

# Über die Bedeutung des Labyrinthes und der Seitenorgane für die Rheotaxis und die Beibehaltung der Bewegungsrichtung bei Fischen und Amphibien.

Von

Paul Steinmann (Aarau).

---

## Einleitung.

In einer vor kurzem erschienenen Arbeit -- „Untersuchungen über die Rheotaxis der Fische“, Verhandlungen der deutschen zool. Ges. Freiburg i/Br. 1914 habe ich den Nachweis geführt, dass die Einstellung der Fische in die Strömungsrichtung nicht wie *Loeb* (36), *Lyon* (20, 21) und andere angenommen haben, ausschliesslich durch optische Reize — Verschiebung des Gesichtsfeldes infolge der verschwemmenden Wirkung des Stromes — und durch taktile — Reibung mit dem Untergrund — zustande kommt, sondern dass die Strömung selbst orientierend wirkt. Dabei dachte ich zunächst an eine Druck- oder Reibungswirkung der Wasserteilchen gegen den Fischkörper, die je nach der Stellung des Tieres zur Strömungsrichtung die eine oder die andere Seite des Körpers stärker treffen. Als Sinnesorgan, für welches die Bewegung des Wassers den adäquaten Reiz darstellt, schienen mir die von *Schultze* (30) und *Hofer* (11) in diesem Sinne gedeuteten Seitenorgane und das von *Tullberg* (34) für die Erscheinung der Rheotaxis als wichtig bezeichnete Labyrinth in Betracht zu kommen. Die Frage, ob das Labyrinth allein, wie *Tullberg* annimmt, oder die Seitenorgane allein, oder beide zusammen dem Fisch die Wahrnehmung der Strömungsrichtung ermöglichen, musste ich damals offen lassen, da meine Experimente andere Zwecke verfolgten und mir in dieser Richtung keinen Aufschluss gaben. Seither habe ich nun Gelegenheit gefunden, diesen Teil der Rheotaxisfrage an verschiedenen Tieren zu prüfen und eine Vorstellung von den physiologischen Vorgängen zu gewinnen, durch welche die rheotaktische Einstellung erfolgt.

Gleichzeitig hat sich dann die Fragestellung etwas erweitert. Schon in der eingangs erwähnten Arbeit habe ich darauf hingewiesen,

dass zwischen der Orientierung eines im stehenden Wasser vorwärts schwimmenden Fisches und der des im fliessenden Wasser stehenden (d. h. durch seine Schwimmbewegungen die eingenommene Lage behauptenden) ein prinzipieller Unterschied nicht besteht, da sich in beiden Fällen der Fisch über die Richtung, aus welcher die anprallenden Wasserteilchen seine Haut treffen oder, wie ich heute hinzufügen möchte, über die durch den Andrang des Wassers bewirkten passiven Drehungen des Körpers unterrichtet.

Meine Untersuchungen galten daher nicht nur den Organen, die das Zustandekommen der Rheotaxis ermöglichen, sondern allgemein gesprochen den Sinnesorganen, durch welche die Beibehaltung der Schwimmrichtung ermöglicht wird, oder — was das gleiche bedeutet — durch welche der Fisch über die Abweichungen aus seiner Bahn unterrichtet wird. Allerdings konnte ich mich nicht darauf einlassen, alle Bewegungsrichtungen zu berücksichtigen; ich beschränkte mich von Anfang an auf die Bewegungen in der Horizontalebene. Beim Auf- und Absteigen, überhaupt bei allen nicht in der Horizontalen erfolgenden Bewegungen kommt nämlich noch eine Wirkung der Schwerkraft in Frage, die die Sache wesentlich kompliziert. Die Beschränkung meiner Aufgabe verlangte auch eine Beschränkung des Untersuchungsmateriales. Ich musste mich mit Fischen begnügen, die sich vorwiegend am Boden aufhalten und die beim Schwimmen horizontale Bahnen beschreiben. Als weitaus günstigstes Objekt erwies sich die Groppe; andere Fische wurden nur zur Kontrolle gelegentlich verwendet, dagegen dehnte ich die Untersuchungen auf Schwanzlurche und fusslose Anurenlarven aus, deren Verhalten mit dem der Groppe sehr gut übereinstimmte und einige erwünschte Ergänzungen gab, da hier die Möglichkeit bestand, ein und dasselbe Tier im Wasser und an der Luft zu prüfen. Bei meinen Untersuchungen hatte ich mich der Unterstützung durch die Hüniger Fischzuchtanstalt zu erfreuen, die mir ihre Zuchtteiche sowie auch Fische zur Verfügung stellte. Für verschiedene Ratschläge bin ich ferner zu Dank verpflichtet den Herren Dr. *G. Surbeck*, eidg. Fischereinspektor in Bern, Prof. Dr. *A. Hagenbach* und Dr. *H. Zickendraht* in Basel. Leider konnte ich infolge des Kriegsausbruches die mir gebotenen günstigen Bedingungen nicht voll ausnützen, da ich meine Hüniger Experimente vorzeitig abbrechen musste.

Da bei der verschwemmenden Wirkung einer gegen den ruhenden Fisch andrängenden Wassermasse, wie auch bei der Druckwirkung des ruhenden Wassers gegen den sich bewegenden Fischkörper passive Drehungen des Tieres vorkommen, wollte ich zunächst die Reaktion der Tiere auf solche Bewegungen feststellen und konstruierte mir daher eine Drehscheibe, auf welche sich ein rundes Aquarium

setzen liess. Der Antrieb erfolgte mit Hilfe eines zweiten Rades (vergl. Abb. 1) mit Übersetzung.

Dreh scheibenversuche sind von zahlreichen Autoren an verschiedenen Tieren, speziell an Säugern, Vögeln und Reptilien ausgeführt worden. Auf diese umfangreiche Literatur brauche ich hier schon deshalb nicht einzugehen, weil in den Handbüchern der Physiologie (*Nagel* (26), *Winterstein* (35) etc.) Sammelberichte und kritische Besprechungen zu finden sind, und weil die durch diese Experimente gestützte *Mach-Breuersche* Theorie von der Funktion des Ohrlabyrinthes heute wohl als allgemein bekannt gelten darf. Dagegen ist hier zu erwähnen, dass *Lee* (14) und *Kreidl* (12) an Hai-

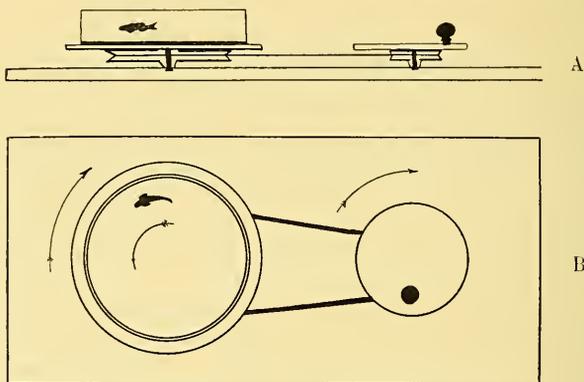


Abb. 1.

Die Drehscheibe mit dem Aquarium in Seitenansicht (A) und von oben gesehen (B).

fischen im rotierenden Aquarium ein Schwimmen in entgegengesetztem Drehungssinn konstatierten, dass ferner *Sewall* (31) am Menschenhai Drehversuche vorgenommen hat, die speziell Augenbewegungen (Nystagmus) hervorriefen (cit. nach *Mangold* 23). Auch *Loeb* (16, 17) und *Nagel* (26, S. 785) haben mit Fischen, der erstere mit *Scyllium*, der letztere mit Süßwasserfischen experimentiert. Da es sich aber hier um Drehversuche um die Längsaxe handelte, brauchen wir auf die Resultate nicht näher einzutreten. Eigentliche Drehscheibenversuche an Süßwasserfischen sind also, soweit ich die Literatur überblicke, nicht ausgeführt worden, und auch die Experimente an Haifischen waren nicht geeignet, das Wesentliche der Erscheinungen zu zeigen. Auf einige Experimente mit ein- und beidseitig labyrinthlosen Fischen, die charakteristische Ausfallbewegungen ausführten, werden wir noch zurückkommen.

## A. Experimente an Fischen.

Studien über die Orientierung der Fische setzen genaue Kenntnis der Fischbewegung voraus. Leider sind die vorliegenden Arbeiten zum grössten Teil unbrauchbar, und eine wirklich befriedigende vergleichende Betrachtung über die Lokomotion der Fische ist überhaupt nicht zu finden. Der von *R. du Bois-Reymond* (3) verfasste Sammelbericht über das Schwimmen der Fische in *Wintersteins* Handbuch der vergleichenden Physiologie III. wird nur einem kleinen Teil der Tatsachen gerecht, da die von ihm zitierten Autoren meist nicht in beiden einschlägigen Gebieten, Biologie und Mechanik, zu Hause sind und daher viel Verwirrung schaffen. Es wäre dringend zu wünschen, dass sich einmal ein Physiker-Biologe dieser interessanten Fragen annehmen wollte.

Ohne uns auf Einzelheiten einzulassen, müssen wir hier einige Fragen des Schwimmproblems herausgreifen, deren Diskussion für unsere weiteren Ausführungen die notwendige Grundlage schaffen soll.

Die bei der Ortsbewegung des Fisches beteiligten Flossen sind entweder Ruder oder Steuer, oft auch beides zugleich. Von besonderer Bedeutung ist der Schwanz.

Wenn *H. v. Meyer* (25) dem Schwanz nur eine „gelegentliche Leistung als archimedische Schraube“ zuerkennen will und den Schultergürtel resp. die vordere Paarflosse als das hauptsächlichste Bewegungsorgan der Fische bezeichnet, so täuscht er sich. Fast alle Fische — eine Ausnahme machen nur die ganz absonderlich gestalteten wie die Rochen, der Mondfisch, das Seepferdchen etc. — halten beim ausgiebigen Schwimmen die paarigen Gliedmassen, die Brust- und Bauchflossen ruhig und drücken sie, um nicht schädliche Reibungsflächen zu schaffen, an den Körper an. (Vergl. die Beine des Molehes S. 234.) Alleiniges Bewegungsorgan ist der Schwanz jedoch nicht. Die paarigen Gliedmassen sind durchaus nicht immer einfache Steuer, durch deren Arbeit der Körper im Gleichgewicht erhalten wird. Sie wirken recht oft als Ruder mit und treiben den Fisch vorwärts oder rückwärts. Dies kann bisweilen sogar selbständig ohne Mitwirkung des Schwanzes erfolgen, in andern Fällen vereinigen sich die beiden Lokomotionsorgane zu gemeinsamer Arbeit. Fast immer wirken die Paarflossen als Bremsapparate, wenn der Fisch seine Bewegung verzögern will. Häufig helfen sie auch dann mit, wenn es gilt, die Bewegung plötzlich zu beschleunigen. (Vergl. unten *Cottus gobio*.)

Der Schwanzschlag selbst ist in seinen Einzelheiten schwer zu beobachten, da er nur bei ausgiebiger Lokomotion, beim raschen Vor-

wärtsschiessen eines Fisches schön symmetrisch und gleichmässig erfolgt und dann eben aus naheliegenden Gründen nicht richtig studiert werden kann. Bei Fischen des fließenden Wassers, die, rheotaktisch eingestellt, die verschwemmende Wirkung der Strömung durch ihre Schwimmbewegungen gerade kompensieren, kann man die einzelnen Phasen des Schwanzschlages wohl am besten verfolgen.

