

# Über die vom N. acusticus ausgelösten Augenbewegungen.

## II. Mitteilung: Versuche an Fischen.

(Ausgeführt unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. A. Kreidl in Wien.)

Von

Dr. med. **Ino Kubo** (Fukuoka, Japan).

(Mit 6 Textfiguren.)

### Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	458
II. Material . . . . .	458
III. Versuchsmethode . . . . .	459
IV. Versuchsergebnisse . . . . .	464
1. Drehung . . . . .	464
a) Drehung in der Bauchlage . . . . .	464
1. Beim aktiven Drehen . . . . .	464
2. Beim passiven Drehen . . . . .	464
b) Drehung in den anderen Körperlagen . . . . .	466
2. Versuche an den Bogengängen und Ampullen . . . . .	467
a) Thermische Reizungen . . . . .	467
b) Mechanische Reizungen . . . . .	468
c) Galvanische Reizungen . . . . .	470
3. Bulbusstellungen und Versuche an den Otolitenapparaten . . . . .	470
a) Bulbusstellungen . . . . .	470
b) Versuche an Otoliten . . . . .	471
1. Direkte Beobachtung der Verschiebung der Otoliten . . . . .	473
2. Direkte Verschiebungsversuche . . . . .	474
3. Versuche nach der partiellen oder totalen Exstirpation der Otoliten . . . . .	475
4. Elektrische Reizung der Nervenendzweige nach der Weg- nahme der Otoliten . . . . .	475
V. Schlussfolgerungen . . . . .	476
VI. Resümee . . . . .	481

## I. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit bildet eine Fortsetzung meiner Untersuchungen „Über die vom *N. acusticus* ausgelösten Augenbewegungen“<sup>1)</sup>. Während die in jener Arbeit mitgeteilten Beobachtungen hauptsächlich an Tauben und Kaninchen gewonnen worden waren, sind die hier mitgeteilten das Resultat von an Fischen ausgeführten Versuchen, die ich in den Monaten Dezember 1905 bis Februar 1906 an der k. k. zoolog. Station in Triest vorzunehmen Gelegenheit hatte. Ich benutze gerne die Gelegenheit, an dieser Stelle dem Direktor der k. k. zoolog. Station in Triest, Herrn Prof. Dr. C. J. Cori, für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes und seine liebenswürdige Unterstützung bei der Beschaffung des Materials meinen verbindlichsten Dank zu sagen.

Nach Kreidl's Annahme<sup>2)</sup>, dass „Augenbewegungen, die einer streng objektiven Untersuchung zugänglich sind, ein wertvolles Reagens abgeben können, und dass wir aus dem gleichzeitigen Wegfall dieser Augenbewegungen und des Ohrlabyrinthes mit Recht auf die Funktion der Ohrbogengänge schliessen dürfen“, wurde diesmal auch das Hauptgewicht auf die Augenbewegungen nach den Reizungen des Ohrlabyrinthes gelegt.

Aus den Versuchsergebnissen sollen die folgenden Fragen erörtert werden. 1. Wie verhält sich das Ohrlabyrinth der Fische gegenüber thermischen Reizen? 2. Kommen die Nystagmusbewegungen auch bei Fischen vor? 3. Wie weit kann man die Funktionen der Bogengänge von denen der Otoliten trennen?

## II. Material.

Es standen mir für meine Versuche folgende Fische zur Verfügung: *Scyllium canicula*, *Acanthias vulgaris*, *Mustelus laevis*, *Rhombus maximus*, *Pleuronectes platessa*, *Raja clavata*, *Torpedo marmorata* und *Petromyzon marinus* L. Da die Haifische relativ grosse Bogengänge und grosse Otoliten haben und ihr Knorpelgerüst für die Präparation der Bogengänge sehr günstig ist, wurden sie zur Untersuchung vorgezogen. *Mustelus laevis* und besonders *Acanthias*

---

1) Kubo, Pflüger's Arch. f. ges. Physiol. Bd. 114 S. 143. 1906.

2) A. Kreidl, Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths auf Grund von Versuchen an Taubstummten. Pflüger's Arch. Bd. 51 S. 126. 1891.

vulgaris sind sehr geeignete Objekte für die Untersuchung, weil sie erstens relativ grösse Bogengänge haben, zweitens deutliche Augenbewegungen zeigen, und drittens keinen Lidschluss besitzen, wie *Scyllium canicula*<sup>1)</sup>.

