenn er das Ei verlässt, mit Erhaltung des Gleichgewichts auf dem Bauch, aber damit

ist durchaus nicht bewiesen, dass er in irgendwelcher Weise bei der Gleichgewichtserhaltung thätig ist.

Es könnte ja sehr gut das Gleichgewicht in der Jugend mechanisch erhalten werden und der Schwerpunkt erst in späterer Zeit nach oben rücken. Dies ist nun in der That bei einigen Fischen der Fall und zwar sind das Tiere, welche mit wenig ausgebildetem Labyrinth aus dem Ei schlüpfen.

Um diese Frage genauer zu untersuchen, mangelte es leider zur Zeit an lebendem Material. Mit Sicherheit kann ich es nur vom Haselfisch (*Squalius leuciscus*) und vom Zander (*Lucioperca sandra*) behaupten. Wahrscheinlich ist es auch beim Hecht und vielleicht noch bei vielen andern Fischen ebenso.

Diese mechanische Erhaltung des Gleichgewichts kommt auf folgende Weise zu Stande: Beim Haselfisch, beim Zander und auch beim Hecht bleibt die embryonale Kopfkrümmung noch lange Zeit nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei bestehen, während sich der übrige Körper sofort streckt. In dieser Krümmung liegt die sich entwickelnde Blase, so

Fig. 7.

Fig. 7. Junger Zander 14 Tage nach dem Ausschlüpfen. (Mit dem Prisma gezeichnet und verkleinert. Natürliche Länge 1 cm.) Die Linie geht durch die Mitte der Blase und zeigt, dass das größere Körpergewicht unter der Blase liegt.

dass der größte Teil des Körpers gewissermaßen unter ihr aufgehängt ist. Dies Verhältnis ist leicht aus der Fig. 7 zu ersehen. Tötet man kleine Haselfische oder junge Zander vorsichtig durch Erwärmen oder mit Formaldehyd, so sieht man beim Drehen des Gefäßes, dass immer die Bauchlage beibehalten wird und zwar so, dass die Längsaxe der Blase mit der Wasseroberfläche parallel ist (siehe Fig. 7). Genau in derselben Lage schwimmt auch der lebende Fisch im Bassin umher. Erst nach einigen Wochen gleicht sich die Krümmung aus und damit tritt das Tier allmählich in das Stadium des labilen Gleichgewichts, denn jetzt ist es durch die vollkommene Ausbildung des Labyrinthes allen Anforderungen gewachsen. Man könnte nun allerdings dagegen einwenden, dass die Krümmung und die damit verbundene hohe Lage der Blase gar nicht zu einem bestimmten Zweck da wäre, sondern nichts anders als eine zwecklos zurückgebliebene embryonale Krümmung sei. Ich meine aber, dass es für die zweckmäßige Bewegung viel vorteilhafter ist, wenn das Tier grade ist und wir sehen auch, dass in der That bei den Salmoniden und wohl auch bei den Selachiern, die Kopfkrümmung gleich nach dem Ausschlüpfen

verschwindet; ob das damit zusammenhängt, dass bei diesen Tieren schon beim Verlassen des Eies das Labyrinth vollkommen ausgebildet ist, wage ich noch nicht zu entscheiden. Ich werde aber, so wie sich mir geeignetes Material darbietet, mich dieser Frage wieder zuwenden.

Die hier beschriebenen Versuche wurden zum Teil in Stettin, zum Teil in der Fischzuchtanstalt des bayerischen Landesfischereivereins in Starnberg gemacht. Ich spreche an dieser Stelle dem Vorstand des Vereins Herrn Schillinger meinen Dank dafür aus, dass er mir das Arbeiten in der Anstalt ermöglichte.

Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden. (*Macrobiotus Macronyx.*)

Vorläufige Mitteilung I.

Von **R. v. Erlanger**,

Privatdozent der Zoologie.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Vor mehr als vierzig Jahren erschien die erste und einzige Arbeit, welche die Embryologie der Tardigraden behandelt, daher ist es auch natürlich, dass unsere Kenntnisse über diesen Gegenstand, anbetracht der damaligen unvollkommenen Methoden, sowie der Unwissenheit in Bezug auf die Keimblätter überhaupt und diejenigen der Wirbellosen insbesondere, höchst dürftige sind. Ja das Wenige, was Kauffman mitteilt, ist eher dazu geeignet falsche Vorstellungen zu erwecken.

Mit Freuden ergriff ich daher die mir von meinem Freunde Herrn Rob. Lauterborn gebotene Gelegenheit, das interessante Thema wieder zu bearbeiten.

Dank Herrn Lauterborn steht mir ein äußerst reiches, vorzüglich konserviertes Material zu gebote, von welchem ich bis jetzt noch nicht den fünften Teil verarbeitet habe.