Gewöhnlich wird das Ausschlagen des Fischschwanzes nach den Seiten als eine Winkelbewegung angesehen. *Borelli* (4) und mit ihm verschiedene andere Autoren nehmen an, dass durch das abwechselnde Hin- und Herschlagen der senkrecht gestellten Schwanzfläche in der Horizontalebene der Körper in Zickzacklinien vorwärts getrieben werde. Sie weisen darauf hin, dass man ein Boot durch Hin- und Herschlagen des Steuerruders vorwärts treiben kann. Wer nun aber das Schwimmen einer Barbe oder einer Forelle im stark durchströmten Fischkasten beobachtet, der wird leicht feststellen können, dass der Körper als Ganzes, d. h. soweit die Seitenrumpfmuskulatur reicht, bei den Bewegungen beteiligt ist, und dass die ganze Aktion am ehesten als Schlängeln bezeichnet werden kann. Symmetrisch gelegene Partien der Seitenrumpfmuskeln sind jeweilen in entgegengesetzter Spannung begriffen. Tritt *links* Zusammenziehung ein, so ist umgekehrt die entsprechende Partie *rechts* gestreckt. So entstehen Wellen, die sich von vorn nach hinten über den Körper fortpflanzen. Allerdings ist bei der Schlängelung der Barbe oder der Forelle nicht wie bei der des Aales der ganze Körper gleichmässig beteiligt. Die Wellen werden erst etwa von der Mitte des Körpers nach hinten deutlich. Weiter vorn ist der Körper zu wenig biegsam und die Höhe der Wellenberge ist daher sehr gering. Wo aber nicht nur die Amplitude der Ausschläge, sondern auch die Höhe der wirksamen Ruderfläche im Gebiet der Schwanzflosse viel bedeutender ist als am übrigen Körper, wird meist das Schlängeln im Prinzip von einer Winkelbewegung nicht sehr verschieden sein. Es wird sich dieser wohl bei keinem Fisch verwirklichten Bewegungsweise umsomehr nähern, je grösser der Unterschied zwischen den Amplituden der Wellen des Vorderkörpers und denen des Hinterkörpers ist.

Auf die Rolle der Flossenstrahlen, die einzeln beweglich sind und daher die Ruderfläche je nach Umständen krümmen können (Schraubenbewegung), wollen wir hier nicht näher eintreten, ebenso unterlassen wir es, die Aufgabe der meist als Stabilisationsflächen wirkenden Rücken-, After- und Bauchflossen im einzelnen zu besprechen.

Für unsere Zwecke galt es nur, festzustellen, dass die Hauptbewegungsart der Fische ein Schlängeln mit horizontaler Lage der Wellenebene und mit von vorn nach hinten fortschreitenden Wellen

ist, eine Bewegungsweise also, bei welcher mit dem Maximum der Kontraktion auf der einen das Maximum der Streckung auf der gegenüberliegenden Körperseite zusammentrifft.

Spezielle Betrachtung verlangt die Lokomotion meines Hauptversuchsobjektes (vergl. Abb. 2). Das Schwimmen der *Groppe* unterscheidet sich von dem eines Schwebefisches sehr beträchtlich. Da es für das Verständnis unserer Experimente nötig ist, wollen wir zunächst die Eigentümlichkeiten der Bewegung dieses Fisches, über die ich in der Literatur keine Angaben finde, kurz besprechen. Die Groppe ist ein Bodenfisch, dessen spezifisches Gewicht relativ hoch ist, so dass das Tier, wenn man es in ein Wasserbecken wirft, mit auffälliger Schnelligkeit sinkt. Will es sich in die Region des freien Wassers hinaufwagen, so kann es nicht wie andere Fische durch Vergrößerung der Schwimmblase sein spezifisches Gewicht verringern und gewissermassen passiv aufsteigen. Das Verlassen des Bodens bedeutet für *Cottus* eine grosse Anstrengung und führt zu baldiger



Abb. 2.

Groppe von der Seite gesehen,  $r_1$  erste,  $r_2$  zweite Rückenflosse,  $s$  Schwanzflosse,  $a$  Afterflosse,  $br$  Brustflosse (paarig),  $b$  Bauchflosse (paarig).

Ermüdung. Man findet daher die Tiere meist am Boden kauend. Die dabei eingenommene Stellung ist sehr charakteristisch. Der Kontakt mit dem Boden wird mit den verdickten, fast an Finger einer Hand erinnernden Flossenstrahlen der zweiten Paarflosse, sowie mit den nach der Seite abbiegbaren Enden der Flossenstrahlen der Afterflosse hergestellt und ist so fest, dass selbst eine starke Strömung den Fisch nicht wegzuspülen vermag.

Der breite Kopf mit seinen nach aussen abstehenden Kiemendeckeln gleicht einem flachen Schild, zu dessen Verbreiterung beiderseits die sehr grossen fächerförmigen nach vorn, aussen und oben gerichteten Brustflossen beitragen. Überhaupt ist der ganze Fisch auffallend breit und seine Unterseite erscheint völlig abgeflacht. Der Unterrand der Brustflossen zeigt einige stark verbreiterte Flossenstrahlen und legt sich der Unterfläche dicht an, so dass eine Unterspülung und ein Hub des Körpers nach oben unmöglich wird. Somit ist die Groppe in ihrer Ruhestellung dem fliessenden Wasser ausgezeichnet angepasst.

Schickt sich der Fisch zum Wegschwimmen an, so hebt er seinen Vorderkörper etwas empor, indem er die Bauchflossen senkrecht aufstellt und als Stützen benützt. Gleichzeitig spreizt er die Brustflosse und hebt sie vom Körper ab.

Das Wegschwimmen selbst wird durch einen gleichzeitigen kräftigen Schlag der beiden Brustflossen bewerkstelligt. Die Bewegung der Flosse erfolgt nach *hinten*, *innen* und *unten*. Da nun die Richtung „hinten“ und „unten“ für beide Flossen gleich, die Richtung „innen“ aber entgegengesetzt ist, heben sich bei gleichmässigem Flossenschlag die vom Fischkörper nach *aussen* wirkenden Wasserwiderstände auf und der Körper wird nur nach *vorn* und *oben* getrieben. Wird jedoch die eine z. B. die linke Flosse kräftiger bewegt, so erfährt der Fisch gleichzeitig noch eine Drehung nach links. Sofort nachdem der Körper durch den Schlag der Brustflossen in Bewegung gesetzt ist, beginnt auch der Schwanz seine schlängelnde Bewegung, während die Brustflossen an die Flanken angepresst bleiben.

Nach kürzerer oder längerer Zeit, meist schon nach wenigen Augenblicken streckt sich der Schwanz gerade, die Brustflossen spreizen sich und wirken als Bremsvorrichtungen, der Körper fällt plump zu Boden. In kleinen Aquarien sind die durchschwommenen Strecken oft so kurz, dass das Schwimmen wie ein Hüpfen erscheint.

Für unsere Versuche ist der Fisch deshalb von besonderem Wert, weil er infolge seines engen Kontaktes mit dem Boden des Gefässes bei der Drehung alle Bewegungen mitmachen muss, im Gegensatz zu den frei schwimmenden Fischen, die nur die Drehungen des Wassers auszuhalten haben. Letztere aber treten infolge der Trägheit später und in geringerem Masse ein als die der Scheibe.

## Versuche mit normalen Groppen auf der Drehscheibe.

### *Experiment 1.*

Auf eine mit Hilfe einer Übersetzung drehbare horizontale Scheibe (Abb. 1) wird eine runde Glasschale mit einer Groppe gestellt. Sobald die Scheibe im Sinne des Uhrzeigers langsam in Drehung versetzt wird, sieht man, wie der Schwanz infolge der Kontraktion der *linken* Seitenrumpfmuskulatur nach links gedreht wird; die beiden Rückenflossen biegen sich aus ihrer senkrechten Stellung nach links nieder, während die Afterflosse umgekehrt gegen die konvexe rechte Seite gedreht wird. (Abb. 3.) Dauert die Drehung an, so setzt sich der Körper in die bekannte hüpfende Bewegung. Dabei bleibt jedoch die linke Seite etwas kontrahiert, die linke Brust-

flosse arbeitet kräftiger als die rechte und der Fisch hüpfet im Kreise herum. Der Sinn seiner Drehung aber ist dem Drehungssinn der Scheibe entgegengesetzt: die beschriebene Bahn verläuft umgekehrt wie der Uhrzeiger.

*Experiment 2.*

(*Gegenexperiment.*) Die Drehscheibe wird in umgekehrtem Sinne des Uhrzeigers bewegt. Der Fisch kontrahiert die rechtsseitige

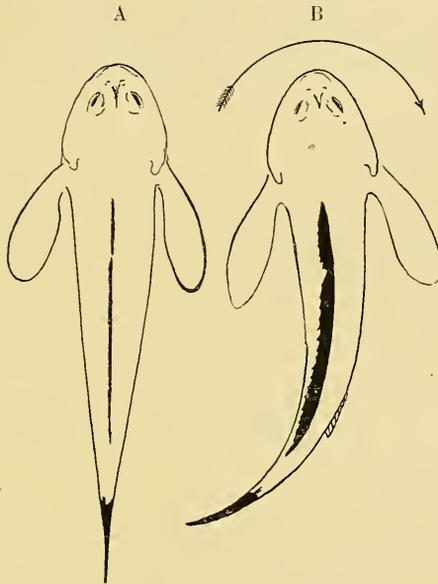


Abb. 3.

Reaktion der Groppe auf der Drehscheibe. A Ruhestellung, B Reaktionsstellung bei Drehung im Sinne des Uhrzeigers.

Flankenmuskulatur, neigt die Rückenflossen nach rechts, die Afterflosse nach links und kommt daher beim Vorwärtsschwimmen immer rechts statt gerade aus: er beschreibt eine kreisförmige Bahn im Sinne des Uhrzeigers.

Solange die Drehung sehr langsam erfolgt, bewegt sich das Wasser in der Schale nicht mit oder gelangt erst nach längerem Drehen in Rotation. Der Fisch dagegen steht mit dem Boden der Schale in so engem Kontakt, dass er die Drehung von Anfang an mitmachen muss. Daher wird er, der selbst bewegt ist, das ihn umgebende ruhende Wasser gerade so spüren, wie wenn er selbst in Ruhe, das Wasser dagegen in Strömung begriffen wäre.

Wird der Fisch z. B. mit dem Kopf voran im Sinne des Uhrzeigers bewegt, so muss er den Eindruck gewinnen, als ob das ruhende Wasser gegen seinen Kopf hinströme. Geht der Schwanz voran, so erfolgt die Scheinströmung von dem Schwanz gegen den Kopf hin. Im ersten Fall wäre also der Fisch rheotaktisch eingestellt, im zweiten Falle nicht. Die oben beschriebene Reaktionsstellung auf Drehung erfolgt aber in beiden Fällen. Es kommt überhaupt gar nicht darauf an, in welcher Stellung sich der Fisch befindet. Unter allen Umständen erfolgt bei Uhrzeigerdrehung Kontraktion der linken, bei umgekehrtem Drehungssinn der rechten Flanke.