Die Rochen (*Raja clavata*) haben ausser der leichten Zugänglichkeit der Bogengänge noch die Vorzüge, dass man beide Augen gleichzeitig beobachten kann, und dass sich an ihren Otoliten gut experimentieren lässt, weil sie wohlbegrenzt und mehr oder weniger fest geformt sind.

### III. Versuchsmethode.

Alle Beobachtungen wurden an gefesselten Tieren vorgenommen, die künstlich mit gut gelüftetem Seewasser respiriert wurden. Die Fesselung der Tiere geschah in einem von mir konstruierten Fischhalter (Fig. 1), der folgendermassen beschaffen war: Ein rechteckiges Holzbrett (*A*) von der Grösse, dass ein mittelgrosser Haifisch der Länge nach Platz hat (30 cm  $\times$  80 cm), trägt zwei Reihen von Löchern (0,0'), die symmetrisch um die Längsachse des Brettes derart gelagert sind, dass ihre Abstände nach einem Ende des Brettes hin immer kleiner werden. Durch je ein Paar dieser Löcher ist eine Schnur gezogen (*e, e'*), welche auf der Unterseite des Brettes durch einen Nagel fixiert ist. Durch die ganze Länge des Brettes laufen nach aussen von den Löchern zwei schmale Holzleisten (4 cm  $\times$  45 cm) (*c, c'*), von denen die eine um die kopfwärts gelegene Achse (*c*), die andere um die schwanzwärts gelegene Achse (*c'*) drehbar ist; nach aussen von diesen Holzleisten stehen wieder zwei Reihen von grösseren Löchern (*d, d'*), bestimmt zur Fixierung der Schnurenden der anderen Seite. Die Fixierung geschieht in folgender Weise: Das Tier wird auf das Brett zwischen die Leisten gelegt und diese durch Drehung fest dem Tierkörper angeschmiegt, hierauf die Schnüre über dem Rücken des Tierkörpers gekreuzt und die Enden in den äusseren Löchern mit Korkstöpsel fixiert. Der Kopf wird durch kleine drei-

---

1) Breuer (Pflüger's Arch. Bd. 45. 1891) bemerkt gegenüber Steiner (Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogense. 2. Abt. Fische. Vieweg 1888): „Erstens befremden die Ausdrücke: ‚Der Haifisch schloss plötzlich die Augenlider.‘ ‚Haben die Haifische bewegliche Augenlider?‘“ Diese Bemerkung besteht nicht zu Recht für *Scyllium canicula*, welches bewegliche Augenlider besitzt und Lidschluss ausführen kann.

eckige Bleiblättchen (*b*) festgehalten, die den Tierkopf von beiden Seiten ziemlich fest umfassen sollen. Ein Gummischlauch (*f*), der das Wasser vom Reservoir in den Mund des Tieres leitet, läuft in einer Rinne (*m*) des Brettes und wird durch zwei Nägel festgehalten, deren Köpfe so nahe aneinander stehen, dass der Schlauch zwischen ihnen eben durchgeführt werden kann. Der Gummischlauch hat als Mundstück ein kurzes Glasrohr mit spitz zulaufendem Ende, das in das Maul des Tieres kommt.

Auch für Rajas, Torpedos und Pleuronectiden

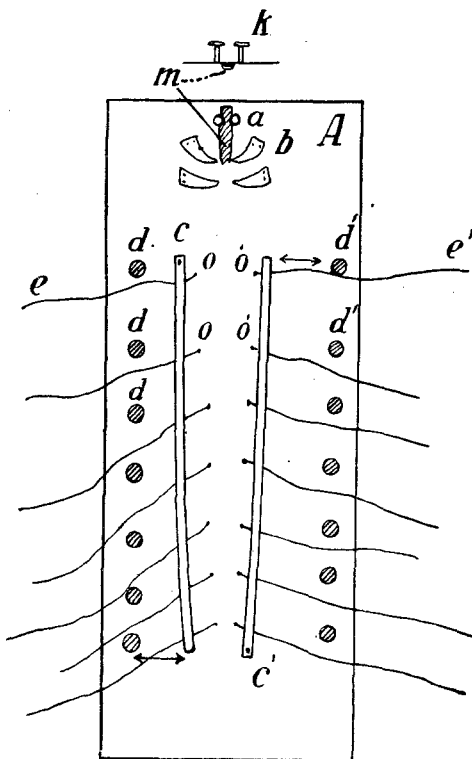


Fig. 1 a. Von oben gesehen.