Die Furchung habe ich bis jetzt nicht erschöpfend behandeln können, wegen Mangel an lebendem Material, an welchem sich dieser Teil der Untersuchung viel leichter anstellen lässt. Ich will daher nur so viel erwähnen, dass die Furchung eine totale und nahezu äquale ist. Dieselbe führt schließlich zur Bildung einer länglich ovalen Blastula mit etwas exzentrisch, dem Hinterende genähert liegenden Furchungshöhle, welche eine ziemlich ansehnliche Größe erreicht, indem der Durchmesser derselben etwa die Hälfte der Längsaxe einnimmt.

Von der Blastula ab habe ich alle Stadien bis zum Ausschlüpfen wiederholt und eingehend studiert und will hier kurz das Wichtigste zusammenfassen.

Zunächst geht aus der Blastula durch Einstülpung des vegetativen Pols eine Gastrula hervor, deren Ektoderm am Vorderende dicker als

am Hinterende ist. Die eingestülpten Zellen, aus welchen der Urdarm hervorgeht, sind etwas reichlicher als die Ektodermzellen mit Dotter versehen. Ueberhaupt sind die Eier, wie aus dem Furchungstypus hervorgeht dotterarm. Der Blastoporus ist sehr klein und verhältnismäßig kurz und stellt eine ovale Oeffnung vor. Der anfangs sphärische Urdarm streckt sich immer mehr und wächst nach dem späteren Kopfende aus. Der Blastoporus, welcher sich bald schließt, entspricht der Durchbruchsstelle des bleibenden Afters.

Bei der Invagination werden einige Ektodermzellen mit in das Bereich des Urdarms eingezogen und daraus geht der recht kurze Enddarm hervor.

Nun beginnt der Embryo, durch stärkeres Längenwachstum, sich in der Eihülle ventralwärts einzukrümmen und gleichzeitig sondert sich der Urdarm in zwei nahezu gleiche Abschnitte, wovon der vordere den ganzen Vorderdarm mit Ausnahme des Mundzapfens, der hintere den Mitteldarm oder Magen abgibt.

Bald lässt der Embryo eine höchst deutliche Segmentierung in einen Kopf und vier Rumpfsegmente erkennen und gleichzeitig treten jederseits am Darm 4 Ausstülpungen oder 4 paarige Cölomsäcke auf. Zuerst erscheint das Cölompaar des hintersten Rumpfsegmentes, gleich darauf dasjenige des Kopfes, darauf die Cölomsäcke des ersten Rumpfsegmentes und gleich darauf successive diejenigen des 2. und 3. Rumpfsegmentes.

Das Kopfcölom schnürt ventralwärts in paare Säcke ab, welche die Anlagen des 1. Beinpaares sind. Die Cölomsäcke des 2. und 4. Rumpfsegmentes liefern die Extremitäten der betreffenden Segmente, während aus den Cölomsäcken des 3. Rumpfsegmentes außer dem Extremitätenpaar noch die Geschlechtsorgane, d. h. Gonade und Anhangsdrüse sowie ein Paar Mitteldarmdrüsen hervorgehen. Zunächst bildet sich die Gonade als unpaare dorsale und mediane Ausstülpung des Mitteldarms, dann gleichzeitig als weitere Ausstülpungen des Mitteldarmes und 3. Rumpfsegment die unpaare Anhangsdrüse des Geschlechtsapparates, sowie die beiden Mitteldarmdrüsen, welche von Plate als Malpighi'sche Drüsen gedeutet wurden.

Die entodermale Entstehung derselben lässt die Plate'sche Deutung als höchst unwahrscheinlich erscheinen. Bei gewissen Krebsen gibt es ja paarige Mitteldarmdrüsen, welche eine exkretorische Funktion besitzen; die histologische Untersuchung wird ergeben, ob die Mitteldarmdrüsen der Tardigraden dieser Bildungen homolog sind. Ebensowenig spricht die Entstehung der unpaaren Anhangsdrüse dafür, dass dieselbe wie v. Kennel meint, eine rückgebildete Gonade wäre, da sie in der Mittellinie angelegt wird und erst später entsteht als die Gonade selbst.

Wenn alle Extremitäten ausgebildet sind, hat sich der Darmtraktus noch weiter differenziert. Aus dem vorderen Abschnitt sind von vorn nach hinten der Pharynx, der Schlundkopf oder Saugmagen und der Oesophagus entstanden, aus dem hinteren Abschnitt der Magen und der ektodermale Enddarm.

Der Mundzapfen entsteht ziemlich spät als eine Wucherung des Ektoderms, von welcher auch die Zähne abgesondert werden, welche daher nicht auf Extremitäten zurückgeführt werden können. Gleichzeitig, d. h. auch recht spät entstehen die Speicheldrüsen als ektodermale Einstülpungen, welche unmittelbar hinter dem Mundzapfen in den Vorderdarm einmünden.

Aus den Cölomsäcken gehen die Muskeln, sowie die Drüsenzellen der Extremitäten hervor. Die Entstehung der Blutkörperchen habe ich noch nicht feststellen können. Dieselben scheinen sich erst nach dem Ausschlüpfen zu bilden.