Dass diese Einkrümmung des Fischkörpers mit der Rheotaxis der Tiere nichts zu tun hat, lehren uns auch die folgenden Beobachtungen:

### *Experiment 3.*

Die Groppe wird ohne Wasser auf die Drehscheibe gesetzt und im Sinne des Uhrzeigers gedreht. Sie krümmt auch jetzt den Schwanz nach links, fängt aber dann meist heftig zu zappeln an. Die Reaktionen sind infolge des ungewohnten Mediums viel weniger klar als im Wasser, doch gewinnt man durch Wiederholung des Experimentes den Eindruck, dass die Erscheinungen im Prinzip die gleichen sind, dass also die Wasserströmung bei den Einkrümmungen des Schwanzes keine, oder doch keine primäre Rolle spielt.

### *Experiment 4.*

Die Groppe wird in ihrer Schale mit Wasser rasch mehrmals im Kreise gedreht, bis das Wasser ebenfalls zu rotieren anfängt, hierauf wird die Drehung verzögert, so dass das Wasser über die Groppe hinwegschiesst. Auch um diese wirkliche Strömung kümmert sich der Fisch zunächst gar nicht: Solange die Scheibe überhaupt gedreht wird, reagiert der Fisch durch die entsprechende Krümmung des Körpers. Eine Einstellung in die Richtung des strömenden Wassers erfolgt nicht. Da der Fisch eine Kreisbahn in dem der Bewegung des Gefässes entgegengesetzten Drehungssinn beschreibt, macht es allerdings den Eindruck, als schwimme er der Strömung entgegen. Allein er behält, solange die Uhrzeigerdrehung des Apparates anhält, die linke Seite kontrahiert, auch wenn die Strömung ihn auf der konvexen Seite trifft. (Vergleiche auch Seite 223.)

### *Experiment 5.*

Die Drehung wird fortgesetzt, bis die Kreisströmung so stark geworden ist, dass die Groppe mitgerissen wird. Nun wird der Apparat plötzlich abgestellt. Der Fisch kämpft kräftig gegen die

andrängenden Wassermassen, seine „rheotaktischen“ Schwimmbewegungen — energische Schwanzschlängelung bei angepressten Brustflossen — bewirken, dass er sich an Ort halten kann, bisweilen gelingt es ihm sogar, trotz der Strömung vorwärts zu gelangen. Das hier beschriebene Experiment unterscheidet sich in keiner Weise von dem durch *Dewitz* (5) angegebenen, das ich bei verschiedenen Fischarten nachgeprüft habe (33).

Sobald die Strömung soweit nachgelassen hat, dass die Groppe wieder Halt finden kann, geht ihre Schlängelbewegung in die gewöhnliche hüpfende Bewegung über, und schliesslich bleibt das Tier in geduckter Ruhestellung liegen, den Kopf der Strömung entgegen gerichtet.

Bei diesen Versuchen gewinnt man den Eindruck, dass die Fische bei ihren kompensatorischen Bewegungen auf die Verschiebung des Gesichtsfeldes, also auf optische Reize reagieren. Man glaubt zu erkennen, dass die Fische die an ihren Augen vorbeiziehenden Gegenstände fixieren wollen und daher in einer der Drehung des Apparates entgegengesetzten Richtung schwimmen. Es lässt sich jedoch leicht zeigen, dass die Augen bei der Sache unbeteiligt sind.

Bringt man die Tiere nämlich in ein undurchsichtiges Gefäss und deckt sie ausserdem mit einem Deckel zu, so treten die Reaktionsstellungen und Kompensationsbewegungen genau gleich auf wie in durchsichtigen Glasgefässen, trotzdem jetzt die Umgebung für die Fische während der Drehung scheinbar in Ruhe bleibt. Ein weiterer Beweis für die Unwirksamkeit der optischen Reize bei der Groppe ist ihr Verhalten gegenüber einem am Aquarium vorbeibewegten Gegenstand. Durch Aufschrauben eines kleinen Tischchens auf die feste Axe der Drehscheibe und durch Aufsetzen einer das ganze überdeckenden, auf der Drehscheibe aufruhenden Glocke mit schwarzen Streifen stellt man sich einen einfachen Apparat her, der das Verhalten der Groppe gegenüber einem bewegten Gesichtsfeld deutlich zeigt. Man kann die Drehscheibe mit der Glocke in der einen oder in der andern Richtung in Bewegung setzen, kann langsam oder schnell drehen, nie wird der Fisch eine deutliche oder längere Zeit in gleichem Sinne anhaltende Reaktion zeigen. Selbst ein aufgesetztes Kartongehäuse, das nur mit einem kleinen Guckloch versehen ist oder eine oder mehrere brennende Kerzen, die um das Aquarium herumgeführt werden, nachdem man sie dem Rand der Drehscheibe aufgesetzt hat, zeigen kein günstigeres Resultat: die Groppe dreht sich auf der Drehscheibe nicht deshalb, weil sie optische Reize durch die scheinbar bewegte Umgebung empfängt, sondern aus andern Gründen. Damit stimmt auch die Feststellung, dass der gewöhnliche Dreh-

scheibenversuch (Experiment Nr. 1 und 2) auch in der Dunkelkammer ausgeführt werden kann. Durch rasches vorübergehendes Andrehen des Lichtes kann man sich überzeugen, dass die Kompensationsbewegungen bei Tag und bei Nacht gleich deutlich eintreten.

### Theoretisches zu den Drehscheibenversuchen an Groppen.

Das Verhalten der Groppe auf der Drehscheibe, das weder durch optische noch durch Strömungsreize erklärt werden kann, lässt vermuten, dass das Labyrinth die passiven Drehungen empfindet. Diese Annahme beruht auf Analogieschluss und stützt sich auf die Drehscheibenreaktionen der höheren Wirbeltiere, deren Abhängigkeit vom Labyrinth nachgewiesen ist.

Der Einwand, dass vielleicht die infolge der Drehung erhöhte Reibung der Ventralseite mit der Unterlage für die Einnahme der Reaktionsstellung verantwortlich zu machen ist, kann leicht durch den Hinweis darauf entkräftet werden, dass man schon bei ganz unbedeutenden Drehungen Reaktionsstellungen erhält, und dass das rotierende Wasser den Fisch von vorn, von hinten oder von der Seite treffen kann, ohne dass die Reaktionen während der Zeit der Drehung sich ändern. (Vergl. Versuch Nr. 4.)

Was nun für die hier besprochenen Drehscheibenversuche an intakten Groppen besonders auffällig scheint, das ist das völlige Ausbleiben von Nachdrehungen, wie sie sonst bei höheren Tieren und auch beim Menschen mit grosser Regelmässigkeit beobachtet werden.

Für die *Mach-Breuer'sche* Theorie scheint mir die Tatsache von Bedeutung zu sein, dass die Stellung des Fisches auf der Drehscheibe ganz beliebig sein kann. Ist nun aber die Groppe z. B. so orientiert, dass ihre Körperaxe radial, ihr Kopf dem Zentrum der Scheibe zugewendet ist (Abb. 4 A), so wird bei Drehung der Scheibe im Sinne des Uhrzeigers die linke Seite des Tieres vorangehen, die Endolympe im horizontalen Bogengang des linken Labyrinthes *gegen* die Ampullen, die entsprechende Lymphe des rechten Canalis externus dagegen von den Ampullen weg gegen den Gang zurückströmen. Nehmen wir nun nach dem Vorschlag von *Trendelenburg* und *Kühn* (34) an, dass eine Reflexbewegung nur dann eintritt, wenn die Lymphe zu den Ampullen strömt, so wäre in diesem Fall das *linke* Labyrinth Schuld an der Kontraktion der linken Körperseite. Dreht man nun das Tier um  $180^{\circ}$ , so dass bei radialer Lage des Körpers der Kopf vom Zentrum weggerichtet ist (Abb. 4, B) und dreht jetzt die Scheibe im Sinne des Uhrzeigers, so ist umgekehrt die rechte Seite des Tieres in bezug auf die Bewegung vorn, daher findet die Strömung gegen die Ampullen im *rechten* Labyrinth statt, und es wäre nach Analogie

mit dem ersten Fall die Kontraktion der rechten Körperseite zu erwarten. Statt dessen krümmt sich hier wie überhaupt in jeder Lage der Schwanz nach links. Allerdings sind bei der Drehbewegung nicht nur die horizontalen, sondern auch die vertikalen Gänge in Mitleidenchaft gezogen. Allein auch hier sind entsprechend den gegensätzlichen Stellungen entgegengesetzte Kanäle betroffen.

Diese Beobachtung kann ich nicht mit den *Mach-Breuer'schen* Anschauungen in Einklang bringen. Ebenso wenig die auf S. 220 besprochene Erscheinung, dass *Verzögerung* der Drehbewegung keine Veränderung der Reaktionsstellung bringt, sondern dass die Krümmung beibehalten wird, solange überhaupt eine Drehung besteht. Zum Teil allerdings mag sich dieser Unterschied im Verhalten der Groppen den höheren Wirbeltieren gegenüber daraus erklären, dass bei diesen Fischen keine Nachdrehungen vorkommen. Ohne mich weiter auf die Frage einzulassen, ob der Widerspruch durch Hilfhypothesen

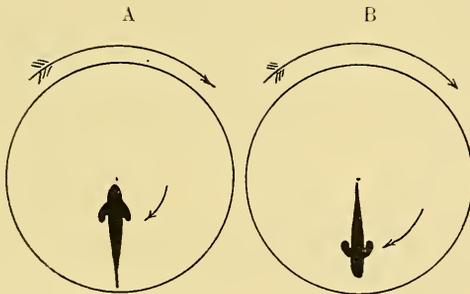


Abb. 4.

zu lösen ist, will ich mich hier mit der einfachen Feststellung der Tatsache begnügen, umso mehr, da das Problem für meine Fragen nur indirekt von Bedeutung ist.

### Ausschaltexperimente:

#### *Drehscheibenversuche an Fischen mit geschädigtem Labyrinth.*

Dagegen ist nun eine weitere Serie von Versuchen zu besprechen, die als Ausschaltexperimente bezeichnet werden können, und dadurch charakterisiert sind, dass Teile des Labyrinthes oder der ganze Apparat rechts oder links oder beidseitig entfernt oder durch Kokaininjektion unempfindlich gemacht werden.

Vor den zahlreichen hierher gehörigen Versuchen sind die von *Ewald* (7) am Aal und von *Bethe* (1) am Flussbarsch, Rotauge und Hecht angestellten für uns die wichtigsten. Von andern einschlägigen

Arbeiten seien hier nur die folgenden genannt: *Fröhlich* (8) Seeperdchen, *Lyon* (18, 19) Flunder, *Lewall* (31), *Kreidl* (12), *Steiner* (32) *Loeb* (16, 17), *Lee* (14), *Marwell* (24), *Gaglio* (9) und *Quix* (29) an Haifischen.

Auf die Resultate einzelner dieser Autoren kommen wir später zurück; die meisten befassten sich mit Ausschaltung von Labyrinthbezirken und Studium der sich ergebenden Ausfallerscheinungen beim Schwimmen.

Mich interessierte besonders das Verhalten operierter Fische auf der Drehscheibe.

Drehscheibenexperimente mit Labyrinthausschaltungen sind meines Wissens an Fischen nicht ausgeführt worden.