Fischhalter (schematisch).

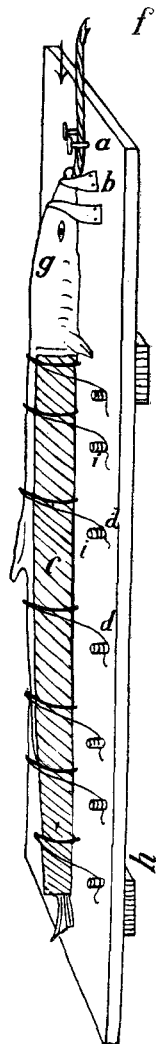


Fig. 1 b. Von der Seite gesehen (angewandt).

wurde der Fischhalter verwendet; zu diesem Zwecke wurden die beiden schmalen Holzleisten entfernt (Fig. 1 c). Die Schnur (*n*) wurde durch zwei äussere Löcher (*x*, *y*) der einen Seite gezogen,

die beiden Enden über dem Rücken gekreuzt ( $z$ ) und auf der anderen Seite in zwei korrespondierenden Löchern ( $x', y'$ ) mit Korkstöpseln befestigt. Der hintere Körperteil wird einfach gefesselt ( $m, m$ ); *Petromyzon marinus* muss man mit einem Tuch umwickeln und dann befestigen, weil dieses Tier eine schlüpfrige Schleimschicht auf der ganzen Körperoberfläche hat.

Das Freipräparieren der Bogengänge bei Haien gelingt bei einiger Übung relativ leicht. Da die grosse Arbeit von Retzius<sup>1)</sup> keine topographischen Bemerkungen bezüglich der Bogengänge enthält, so sollen solche, soweit sie sich auf die oben genannten Fischarten beziehen, hier Platz finden.

Bei Haifischen, Rochen und Torpedos kann man die Spritzlöcher als Orientierungspunkte betrachten. Die Bogengänge liegen gewöhnlich in der Verbindungslinie zwischen beiden Spritzlöchern oder um ein geringeres schwanzwärts. Bei *Scyllium canicula* (Fig. 2 A) und *Acanthias vulgaris* oder *Mustelus laevis* (Fig. 2 B) liegen die Bogengänge ungefähr zwischen den beiden Spritzlöchern. Wenn man daher bei den letztgenannten Tieren die Bogengänge freipräparieren will, so muss man den Hautschnitt derart führen, wie er in den

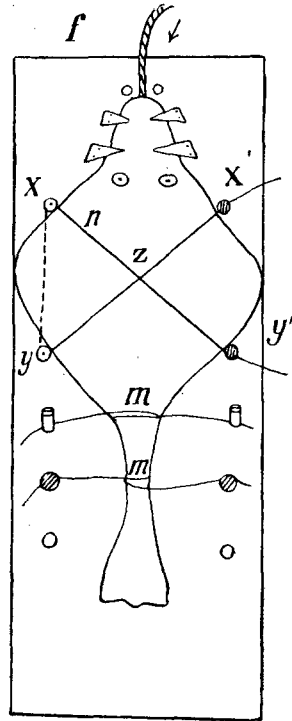


Fig. 1 c.