Die vier Ganglienpaare der Bauchkette, sowie das paarige untere Schlundganglion, entstehen aus einer ventralen Verdickung des Ektoderms an der Einkrümmungsgegend des Embryo und lösen sich relativ spät vom äußeren Keimblatt ab. Seitlich in der Kopfgegend und dorsalwärts vom Darm tritt eine paarige Wucherung des Ektoderms auf, welcher sich jederseits bald in drei Abschnitte sondert. Der ventralste bildet das obere Schlundganglion oder Gehirn, der mittlere das Ganglion opticum, der dorsalste das Auge.

Ich kann erst später die Histiogenese und Histiologie, welche manches Interessante bieten, behandeln und will nur hinzufügen, dass das Auge von *Macrobiotus Mocronyx* im Gegensatz zu dem, was Plate von anderen Formen mitgeteilt hat, durchaus kein einfacher Pigmentfleck ist. Das Auge ist hier ziemlich kompliziert gebaut und invertiert indem der sehr dicke Sehnerv, vom Ganglion opticum von vorn nach hinten in den Augenbecher umbiegt und in die Retina übergeht. Der Augenbecher besteht aus einer Anzahl von Ommatidien, indem jede Sehzelle von mehreren Pigmentzellen umgeben wird. Ferner besitzt das Auge eine einheitliche, stark gewölbte, sehr deutliche Linse. Der feine Strang, welcher vom Augenbulbus nach hinten zum ersten Rumpfganglion zieht, ist höchst wahrscheinlich kein Nerv, sicherlich kein Sehnerv, sondern wahrscheinlich bindegewebiger Natur.

Bis jetzt ist es mir nicht gelungen, weitere Sinnesorgane nachzuweisen.

Antennen fehlen sogar in der Entwicklungsgeschichte gänzlich, dagegen zeigt sich auf einen gewissen Stadium hinter dem After und zwischen dem letzten Beinpaar ein weiteres kleines Segment, welches bald zurückgebildet wird. Dasselbe hat an seinem freien Hinterende 3 kleine Auswüchse einen medianen unpaaren längeren und zwei seitliche kürzere. Man kann darin ein Rudiment eines Postabdomens oder

Schwanzes erblicken, woraus entnommen werden kann, dass einige, wenn nicht alle Rumpfsegmente ein Abdomen vorstellen.

Meine eigene Auffassung geht vorläufig dahin, dass das Kopfsegment mit dem 1. und 2. Rumpfsegment einen Cephalothorax vorstellt, darauf würde ein aus dem 3. und 4. Rumpfsegment gebildetes Abdomen folgen und schließlich ein rückgebildetes Postabdomen oder Schwanz. Für die Sonderung des Rumpfes in Cephalothorax (mit dem Kopf) und Abdomen spricht der Umstand, dass der Geschlechtsapparat und Mitteldarmdrüsen im 3ten Segment gebildet werden. Die Anlagen eines Herzens oder Kiemen ließen sich nicht nachweisen.

Heidelberg, den 24. Juli 1894.

Die stammesgeschichtliche Verschiebung der Längenverhältnisse von Arm und Bein beim Menschen.

Von **Wilhelm Haacke.**

Das wundervolle Werk der Vettern Sarasin über „Die Weddas von Ceylon und die sie umgebenden Völkerschaften“ (Wiesbaden 1892—93) beschäftigt sich u. a. auch eingehend mit den Längenverhältnissen der menschlichen Gliedmaßen und gibt mir Veranlassung, ein von mir entdecktes und in meiner „Schöpfung der Tierwelt“ (Leipzig, 1893) sowie in meinem Werke „Gestaltung und Vererbung“ (Leipzig, 1893) besprochenes gesetzmäßiges Verhalten der Säugetierextremitäten in Bezug auf seine Giltigkeit für die Längenverhältnisse der menschlichen Extremitäten zu schildern.

Dieses gesetzmäßige Verhalten gibt sich dadurch kund, dass während der Stammesentwicklung der Säugetiere in allen Abstammungsreihen die Armlänge, gemessen an der der Beine, immer beträchtlicher und umgekehrt die relative Länge der Beine immer geringer geworden ist. Niedrig organisierte Säugetiere haben kurze Vorder- und lange Hinterextremitäten, hochentwickelte dagegen lange Arme und kurze Beine.

Dieser Satz ist nun nicht etwa so zu verstehen, dass z. B. bei sämtlichen Affen die Arme im Verhältnis länger und die Beine im Verhältnis kürzer wären, als bei irgend einem Halbaffen, oder dass bei allen Hochsäugern (Placentaltieren) die relative Armlänge beträchtlicher, die der Beine weniger beträchtlich wäre, als bei irgend einem Beuteltiere; das von mir entdeckte Gesetz gilt vielmehr nur für die zu einer und derselben Abstammungsreihe gehörigen Säugetiere, nur für die Glieder eines Stammes, die in die direkte Vorfahren- und Nachkommenlinie eines Individuums fallen. Die jüngeren Glieder einer Deszendenzreihe haben relativ längere Arme und kürzere Beine als die älteren, und von den ältesten nach den jüngsten Stammesgenossen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: 14

Autor(en)/Author(s): Bethe Albrecht

Artikel/Article: Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts. 563-585