Allerdings hat *Tullberg* (35) mit seinen Rheotaxisversuchen, ohne sich darüber genau Rechenschaft zu geben, Drehexperimente angestellt, indem er verschiedene Fische in einem dem *Dewitz*'sehen ähnlichen Apparat (Schale mit Kreisstrom) der drehenden Wirkung des rotierenden Wassers aussetzte. Er fand, dass intakte Karauschen, Karpfen und *Gobio niger*-Exemplare stets sehr deutlich rheotaktisch schwimmen, d. h. in diesem Fall die drehende Wirkung kompensieren.

Durchschneidung eines einzelnen Bogenganges bewirkte keine Änderung im Verhalten der Fische. Etwas unsicherer waren die Bewegungen nach Durchschneidung der beiden vorderen vertikalen Kanäle, völlig unempfindlich gegen die verschwemmende Wirkung des Wassers waren diejenigen Exemplare, denen beidseitig alle Bogengänge oder beidseitig der horizontale Kanal durchschnitten war. Dass das Zentrum für diese Labyrinthempfindungen und die kompensierenden Reflexbewegungen wahrscheinlich das Kleinhirn ist, zeigte *Tullberg*, indem er bei der Karausche und bei *Gobio* den hintern, freien Teil des Kleinhirns entfernte und den Fischen damit die Fähigkeit raubte, sich gegen die Strömung einzustellen.

Meine eigenen Versuche unterscheiden sich von denen *Tullbergs* nur darin, dass ich die Drehwirkung nicht durch die Rotation des Wassers, sondern durch Bewegung der Drehscheibe erzielte und daher die Reibung des Wassers am Fischkörper ausschaltete. Über die Gründe, die mich veranlassten, die entstehenden Strömungen zu vernachlässigen, siehe unter Experiment Nr. 2.

Auf die Exstirpation der Labyrinth verzichtete ich in Anbetracht der Schwierigkeiten der Operation an den kleinen Groppen und der Gefahr, durch die Ausräumung andere Teile zu verletzen. Ich beschränkte mich auf Injektionen von Kokain, deren Wirksamkeit schon von *Gaglio* (9) erprobt war.

*Experiment 6.*

Eine Groppe wird mit Hilfe einer Injektionsspritze im Gebiet des rechten Labyrinthes kokainisiert (Injektion von ca. 0,1 g Kokainlösung 0,1). Sobald der Fisch in die Schale mit Wasser zurückgebracht worden ist, dreht er sich umgekehrt wie der Uhrzeiger mit kontrahierter linker Körperseite wiederholt im Kreise herum. Nachdem er sich beruhigt hat, bleibt er in gekrümmter Stellung liegen.

Auf die Drehscheibe gebracht und im Sinn des Uhrzeigers gedreht, schwimmt er neuerdings mit eingekrümmter linker Seite im Kreis herum. Nachdem der Drehungssinn der Scheibe geändert worden ist, streckt sich der Fisch gerade, und ist durch langsame und rasche Drehung nicht mehr dazu zu bringen, die rechte Seite einzukrümmen.

Dieser Zustand dauert etwa eine halbe Stunde an, dann ist der Fisch wieder nach beiden Seiten hin reizbar, anfangs allerdings noch etwas ungleich.

Im *Dewitz'schen* Apparat stellt sich der Fisch während der Wirksamkeit des Kokains *nicht rheotaktisch* ein.

(Das Experiment misslingt leicht, weil bei der Injektion die Wirkung nicht immer lokalisiert bleibt.)

*Experiment 7.*

Eine Groppe wird beidseitig kokainisiert. In das Gefäss zurückgebracht, bleibt sie zunächst ruhig liegen, macht dann einige unsichere Schwimmbewegungen und lässt sich neuerdings am Boden der Schale nieder. Auf der Drehscheibe zeigt das Tier keinerlei Reaktion. Es lässt sich willenlos treiben und wird dabei meist so gedreht, dass sein Kopf vorangeht. Gegensatz zur rheotaktischen Einstellung! Das Tier wird mit der Bauchseite nach oben gekehrt. Da es keine Anstrengungen macht, sich umzudrehen, darf angenommen werden, dass es diese Zwangslage nicht empfindet. Im übrigen ist das Tierchen munter, und nach ca. 20 Minuten hat es seine frühere Reizbarkeit wieder erlangt.

*Experiment 8.*

Wiederholung des Versuches Nr. 2 an einer jungen Barbe; Länge 23 cm. Die Menge des injizierten Kokains ist etwa dreimal so gross als bei der Groppe.

*Vorbemerkung:* Durch Vorversuche wurde ermittelt, dass die Barben auf der Drehscheibe sich ganz ähnlich verhalten wie die Groppen. Bei Uhrzeigerdrehung ist die linke, bei umgekehrter die rechte Seite konkav, die Rückenflosse neigt sich in ihrer hintern Partie

deutlich nach der kontrahierten Seite, während die vorderen Flossenstrahlen senkrechte Stellung einnehmen resp. nicht nach der Seite, sondern nur nach hinten geneigt sind. Bei der Barbe ist der Schwerpunkt oberhalb des Schwerpunktes des verdrängten Wassers. Sie kann sich daher nur durch die Wirksamkeit der Flossen in der Rückenbauchlage erhalten. Diese Funktion wird vornehmlich durch die vordern Paarflossen besorgt, deren Flächen im Gegensatz zu denen der Groppen horizontal liegen. Die Brustflossen bewegen sich meist nicht synchron, sondern alternierend. Bei raschem Vorwärtsschwimmen werden sie an den Körper herangezogen.

Sofort nach der Operation wird der Fisch in einem Kasten aus Drahtgitter der natürlichen Strömung eines Flusses ausgesetzt. Während er sich früher sofort rheotaktisch einstellte, und an der Wand, wo das Wasser einströmte, „tänzelte“, lässt er sich jetzt von der Strömung treiben.

Bald nach der Operation stellen sich Gleichgewichtsstörungen ein: der Fisch dreht sich vorübergehend auf die Seite, dabei kommt immer die kokainisierte Seite nach oben zu liegen. Nach ca. 15 Minuten hört die Kokainwirkung auf, der Fisch verbleibt in Rückenbauchlage und stellt sich auch wieder in die Strömungsrichtung ein.

In einem Kontrollexperiment scheint die injizierte Kokainmenge zu gross gewesen zu sein: der Fisch drehte sich schon nach 3—4 Minuten auf die Seite, es stellten sich Atemkrämpfe ein und nach ca. 15 Minuten hörte die Atmung ganz auf: der Fisch ging zugrunde. Die gleiche Erscheinung zeigte sich regelmässig bei Regenbogenforellen, die infolge ihrer grossen Empfindlichkeit gegen Kokain sich für unsere Versuche gar nicht eigneten.

Für die Drehscheibenversuche waren die kokainisierten Barben deshalb nicht brauchbar, weil sie während der günstigsten Zeit der Kokainwirkung meist auf der Seite lagen oder doch beim Andrehen des Apparates das Gleichgewicht verloren.

### Theoretisches zu den Ausschaltexperimenten.

Die Versuche 6—8 ergaben, dass das Labyrinth der untersuchten Fische passive Drehungen wahrnehmen kann, und dass diese Reize durch Reflexbewegungen beantwortet werden. Gleichzeitig wurde festgestellt, dass ein- und beidseitige Labyrinthbetäubung die rheotaktische Einstellung unmöglich macht. Es schien somit die Möglichkeit zu bestehen, die *Tullberg'sche* Auffassung des Labyrinthes als eines Organs zur Empfindung der Wasserbewegungen mit den Auffassungen *Mach-Breuers* in Einklang zu bringen. Da nämlich

die rheotaktische Einstellung mit pendelnden Kopfbewegungen in der Horizontalebene verbunden ist, schien es wahrscheinlich, dass das Labyrinth über die beidseitigen Ausschläge eine Kontrolle ausübt, und dass von ihm aus Reflexbewegungen zustande kommen, durch welche die Einstellung in die Richtung der Wasserströmung ermöglicht wird.

Um uns eine Vorstellung von der Art der Reflexbewegungen und deren Wirkung auf die allgemeine Lokomotion respektive die Einstellung gegen den Strom zu machen, müssen wir einige allgemeine Fragen diskutieren.

#### a) *Der Labyrinth- und Muskeltonus.*

Übereinstimmend berichten uns mehrere Autoren, vorab *Ewald* (6) und *Bethe* (1), dass Verlust und Schädigung eines oder beider Labyrinth gewisse Bewegungen hindere, indem die sie normaler Weise ausführenden Muskeln geschwächt seien. Beidseitig operierte Fische zeigen grosse *allgemeine Muskelschwäche*. Durch einen Druck auf den rechten Canalis posterior mit Hilfe eines sog. pneumatischen Hammers, konnte *Bethe* einen Hecht veranlassen, den Kopf nach links und unten zu bewegen, d. h. im Sinn der *Mach-Breuer'schen* Theorie in der Richtung des Endolymphstromes gegen die Ampullen. Diese Bewegung ist ohne Zweifel durch Veränderung des Muskeltonus zu erklären.

Ein Stoss auf den rechten horizontalen Kanal hätte eine Drehung des Kopfes in der Richtung nach links zur Folge. Genau die gleiche Wirkung könnte erzielt werden durch eine Drehung des Tieres im Sinne des Uhrzeigers. Bei der Groppe wird, wie wir oben gezeigt und in Fig. 2 dargestellt haben, nicht nur der Kopf, sondern auch der Schwanz nach links gedreht, die ganze linke Seite erfährt eine starke Kontraktion: der Tonus der rechten Körpermuskulatur ist herabgesetzt. Beginnt sich nun der Fisch zu bewegen, so wird er infolge der geschwächten rechtsseitigen Muskulatur nach links im Kreise herum d. h. umgekehrt wie der Uhrzeiger schwimmen. Dies kann sowohl durch den kräftigeren Schlag der linken Brustflosse, als auch durch den schiefgestellten Schwanz und die verstärkte Steuerwirkung der nach links eingebogenen Rückenflossen bewirkt werden.

#### b) *Die passive Einstellung des Fisches im Strom.*

Denken wir uns nun einmal einen Fisch, der einen Fluss durchqueren will und sich infolgedessen quer zur Strömung stellt. Jeder im Wasser schwimmende Gegenstand stellt sich so ein, dass er dem

Wasser den geringsten Widerstand bietet. Dies erklärt sich aus folgenden Überlegungen. (Abb. 5.)