Figuren mit der punktierten Linie angezeigt ist. Bei Rochen (*C*) sind die Bogengänge mehr rückwärts verlagert, und bei Torpedos (*D*) noch mehr, während die Gehörbläschen bei *Petromyzon marinus* (*E*) dicht hinter den Augen und nahe der Medianlinie liegen. Bei *Pleuronectes platessa* (*F*, *F'*) und auch bei *Rhombus maximus* liegen die Bogengänge auf der oberen pigmentierten und unteren nicht pigmentierten Fläche, während die beiden Augen auf der pigmentierten Fläche verlagert sind. Um die Bogengänge blosszulegen,

1) Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere. 1. Fische und Amphibien. Stockholm 1881.

trägt man nach dem Hautschnitt den Knorpel mit einem Skalpell so lange ab, bis man diese bläulich durchschimmern sieht. Zum Zwecke der thermischen Reizung wurde eine zarte Knorpeldecke

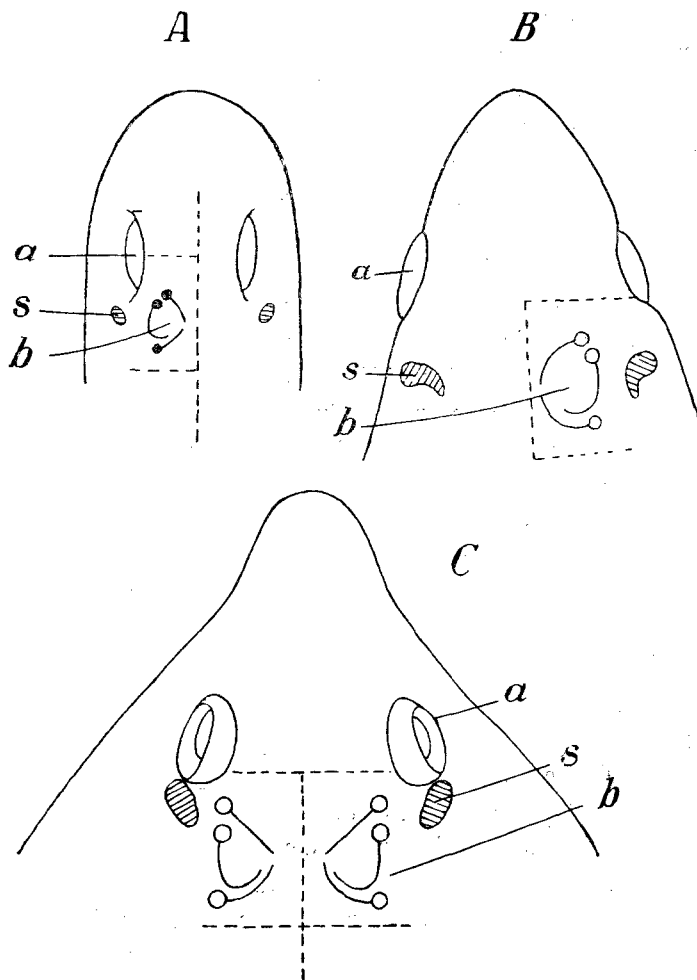


Fig. 2. Topographie der Bogengänge bei verschiedenen Fischarten. *A* Scylium canicula. *B* Acanthias vulgaris. *C* Raja. *a* Auge. *s* Spritzloch. *b* Bogengänge resp. Gehörblase. Die punktierten Linien zeigen die Hautschnitttrichtung.

über den Ampullen zurückgelassen, um das heisse (resp. kalte) Stäbchen nicht direkt auf die Ampullen aufsetzen zu müssen. Da die Knorpelsubstanz ein schlechter Wärmeleiter ist, so wurde ein

kleines Loch in die dünne Knorpelschicht über den Ampullen gemacht, und auf dieses Loch das heisse (oder kalte) Stäbchen aufgesetzt.