Der Körper, dessen Bewegung natürlich der des Wassers gegenüber verzögert zu denken ist,<sup>1)</sup> wird von zahlreichen parallelen Druckkräften getroffen, deren Resultante nach den Gesetzen der Mechanik konstruiert werden kann. Die Stelle, an welcher diese Resultante angreift, wird als Druckmittelpunkt bezeichnet (D). Dieser Punkt kann mit dem Schwerpunkt (P) zusammenfallen. Dann kann der Körper in jeder beliebigen Lage weggeschwemmt werden, ohne dass eine Drehung entsteht. (Kugel, deren Schwerpunkt im Zentrum liegt.) In der Regel aber werden die beiden Punkte nicht zusammen-

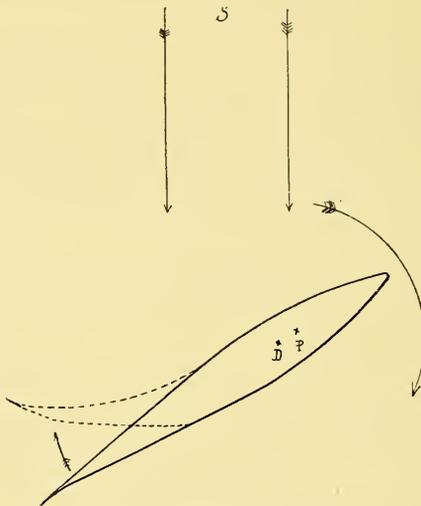


Abb. 5.

fallen. Dann aber erfährt der Körper durch die Strömungswirkung eine Drehung, die so lange andauert, bis die beiden Punkte auf einer Geraden liegen, die den Stromlinien parallel ist. Lässt man eine tote Groppe oder eine Barbe im Zustand der Muskelstarre mit gestrecktem Schwanz in einer Rinne mit fließendem Wasser frei flottieren, so findet man, dass sich der Kopf stromabwärts dreht. Ob dies für alle Fische Geltung hat, kann ich nicht sagen. Auch der Fisch mit kokainisiertem Labyrinth stellt sich in der Strömung so, dass der Kopf vorangeht. (Vergl. Experiment Nr. 7.)

<sup>1)</sup> Vergleiche darüber die Ausführungen Tullbergs (l. c.) und meine eigenen (33).

### c) Das Verhalten des lebenden Fisches im Strom.

Wird ein lebender Fisch mit intaktem Labyrinth in strömendes Wasser geworfen, so wird er zunächst ebenfalls so gedreht, dass der Kopf stromabwärts kommt; allein bevor dies eingetreten ist, hat er mit Hilfe seines Labyrinthes die passive Drehung wahrgenommen und daraufhin reflektorisch eine „Reaktionsstellung“ eingenommen. Hatte die Strömung begonnen, ihn im Sinne des Uhrzeigers zu drehen, so schlägt er den Schwanz nach links, dreht auch den Kopf zurück und bewirkt dadurch, dass ihn die Strömung selbst wieder in seine rheotaktische Stellung (Kopf stromaufwärts) zurückführt. Die Reaktionsstellung ist aber nichts anderes als der Ausdruck eines veränderten Muskeltonus. Beim schwimmenden Fisch tritt als Reaktion auf Drehung nicht eine bestimmte Reaktionsstellung, sondern lediglich eine Verstärkung des Schwanzschlages ein. Der Erfolg ist jedoch der gleiche: der Fisch stellt sich dank der Wirkung seiner Labyrinthe in die Strömungsrichtung ein. Damit erklärt sich aber der Befund *Tullbergs*, den ich bestätigen konnte: das Fehlen der Rheotaxis bei labyrinthlosen Fischen oder bei solchen mit kokainisiertem Labyrinth.

### Versuche über die Bedeutung der Seitenlinie.<sup>2)</sup>

Nach den bisherigen Erörterungen wäre der Fisch zwar imstande, die von der Strömung hervorgerufenen passiven Drehungen des Körpers wahrzunehmen, nicht aber die Strömung selbst, d. h. die Druckwirkung der bewegten Wasserteilchen gegen seinen Körper. Wenn wir nun aber auch annehmen, dass die passiven Drehungen vom Labyrinth aus sehr genau registriert werden, so fragt es sich doch, ob die Antwortreaktionen immer mit so grosser Genauigkeit erfolgen, dass daraus ein geordnetes Schwimmen gegen den Strom resultiert. Bekanntlich untersteht die Einstellung eines Tieres in eine bestimmte Richtung sehr oft nicht nur der Kontrolle eines einzigen, sondern mehrerer Sinnesorgane. So kann z. B. nach *Kühn's* schönen Unter-

<sup>2)</sup> Über die Bedeutung der Seitenlinie gehen die Meinungen zur Zeit noch sehr auseinander. Während *F. E. Schultze* (30) sie als Sinnesorgane zur Wahrnehmung von Aussenbewegungen des Wassers gegen den Fischkörper auffasste, glaubte *Lee* (15) in ihnen Organe zur Regulation des Körpergleichgewichtes sehen zu müssen. Ausserdem wurden ihnen noch verschiedene andere Funktionen zugetraut. Für uns ist wichtig, dass *Tullberg* (35) und *Parker* (28) nach Durchschneidung der Lateralnerven keine wesentlichen Orientierungsstörungen fanden. Die operierten Karuschen *Tullbergs* reagierten auf den Kreisstrom ebenso gut wie normale. Dagegen hat *Hofer* (11), wie unten näher ausgeführt werden soll, trotzdem eine Empfindlichkeit der Seitenorgane gegen Wasserbewegungen nachgewiesen.

suchungen (13) die lotrechte Einstellung der Dorsoventralaxe eines Flusskrebse durch Tastreize, Statozystenreize und Lichtreize bewirkt werden. Daher war es nicht ausgeschlossen, dass die Einstellung des Fisches in die Strömungsrichtung nicht allein durch den Labyrinthreiz infolge der passiven Drehung, sondern auch noch durch direkte Wahrnehmung der Strömung mit Hilfe anderer Sinnesorgane erfolgen könne. Als ein solches Sinnesorgan schien mir der Apparat der Seitenorgane in Frage zu kommen. Eine weitere Serie von Experimenten

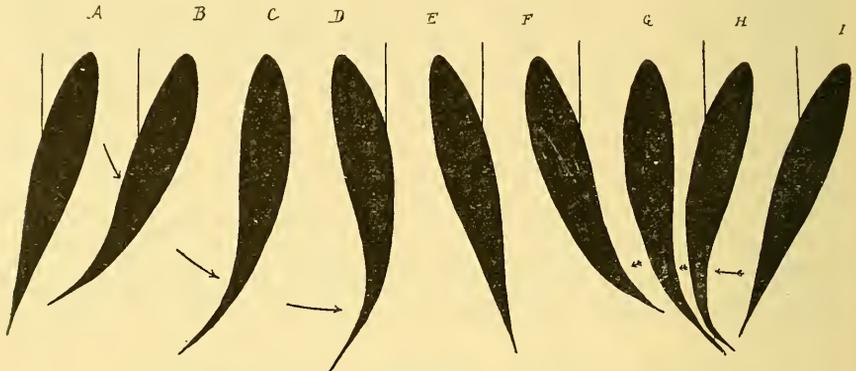


Abb. 6.

Schematische Darstellung der rheotaktischen Einstellung eines Fisches in die Strömungsrichtung, reproduziert aus Steinmann (33).

A Anfangsstellung: der Fisch »steht«, schief zur Strömung; seine linke Flanke wird stärker gereizt als die rechte; daraus ergibt sich B die Reaktionsstellung auf linksseitigen Reizüberschuss. Diese Stellung bedingt eine Drehung im Sinne der Pfeile; bei C sind beide Flanken gleich stark gereizt, doch geht die Drehung, da die Reaktionsstellung noch beibehalten wird, weiter, bis D die rechte Flanke stärker gereizt und daher der Schwanz axial (E) eingestellt wird und dann die Reaktionsstellung (F) auf rechtsseitigen Reizüberschuss einnimmt. Nun wird der Fisch passiv wieder im Sinne der Pfeile zurückgedreht (G, H) bis auf den Reiz der linken Seite wieder die Anfangsstellung (I, A) und die Reaktionsstellung B erfolgt.

hatte daher das Ziel, die Rolle der Seitenlinie beim Zustandekommen der Rheotaxis zu ermitteln.

Die Möglichkeit der Beteiligung der Seitenlinie beim rheotaktischen Einstellen wurde schon von Hofer (11) ausgesprochen. Dieser Autor hat nachgewiesen, dass die adäquaten Reize für die Sinnesorgane der Seitenlinie Wasserströmungen gegen den Fischkörper sind. Ein feiner Wasserstrahl, der nicht imstande ist, den Körper aus dem Gleichgewicht zu bringen, und der somit die „statischen“ Organe des Labyrinthes nicht reizen kann, wird von verschiedenen Fischen, speziell vom Hecht empfunden und durch Einnahme bestimmter

Reaktionsstellungen beantwortet. Ich selbst (33) habe diese Frage an andern Objekten geprüft und habe gefunden, dass *Acerina cernua* und *Gobio fluviatilis* solche Reize ebenfalls wahrnehmen. Durch kaustische Wirkung konnte *Hofer* die Seitenorgane des Kopfes und durch Entfernung eines Stückes der beidseitigen Lateralnerven die Sinnesorgane der Flanken unempfindlich machen. Er raubte damit dem Fisch gleichzeitig die Fähigkeit, die Strömungen zu empfinden. Nur wenn der Wasserstrom den Fisch ins Schwanken brachte, wenn also die statischen Sinne in Mitleidenschaft gezogen waren, erfolgte Reizbeantwortung.

Ich habe in der zitierten Arbeit den Versuch gemacht, mir die Wirkung der Seitenlinie bei der rheotaktischen Einstellung zunächst rein hypothetisch vorzustellen. Meine Ansicht ist in der hier reproduzierten Abbildung (Fig. 6) ausgedrückt. Ich habe jedoch damals betont, dass neben der Seitenlinie recht wohl auch das Labyrinth wirksam sein könne. Diese Vermutung hat sich inzwischen durch meine weiteren Versuche bestätigt.

Da die Gruppe sich für die Drehscheibenexperimente als ein besonders günstiges Objekt erwiesen hatte, führte ich das *Hofer*'sche Experiment an diesem Fisch aus. Später dehnte ich die Versuche auf Barben und Regenbogenforellen aus.

#### *Experiment 9.*

*Cottus gobio*, ein Exemplar wird mit Hilfe eines durch eine Glaspipette mit grösserem Druck ausströmenden Wasserstrahles an der Flanke gereizt, während es in Ruhestellung am Boden des Gefässes liegt; der Wasserstrahl ist so fein, dass er den Fisch nicht von der Stelle bewegen kann. Die Reaktion war sehr undeutlich. Kam der Strahl von vorn, so war der grösste Teil des Körpers durch die ausgebreitete Brustflosse geschützt. Kam er von der Seite oder von hinten, so pflegte sich der Fisch nicht darum zu kümmern. Erst wenn die Pipette ganz nahe an den Körper herangebracht und ihre Mündung von vorn nach hinten der Seitenlinie entlang bewegt wurde, erfolgte eine *Einkrümmung des Schwanzes gegen die gereizte Seite*. Dieser Reflex aber liess sich regelmässig beobachten, besonders deutlich an einer Stelle des Schwanzes, die ca. 1 cm vor der Flosse gelegen ist. — Ohne Zweifel erfolgt die Reaktion nur dann, wenn grössere Partien der Lateralorgane gleichzeitig erregt werden. Ähnliche Erfahrungen machte übrigens auch *Hofer* am Hecht.

#### *Experiment 10.*

Barbe wie oben *Cottus* gereizt. Ruhelage mit niedergelegter Rückenflosse. Reaktion nicht sehr deutlich. In der Regel wird die

Rückenflosse in Beantwortung des Reizes durch den feinen Wasserstrahl gespreizt, bisweilen auch der Schwanz gegen die gereizte Seite gebogen. Sobald der Fisch sich zum Schwimmen anschickt, während die eine Flanke vom Wasserstrahl getroffen wird, krümmt er die getroffene Seite energisch zusammen, wendet also den Kopf der Auströmungsstelle zu. Allein auch diese Regel hat ihre Ausnahmen. Überhaupt sind die *Hofer'schen* Versuche wenig dankbar, da die Ergebnisse sich bisweilen widersprechen. Das mag daran liegen, dass die normale Reaktion bei einer ganz bestimmten Richtung des Strahles gegen die Seitenlinie eintritt, einer Richtung, die beim Experiment nur zufällig erreicht wird.

#### *Experiment 11.*

Kaulbarsch. Der Fisch hält sich im Gegensatz zu den beiden vorigen hauptsächlich im freien Wasser auf und schwimmt mit Hilfe seiner Brustflossen. Der Schwanz dient vorzugsweise als Steuer. Mit *Acerina* habe ich schon früher experimentiert. Eine Wiederholung der Experimente zeigte nichts neues: Im Gegensatz zu *Cottus* und *Barbus* reagiert das Tier prompt auf feine Wasserströme, indem es den Schwanz nach der gereizten Seite einbiegt und die Rückenflossen spreizt.

Aus den Experimenten 9—11 möchte ich immerhin schliessen, dass die Seitenorgane im Sinne von *Hofer* gegen Strömungen empfindlich sind. Wenn auch bei Ruhelage selten deutliche Reaktionen erfolgen, so scheint doch beim bewegten Fisch der Muskeltonus, der sich in der Kraft des betreffenden Flossenschlages ausspricht, von der Reizung der Seitenorgane mit abhängig zu sein.

Die folgenden Experimente zeigen uns diese Abhängigkeit.

#### *Experiment 12.*

Einer Groppe wird die rechte Seitenlinie kokainisiert. Das Tier reagiert auf der Drehscheibe und im *Dewitz'schen* Apparat durchaus normal. Die Seitenlinien sind also weder für die Empfindung der passiven Drehung noch für die Rheotaxis notwendig.

#### *Experiment 13.*

Bei der Barbe ist im durchströmten Fischkasten ein deutlicher Unterschied vor und nach der Seitenlinienkokainisierung festzustellen: das Tier, das sich vor der Operation sehr deutlich rheotaktisch eingestellt hat, ist jetzt viel unsicherer. Eine allgemeine Schädigung durch die Injektion kann nicht verantwortlich gemacht werden, da die Groppe, trotzdem sie viel kleiner ist, die dreifache Menge von Kokain verträgt ohne irgendwie zu leiden. Immer wieder

nimmt die Strömung die operierte Barbe mit und drückt sie quer gegen das Drahtnetz, an welchem das Wasser ausströmt. Erst nachdem die Kokainwirkung aufgehört hat, stellt sich der Fisch wieder dauernd rheotaktisch ein.

Das Experiment 13 wurde in gleicher Weise und mit dem gleichen Erfolge an der Regenbogenforelle wiederholt.

Es scheint somit, dass die Seitenlinie bei den untersuchten Fischen als eine Art von „Ergänzung“ des Labyrinthes wirkt, indem sie dessen Funktion kontrolliert und die Kompensationsbewegungen resp. den Muskeltonus regeln hilft. Dies erscheint uns verständlich, wenn wir uns erinnern, dass die Lateralnerven mit dem Acusticus zusammen im Gehirn entspringen, dass im Bau speziell der Endorgane und in der Entwicklung beider Apparate so grosse Übereinstimmung herrscht, dass sich verschiedene Forscher aus morphologischen Gründen für eine Homologie der „Gehör“- und Seitenorgane ausgesprochen haben, indem sie die letzteren als die primitiven Bildungen ansahen, von denen sich das Labyrinth als besonders spezialisierter Teil später abgetrennt habe (*Hofer-Baglioni*).

Dieser morphologischen könnten wir, wenn unsere Auffassung richtig ist, eine physiologische Ähnlichkeit zur Seite stellen.

## B. Experimente an Amphibien.

### 1. Kaulquappen (*Larven von Rana fusca*), fusslos.

Die Tiere schwimmen bekanntlich durch schlängelnde Bewegungen des muskelstarken, seitlich zusammengedrückten Schwimmschwanzes. Gegenüber der Fisch-, speziell der Groppenbewegung besteht kaum ein wesentlicher Unterschied mit Ausnahme des Fehlens von Paarflossen. Die Bewegung wird dadurch noch einfacher.

Auf der Drehscheibe benehmen sich die Kaulquappen genau wie die Groppen, d. h. sie wenden bei jeder passiven Drehung im Sinne des Uhrzeigers den Schwanz nach links und setzen sich bei andauernder Bewegung der Scheibe in Kreisbewegung, wobei ihr Drehungssinn dem der Scheibe entgegengesetzt ist. Auch hier ist die Strömung ganz unwirksam, nicht selten ist der von den Larven beschriebene Kreis so klein, dass er innerhalb der einen Hälfte des Gefässbodens liegt. Daher erhält die Larve in jeder Lage eine gleichsinnige Wasserströmung. Dies zeigt uns ganz deutlich, dass die Wasserströmung für das Verhalten der Tiere nicht massgebend ist.

Mit Hilfe des *Dewitz'schen* Apparates lässt sich nachweisen, dass die Tiere sehr energisch gegen den Strom schwimmen. Auch gegen gerade Wasserströme stellen sie sich ein und kämpfen wie Fische dagegen an.

2. *Tritonenlarven* mit äussern Kiemen und wohl entwickelten, langzehigen Extremitäten.

In diesem Stadium sind die Larven spezifisch relativ leicht, in der Regel können sie ohne Anstrengung in beliebiger Stellung frei im Wasser schweben. Bei den Drehscheibenversuchen ist auf diesen Umstand Rücksicht zu nehmen. Die Strömungsverhältnisse in dem gedrehten Behälter erklären manchmal rätselhafte Bewegungen und Einstellungen der jungen Tritonen.

Das Schwimmen erfolgt auch hier vorwiegend durch Schlängelung des seitlich zusammengedrückten, mit Flossensaum versehenen Schwimmschwanzes; doch nimmt auch der übrige Körper an der Schlängelung Teil, ja selbst der Kopf macht abwechslungsweise Ausschläge nach rechts und links. Bei raschem Schwimmen werden die Extremitäten dem Körper angelegt, bei langsamem schlängelt vorwiegend die Schwanzspitze und die Extremitäten werden rhythmisch vorgezogen und nach hinten geschlagen.

Auf der Drehscheibe zeigt sich wieder bei Uhrzeigerdrehung eine Kontraktion der linken Körperseite, die, wenn Lokomotion eintritt, zu Kreisschwimmen in umgekehrtem Sinne des Uhrzeigers führt. Bei langsamen Bewegungen kann man beobachten, wie die Extremitäten der konvexen rechten Seite viel weiter ausgreifen. Da der Kontakt der jungen Larven mit dem Boden sehr gering ist, eignen sie sich nicht zum Studium des Einflusses der Drehscheibe auf die Gehbewegungen.

Kaulquappen und Tritonlarven sind bei ihren Manegebewegungen von optischen Reizen (Bewegung des Gesichtsfeldes) ebenso unabhängig wie die Groppen; die auf S. 221 beschriebenen Versuche wurden bei den Amphibienlarven mit genau dem gleichen Erfolg wiederholt.

3. *Versuche an Tritonen. Triton cristatus* und *Triton alpestris*.

Vier erwachsene Exemplare mit voller Schwimmschwanzentwicklung. Das Schwimmen erfolgt genau wie bei der Larve und die Reaktionen auf der Drehscheibe während des Schwimmens sind ebenfalls die gleichen. Dagegen verlangt das Gehen am Grund des Wassers und auch auf dem Trockenen eine besondere Besprechung.

Die Lokomotion des Salamanders und der Eidechse auf festem Lande bildet einen besonderen Typus, und kann als ein von Hebelgliedmassen unterstütztes Schlängeln oder besser als ein durch Schlängelung des Körpers unterstütztes Schreiten bezeichnet werden. Die Vorwärtsbewegung erfolgt durch alternierende Tätigkeit sym-

metrischer Organe. Ist z. B. der linke Vorderfuss in Funktion, so ruht der rechte und umgekehrt. Ist die Muskulatur der linken Körperseite gestreckt, so ist die der rechten kontrahiert.

Für die Lokomotion ist jeweilen nicht der ausschreitende, sondern der niedergesetzte Fuss von Bedeutung. Der Vorderfuss wird in *gestrecktem* Zustand abgesetzt und während der nun folgenden Bewegungsphase allmählich gebeugt, *zieht* somit den Körper, während er ihn etwas emporhebt, vorwärts. Dabei behalten die Zehen ihre beim Niedersetzen des Fusses eingenommene Lage bei. Da aber der Oberarm am Schluss der Bewegungsphase nach hinten gerichtet ist, während er anfangs nach vorn aussen zielte, finden im Gebiet des Handgelenkes, wie auch des Ellbogens Drehungen statt. Die beim Beginn des Zuges gestreckte, konvexe Rumpffseite ist nach Beendigung der Bewegung kontrahiert, konkav geworden. Das bedeutet, dass an Stelle eines Wellenberges ein Wellental getreten ist. Es handelt sich somit um Schlängelung mit von vorn nach hinten fortschreitenden Wellen. Als Fixpunkt für die Drehung kommt die Handwurzel des ziehenden Vorderfusses in Betracht.

Während der Vorderfuss der rechten Seite ausgreift, der Vorderkörper also nach der rechten Seite konvex ist, sind am Hinterkörper die Verhältnisse umgekehrt: hier ist die linke Seite konvex und der linke Fuss wird sofort nach oder fast gleichzeitig mit dem rechten vordern vorgeschoben. Es arbeiten also nicht die Füße einer Seite, sondern die diagonal gegenüberstehenden zusammen.

Betrachtet man den Hinterfuss bei seiner Arbeit, so wird man leicht feststellen können, dass diese von der des Vorderfusses prinzipiell verschieden ist. War der Vorderfuss zu Beginn der Bewegung gestreckt, so ist umgekehrt der Hinterfuss anfangs *gebeugt*, streckt sich während der Drehung und erreicht am Schluss der Phase das Maximum der Extension. Seine Arbeit ist also nicht als ein Ziehen, sondern als ein *Schieben* zu bezeichnen. Nur bei starkem Ausschreiten kann der Hinterfuss zu Beginn der Bewegungsphase ziehend wirken. Dieser Verschiedenheit der Funktion entspricht auch die Verschiedenheit der Extremitätenmuskulatur. Die Oberarmmuskulatur ist vorwiegend durch Beuger, die des Oberschenkels hauptsächlich durch Strecker gebildet. Ein toter Salamander hat daher in seiner Muskelstarre die Vorderextremitäten meist an den Leib herangezogen, die hintern streckt er steif nach hinten.

### Drehscheibenversuch am gehenden Triton.

Auf der Drehscheibe nimmt der Molch sofort beim Beginn der Drehung eine überaus charakteristische Stellung ein (Abb. 7).