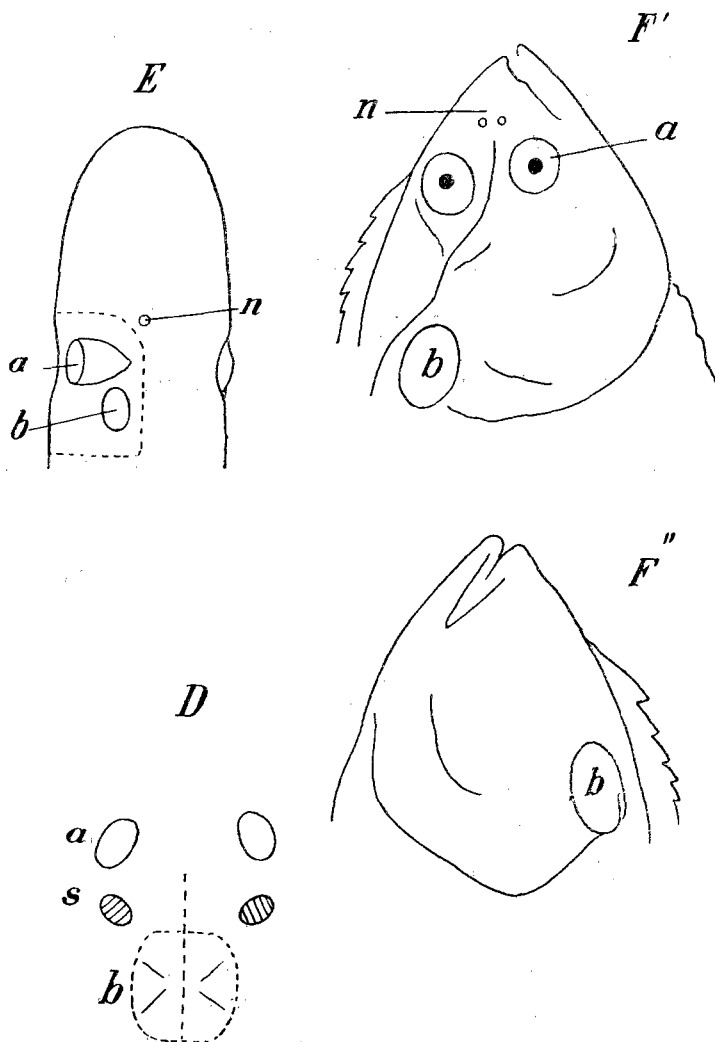


Fig. 2. Topographie der Bogengänge bei verschiedenen Fischarten. *D* *Torpedo marmorata*. *E* *Petromyzon marinus*. *F* *Pleuronectes platessa*. (*F'* pigmentierte Seite. *F''* nicht-pigmentierte Seite.) *a* Auge. *s* Spritzloch. *b* Bogengänge resp. Gehörblase. *n* Nasenloch. Die punktierten Linien zeigen die Hautschnitttrichtung.

Die galvanische Reizung wurde mit einer kleinen bipolaren Platinelektrode vorgenommen. Eine stumpfe kleine Pinzette diente zur mechanischen Reizung der Bogengänge (resp. Ampullen.)

Während der Drehversuche wurde das Tier in der Hand gehalten und in der Luft oder im Wasser<sup>1)</sup> sehr langsam<sup>2)</sup> gedreht, damit die Veränderung der Bulbi in jedem Moment beobachtet werden konnte. Für die Untersuchung der Bulbusstellungen wurde der Fisch samt dem Halter auf einem um die horizontale Achse drehbaren Tisch befestigt, damit die Drehung genau beobachtet werden konnte. Da *Scyllium canicula* bei den Reizungen die Augenlider immer schliesst, so tut man gut, die Augenlider abzutragen.

#### IV. Versuchsergebnisse.

##### 1. Drehung.

###### a) Drehung in der Bauchlage.

###### 1. Beim aktiven Drehen.

Verschiedene Tierarten, z. B. *Seranus marginalis*, *Pleuronectes platessa*, *Scyllium canicula*, *Acanthias vulgaris*, *Petromyzon marinus* und andere mehr wurden im Aquarium beobachtet. Sie alle zeigten deutliche Nystagmusbewegungen (einige Male wiederholend), wenn sie sich umdrehen; diese Bewegungen wurden besonders gut beobachtet, wenn man die Fische in einem runden Glasgefäß hält, worin sie der Gefäßwand entlang kreisförmig schwimmen. Die Richtung der ruckweisen Bewegungen stimmt mit der bei den Drehversuchen an Kaninchen oder Tauben überein; d. h. die ruckweisen Augenbewegungen erfolgen in der Drehrichtung. Wenn sich der Fisch z. B. nach rechts umdreht, so gehen die Bulbi erst langsam nach links und dann rasch nach rechts; beim Linksdrehen umgekehrt.

###### 2. Beim passiven Drehen.

Während einige Fischarten nur assoziierte Drehung oder Rollung der beiden Bulbi zeigen (*Deviatio bulbi bilateralis dextra resp. sinistra*<sup>3)</sup>), haben andere Fische deutliche Nystagmusbewegungen wie

---

1) Wenn der Fisch im Wasser gedreht wird, zeigt er den Nystagmus viel deutlicher.