Wird der Apparat im Sinne des Uhrzeigers gedreht, so kontrahiert sich die linke Halsmuskulatur. Der Kopf bleibt gewissermassen in seiner Richtung, und man glaubt, der Molch fixiere einen ausserhalb der Drehscheibe befindlichen ruhenden Gegenstand. Gleichzeitig tritt Streckung der rechten und Beugung der linken Vorderextremität ein. Der Schwanz wird ebenfalls nach links eingeschlagen, der ganze Körper krümmt sich so sehr zusammen, dass der Kopf den Schwanz berührt. Dies geschieht unter fortwährenden Schreitbewegungen des rechten Vorderbeines, das jedoch während des Schreitens gestreckt bleibt und daher den Körper immer mehr nach links schiebt. Die übrigen Extremitäten bleiben bewegungslos, wie gelähmt, das rechte Vorderbein gebeugt, das rechte Hinterbein gestreckt. Einzig das linke Hinterbein macht von Zeit zu Zeit ungeordnete und unbeholfene Schreitbewegungen, die jedoch keine Lageveränderung zur Folge haben.

Sobald die Drehung verlangsamt wird, dreht sich das Tier wieder gerade. Steht die Scheibe still, so wendet es sich in entgegengesetzter Richtung (Nachdrehung). Diese Erscheinung, die für Reptilien, Vögel und Säuger bei allen Drehscheibenversuchen festgestellt ist, fehlt nach meinen Erfahrungen bei Fischen völlig.

Wird die Scheibe im umgekehrten Sinne gedreht, so wird wie bei der Nachdrehung die rechte Seite kontrahiert, die Erscheinungen wiederholen sich in allen Einzelheiten, nur dass alles auf die entgegengesetzte Seite bezogen werden muss. Bei Verzögerung der Drehgeschwindigkeit und plötzlichem Stillstand der Scheibe findet auch hier eine Nachdrehung im entgegengesetzten Sinne statt.

Bei den Tritonen kommt es ebensowenig wie bei *Cottus* auf die Stellung des Tieres zur Axe der Drehscheibe an, sondern einzig auf den Drehungssinn des Apparates. Durch die Anwendung der auf Seite 221 beschriebenen Vorrichtungen kann gezeigt werden, dass auch der Molch von optischen Reizen unabhängig ist. Die Drehung des Kopfes ist nicht die Folge der Fixierung eines Gegenstandes ausserhalb der rotierenden Scheibe, der durch die Kopfbewegung fixiert bleiben soll. Die Kopfdrehung erfolgt auch dann, wenn sich die ganze Umgebung mitdreht, bleibt aber völlig aus, wenn das Gesichtsfeld um den ruhenden Molch herumgedreht wird.

### Theoretisches über die Versuche an Amphibien.

Die beschriebenen Erscheinungen stimmen durchaus mit den an Fischen gewonnenen Ergebnissen: Wir können die kompensatorischen Bewegungen eines schreitenden Triton auf der Drehscheibe recht wohl als durch einseitige Herabsetzung des Muskeltonus bedingt auffassen. So erklärt es sich, dass die Gliedmassen der konvexen Seite gestreckt, die der konkaven gebeugt sind. Gegenüber den Fischen ist die Erscheinung der Nachdrehung hervorzuheben. Ein Nystagmus und optische Kompensationsdrehungen, wie sie durch *Loeb* (36) sowie durch *Trendelenburg* und *Kühn* (34) bei Reptilien auf der Drehscheibe nachgewiesen sind, fehlen den untersuchten Amphibien.

Die hier mitgeteilten Versuchsergebnisse an Amphibien sollen später durch Ausschaltexperimente ergänzt werden. Dann wird auch Gelegenheit sein, auf das Verhalten des Frosches auf der Drehscheibe einzutreten, das bis jetzt nicht genau analysiert worden ist. An dieser Stelle war es mir hauptsächlich darum zu tun, die Übereinstimmung im Verhalten der Fische und Amphibien zu zeigen. Ganz besonders verdient hervorgehoben zu werden, dass Kaulquappen und Tritonen ausgesprochen rheotaktisch sind.

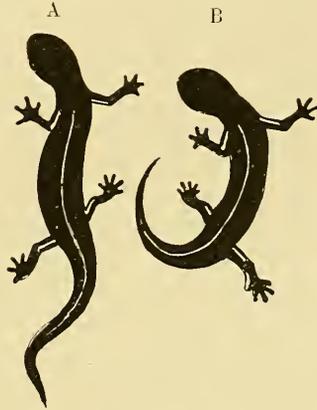


Abb. 7.

A Triton in normaler Schreitstellung. B Mit kontrahierter linker Körperseite: Folge einer passiven Drehung im Sinne des Uhrzeigers.

### Schlussbetrachtung.

Unsere Versuche sind noch nicht abgeschlossen. Daher können wir die Anschauungen, die wir über Bewegung und Richtungsänderung bei niederen Wirbeltieren gewonnen haben, noch nicht in Form von „Schlussfolgerungen“ aussprechen. Wir müssen uns damit begnügen, unter Benützung der Ergebnisse der hier mitgeteilten und einiger anderer Versuche eine Hypothese aufzustellen, die wahrscheinlich später ergänzt und modifiziert werden muss.

Denken wir uns einmal einen ruhenden Molch, den wir auf einen Tisch gesetzt haben. Die Ruhestellung ist keineswegs mit einem Ruhezustand für alle Muskeln verbunden, die meisten befinden sich in einem gewissen Kontraktionszustand, es besteht der sog. allgemeine

Muskeltonus. Von ihm können wir uns eine Vorstellung machen, wenn wir dem Molch das Labyrinth der einen Seite entfernen oder es durch Betäubung ausschalten. Das Tier zeigt dann auf der operierten Seite eine eigentümliche Schlawheit der Muskeln, die sich in der Ruhestellung, besonders deutlich aber während der Bewegung zu erkennen gibt. Die Ruhestellung bedeutet also nicht eine allgemeine Entspannung, wohl aber einen Zustand des Spannungsgleichgewichtes. Wir nehmen mit *Ewald* und vielen anderen an, dass für die Regulierung des Muskeltonus das Labyrinth von Bedeutung ist. Nun wissen wir, dass die lokomotorischen Muskeln der Vertebraten streng symmetrisch angeordnet sind, dass das Gleichgewicht beim Gehen und Stehen, beim Schwimmen und Fliegen durch gleichmässige Tätigkeit symmetrisch gelegener Muskeln und Muskelgruppen zustande kommt. Die Ausfallserscheinungen bei einseitiger Labyrinthausschaltung deuten nun darauf hin, dass der Muskeltonus der einen Seite vorwiegend unter der Kontrolle des einen Labyrinthes steht. Dies scheint am klarsten und einfachsten bei den Tieren mit einförmiger Bewegung, bei schlängelnden Fischen und Reptilien ausgeprägt zu sein. Treten dagegen mannigfaltigere Bewegungsformen auf, so sind wahrscheinlich auch die Beziehungen zwischen Labyrinth und Muskulatur komplizierter. Die Tätigkeit des Labyrinthes ist eine doppelte: Es nimmt Veränderungen der Stellung wahr und löst, nachdem es erregt worden ist, gewisse Reflexbewegungen, die sog. Labyrinthreflexe aus, die sich bei höheren Wirbeltieren am schönsten in den rhythmischen Augenbewegungen nach einseitiger Labyrinthreizung im sog. Nystagmus, bei niedern aber in verschiedenartigen Bewegungserscheinungen der Körpermuskeln äussern. Diese Reflexbewegungen sind durchaus unwillkürlich und trotzdem recht zweckmässig: sie haben kompensatorischen Charakter.

Ein *ruhender Molch* zeigt beidseitig gleichmässige Reizung seiner beiden Labyrinthe und demgemäss entsprechende Kontraktionszustände seiner Muskeln. Setzt er sich in *Bewegung*, so geschieht das unter abwechselnder Erhöhung und Herabsetzung des Muskeltonus der beiden Körperseiten, durch welche eine zickzackförmige Kriechbahn zustande kommt. Es entsteht eine rhythmische, symmetrische Bewegung, bei welcher alle Abweichungen nach der einen Seite in der darauffolgenden Bewegungsphase durch kompensatorische Reflexe nach der andern Seite hin ausgeglichen werden.

Man könnte den ruhenden Molch mit einem stillstehenden Pendel vergleichen. In beiden Fällen beruht das Gleichgewicht auf symmetrischer Wirksamkeit der Kräfte. So wenig beim Pendel während des Stillstehens die Schwerkraft ausgeschaltet ist, so wenig fehlt beim ruhenden Molch der allgemeine Muskeltonus. Sodann könnte der

schreitende Molch mit einem in Bewegung begriffenen Pendel verglichen werden. Jede Richtungsänderung würde einem Pendelausschlag entsprechen: beide korrigieren sich und sind die Ursache eines entsprechenden Ausschlags nach der andern Seite. Mit der Reibung, die die Pendelausschläge nach beiden Seiten hin allmählich verkleinert, bis der Apparat in Ruhe kommt, kann die Ermüdung verglichen werden. Natürlich handelt es sich hier nur um einen groben Vergleich, der hauptsächlich deshalb hinkt, weil das Tier im Gegensatz zum physikalischen Instrument selbsttätig beweglich ist. Wie wohl speziell beim niedern Wirbeltier die Bewegungen zum grössten Teil reflektorisch geregelt werden, gibt es hier auch spontane, willkürliche Richtungsänderungen, zu denen wir beim Pendel keine Analogie finden.

Zu diesen Verhältnissen bieten folgende Beobachtungen eine Illustration.

Ein Molch, den wir auf einen Tisch bringen, wird, wenn er sich in Bewegung setzt, in der Regel unentwegt die Anfangsrichtung beibehalten: er wird quer über den Tisch gehen und, wenn er zum Rande kommt, einfach hinunterpurzeln. Selten wird seine Kriechbahn geknickt sein, noch seltener gebogen. Er zeigt nur ein Bestreben: gradaus zu gelangen, und kein Hindernis bringt ihn von diesem Vorsatz ab. Die Sage vom Feuersalamander, der durch ein Lagerfeuer hindurchkriecht und angeblich unbeschädigt auf der andern Seite anlangt, mag derartige Beobachtungen zur Grundlage haben: gerade in erregtem Zustand geht der Molch, unbekümmert um äussere Reize, schnurstracks seinen Weg, manchmal vom Licht weg, manchmal gegen das Helle oder in irgend einem Winkel schief zum Einfall der Lichtstrahlen, bisweilen vom Beobachter weg, als wollte er sich ihm durch die Flucht entziehen, in andern Fällen aber auch direkt auf ihn zu. Auch ein in der Nähe kriechender Regenwurm, ein willkommenes Futter, wird keine Abweichung vom Weg des erregten Tieres bewirken. Es scheint vielmehr blind und taub, sein Spürsinn ist aufgehoben, es gleicht gewissermassen einer aufgezogenen Kinderlokomotive, die, unbekümmert um die Aussenwelt, gradaus fährt.

Überlassen wir den Molch seinem Schicksal, bis er sich beruhigt hat, so sehen wir, wie er nach einigen Stunden den dunkelsten Winkel des ihm zur Verfügung stehenden Raumes bezogen, wie er den Regenwurm aufzuspiiren verstanden hat. Ist irgendwo Feuchtigkeit, so werden wir das Tier meist auf diese Stelle hinsteuern sehen. Seine Lokomotion ist ohne Zweifel nicht mehr allein durch die Labyrinth, sondern auch durch andere Sinnesorgane orientiert, und man gewinnt daher den Eindruck von ganz willkürlichen Bewegungen.

Allerdings ist auch bei diesen spontanen Orientierungsänderungen der reflektorische Anteil oft recht bedeutend.

Dies zeigt sich wohl am schönsten beim Laubfrosch. Dieses Tier ist zu gewissen Zeiten und unter gewissen Umständen „positiv phototaktisch“. Wenn es sich flüchten will, so springt es gegen die Helligkeit, bildet also einen vollkommenen Gegensatz zum Molehe. Durch (langsame!) Bewegung eines Kerzenlichtes rings um ein Tischchen, auf dem ein Laubfrosch sitzt, kann man eine Manegebewegung erzielen, die der Drehscheibenmanegebewegung durchaus entspricht. Solange das Licht hinter dem Frosch ist, bleibt er ruhig sitzen. Bewegt man es dann von hinten an seinem rechten Auge vorbei nach vorn, so wird das Tier den Kopf plötzlich gegen das Licht wenden, d. h. die Körperseite des stärker belichteten Auges wird stärker kontrahiert. Dazu kommen noch reflektorische Beinbewegungen, die eine Drehung des Körpers bewirken. Alle diese Bewegungen dauern solange an, bis die beiden Augen unter gleichen Winkeln von den Lichtstrahlen getroffen werden. Ohne Zweifel handelt es sich auch hier um Tonusänderungen infolge von einseitiger Reizung und um kompensatorische Reflexbewegungen. Dass diese unwillkürlich sind, geht auch daraus hervor, dass die Laubfrösche bei meinen Versuchen bisweilen in die brennende Kerze hineinsprangen und dies trotz dem erlittenen Schmerze wiederholten.

Weitere Beispiele von reflektorischen Einstellungen in bestimmte Richtungen mögen hier nur kurz angedeutet werden. Sie sind noch zu wenig genau analysiert, um als gesichert zu gelten.

Ein Tier dreht den Kopf nach der Richtung, aus dem ein Geräusch kommt. Seine beiden Ohren haben getrennte „Hörfelder“. Pflanzt sich der Schall von der rechten Seite her gegen das Tier fort, so wird dieses Ohr stärker getroffen als das linke. Erhöhung des gleichseitigen Muskeltonus bedingt die Einstellung gegen die Schallquelle. Sobald die beiden Ohren symmetrisch getroffen werden, ist die Einstellung vollzogen.

Ein Hund folgt einer Spur. Seine beiden Nasenöffnungen sind so gestellt, dass ihre „Riechfelder“ getrennt sind. Weicht das Tier von seiner Spur ab, so wird die eine Nasenhälfte stärker gereizt als die andere: durch Übertragung auf den Muskeltonus erfolgt die Rückdrehung in die Richtung der Spur.

Selbst beim Menschen spielen unbewusste reflektorische Einstellungen eine gewisse Rolle. Wir wenden z. B. instinktiv den Kopf in die Richtung, aus der ein Schall kommt. Blitzt irgendwo ein Licht auf, so drehen wir ihm unbewusst das Gesicht zu.

Dass aber bei allen untersuchten Tieren, selbst bei Amphibien, *psychische Momente* im Spiele sind, lehrt uns die Tatsache, dass der

erregte Molch gegen Reize unempfindlich ist, der Laubfrosch umgekehrt im Ruhestand auf einseitige Belichtung nicht reagiert, wohl aber im Zustande der Aufregung. Hieher gehören ohne Zweifel die Befunde von *Franz*, der erregte Fische gegen das Licht fliehen sah, dem gegenüber sie sich sonst gleichgiltig benahmen.

Wenn die hier angeführten Fälle genauer Analyse standhalten, so lässt sich vielleicht die ganze Sache folgendermassen verallgemeinern:

*Zweiseitig symmetrische Tiere sind durch den bilateralen Bau ihrer Bewegungsmuskulatur für Lokomotion in gerader Linie eingerichtet. Die Beibehaltung des eingeschlagenen Weges wird ermöglicht durch die gleichmässige Arbeit der beiden Körperhälften. Jede Abweichung aus der Richtung reizt im Sinne der Mach-Breuer'schen Theorie das Labyrinth, das durch Erhöhung oder Herabsetzung des Tonus gewisser Muskelgruppen kompensatorische Reflexbewegungen hervorruft und dadurch das Tier wieder in seine Richtung zurückbringt. Auf diese geradlinige Fortbewegung können aber äussere Reize im Sinne einer Knickung oder Biegung der Bahn einwirken. Die Sinnesorgane, die solche orientierende Reize aufnehmen (Seitenlinie, Augen, Ohren, Nasen), üben ihren Einfluss entweder direkt oder durch Vermittlung des Labyrinthes auf den Muskeltonus, und zwar steht auch hier jeweilen der Muskeltonus einer Seite unter der Kontrolle eines der beiden Sinnesorgane. Werden die beiden Sinnesorgane ungleich gereizt, so ist der Muskeltonus der beiden Seiten ungleich. Daraus ergibt sich eine Drehung des Tieres, die solange andauert, bis beide Sinnesorgane gleichmässig gereizt, der Muskeltonus rechts und links daher ausgeglichen ist. Von diesem Moment an erfolgt die Bewegung wieder geradlinig, bis neuerdings einseitige Reizung eines Sinnesorganes Knickung der Bahn hervorruft. Erfolgt die Orientierung eines Tieres im allgemeinen auf dieser physiologischen Grundlage, so wirkt im Einzelnen doch auch ein psychischer Faktor mit, der vielleicht mit dem Worte „Stimmung“ charakterisiert und der von allen möglichen innern und äussern Einflüssen modifiziert werden kann. Er bewirkt, dass das Tier nicht wie eine Maschine gleichmässig reagiert: ein hungriges wird sich anders verhalten als ein gesättigtes, ein ruhiges anders als ein verängstigtes. Durch die jeweilige „Stimmung“ kann jedoch nur das Verhältnis der physiologischen Faktoren zu einander geändert werden.*

## Literaturverzeichnis.

1. *Bethe, A.* Über die Erhaltung des Gleichgewichts. Biol. Centralbl. Bd. 14. 1894.
2. *Bethe, A.* Die Lokomotion des Haifisches (*Scyllium*) und ihre Beziehungen zu den einzelnen Gehirnteilen und zum Labyrinth. Pflügers Archiv 76. 1899.
3. *Du Bois-Raymond.* Physiologie der Bewegung. In: Wintersteins Handbuch der vergl. Physiologie. Bd. III. 1912.
4. *Borelli.* De motu animalium. Lugduni 1710.
5. *Dewitz, J.* Über den Rheotropismus bei Tieren. Archiv f. Physiologie 1899. Supp. S. 231 – 244.
6. *Ewald, J. R.* Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.
7. *Ewald, W. E.* Die Fortnahme des häutigen Labyrinthes und ihre Folgen beim Flusssaal (*Anguilla vulgaris*). Pflügers Archiv 116. 1907.
8. *Fröhlich, A.* Über den Einfluss der Zerstörung des Labyrinthes beim Seepferdchen nebst einigen Bemerkungen über das Schwimmen der Tiere. Pflügers Archiv 106. 1904.
9. *Gaglio, G.* Esperienze sull'anestesia del labirinto dell'orecchio nei pesci cani (*Scyllium catulus*). Atti Accad. Linc Rendic. Vol. 11. 1902.
10. *Hesse-Doflein.* Tierbau und Tierleben. Bd. 1. Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig 1910.
11. *Hofer, B.* Studien über die Hautsinnesorgane der Fische I. Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. Ber. der bayr. Biolog. Versuchsstation München. Bd. I. 1907.
12. *Kreidl, A.* Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes I. Mitteilung: Versuche an Fischen. Sitzungsber. k. k. Akad. der Wissenschaften. Math.-natw. Klasse 3. Abt. Bd. 101. 1892.
13. *Kühn, A.* Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichtes bei Krebsen. Verh. d. deutschen zool. Ges. Freiburg 1914. S. 262.
14. *Lee, F. S.* A study of the sence of equilibrium in fishes I & II. Source-of Physiol. 15 & 17. 1894.
15. *Lee, F. S.* The function of the ear and the lateral line in fishes. Amer. Journ. of Physiology. Vol. 1. 1898.
16. *Loeb, J.* Über den Anteil der Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auftretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen und assoziierten Stellungsänderungen der Bulbi und Extremitäten. Pflügers Archiv. Bd. 50. 1891. S. 66.
17. *Loeb, J.* Über Geotropismus bei Tieren. Pflügers Archiv 49. 1891. S. 185.
18. *Lyon, E. P.* A Contribution to the comparative physiology of compensatory motions. Amer. Journ. of Physiology. Vol. 3. 1899.
19. *Lyon, E. P.* Compensatory motions in fishes. Amer. Journ. of Physiology. Vol. 4. 1900.
20. *Lyon, E. P.* Rheotropism in fishes. Biol. Bullet. Vol. 8. 1905.
21. *Lyon, E. P.* On rheotropism I & II. Amer. Journ. of Physiology. Vol. 17. 1906. Vol. 24. 1907.
22. *Mach, E.* Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875.
23. *Mangold, E.* Gehörsinn und statischer Sinn. In: Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. 4. 1910.

24. *Maxwell, S. S.* Experiments on the function of the internal ear. Univ. Calif. Publ. Physiol. 4. 1910.
25. *Meyer, H. v.* Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerstes. Leipzig 1873.
26. *Nagel, W.* Handbuch der Physiologie des Menschen. 3. 1904.
27. *Parker, G. H.* The functions of the lateral line organs in fishes. Bullet. of the Bur. of Fisheries. 24. 1904.
28. *Parker, G. H.* The skin, lateral line and ear as organs of equilibrium. Science. n. s. 21. 1905.
29. *Quix, F. H.* Experimenten over de functie van het labyrinth bij Haaien. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. 8. 1903.
30. *Schultze, F. E.* Über die Sinnesorgane der Seitenlinien bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anatomie. 6. 1870.
31. *Sewall, H.* Experiments upon the ears of fishes with reference to the function of equilibrium. Journ. of Physiol. Vol. 4. 1883.
32. *Steiner, J.* Über das Zentralnervensystem des Haifisches und des Amphioxus lanceolatus, und über die halbzirkelförmigen Kanäle des Haifisches. Sitz.ber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 28. 1886. I.
33. *Steinmann, P.* Untersuchungen über die Rheotaxis der Fische. Verhandl. der Deutschen zoolog. Ges. Freiburg i. Br. 1914. S. 278—290.
34. *Trendelenburg und Kühn.* Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie des Ohrlabyrinthes der Reptilien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1908. S. 160.
35. *Tullberg, T.* Das Labyrinth der Fische, ein Organ zur Empfindung der Wasserbewegungen. Svenska Vet. akad. Handlingar. Bd. 28. 1903.
36. *Winterstein.* Handbuch der vergl. Physiologie. Bd. 4. 1910.

Manuskript eingegangen 23. Okt. 1914.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [25 1914](#)

Autor(en)/Author(s): Steinmann Paul

Artikel/Article: [Über die Bedeutung des Labyrinthes und der Seitenorgane für die Rheotaxis und die Beibehaltung der Bewegungsrichtung bei Fischen und Amphibien 212-243](#)