2) Man muss sehr langsam drehen, sonst kommt kein Nystagmus zum Vorschein. Auch muss sich das Tier vollkommen beruhigt haben; wenn es spannt, zeigt es beim Drehen keine Nystagmusbewegungen.

3) Kubo, l. c.



die Tauben oder Kaninchen. Die Resultate sind bei den einzelnen Fischen folgende:

1. *Scyllium canicula*. Wenn man ein *Scyllium canicula* in der Bauchlage nach rechts (von oben gesehen) dreht, so gehen die beiden Bulbi langsam nach links, dann schnell nach rechts zurück. Wenn man das Tier sehr langsam dreht, so sieht man, dass die Augenbewegungen rhythmisch (z. B. sechs Zuckungen in 16 Sekunden) erfolgen. Dreht man das Tier nach links, so bewegen sich die Bulbi langsam nach rechts und schnell nach links. Wenn man aber das Tier schneller dreht, so kommt kein Nystagmus mehr zustande, sondern eine einfache „*Deviatio bulbi bilateralis sinistra* (bei Rechtsdrehung), seu *dextra* (bei Linksdrehung)“, wie Lee<sup>1)</sup> bei *Galeus canis* gesehen hat. Lee hat jedoch keine Nystagmusbewegungen beobachtet.

Wird eine schnelle Drehung (z. B. nach links, wo die *Deviatio bulbi bilateralis dextra* erfolgt) plötzlich sistiert, so stehen die Bulbi einen Augenblick still, um dann ruckweise nach rechts rhythmisch zu schlagen — „*Nachnystagmus*“ (*Nystagmus bilateralis horizontalis reversus*).

Dreht man *Acanthias vulgaris* in der Bauchlage langsam nach rechts (resp. links), so zeigt er sehr deutliche, lebhafte Nystagmusbewegungen, deren ruckweise Bewegungen genau nach der Regel wie bei den bisher beschriebenen Tieren vor sich gehen. Wenn man das Tier schneller dreht, so sieht man nur eine *Deviatio bulbi bilateralis*. *Mustelus laevis* verhält sich beim Drehen ebenso wie *Acanthias*.

*Pleuronectes platessa* und *Rhombus maximus* zeigen beim Drehen in der Luft einen deutlichen Nystagmus (im Wasser noch besser) und dazu eine *Deviatio bulbi bilateralis*.

Bei *Raja*, *Torpedo* und *Petromyzon* konnte kein Nystagmus konstatiert werden, trotzdem die Versuche mit grosser Sorgfalt wiederholt wurden; dagegen ist eine *Deviatio bulbi bilateralis* bei schneller Drehung regelmässig vorhanden. *Raja* zeigt eine sehr träge Bulbusbewegung; wenn man die Drehung des Tierkörpers innehält, so gehen die Bulbi nicht sofort in die primäre Stellung zurück, sondern erst ganz allmählich.

1) Lee, A study of the sense of Equilibrium in Fishes. Journ. of Physiol. vol. 15 No. 4. 1893.

## b) Drehung in den anderen Körperlagen.

Wenn man *Acanthias vulgaris* in der Rückenlage dreht, dann erfolgt auch ein Nystagmus, dessen ruckweise Bewegungen in der Drehrichtung erfolgen. Sehr bemerkenswert sind die Drehversuche an *Scyllium canicula* in der Seitenlage und in der Lage „Kopf oben“ (resp. „unten“)<sup>1)</sup>. Wenn man ein Tier in der Seitenlage (z. B. rechte Körperseite nach oben) nach rechts (bauchwärts, da der Bauch rechts und der Rücken links steht) dreht, so sieht man die beiden Bulbi derart sich bewegen, dass der nasale Bulbuspol rückenwärts und der kaudale bauchwärts kommt. Diese Drehung entspricht genau der Bulbusstellung, die das Tier in der Lage „Kopf unten“ zeigt. Aber diese Bulbusstellung dauert nur während der Drehung des Körpers an. Wenn man die Drehung innehält, so kommen die Bulbi wieder in ihre frühere Lage zurück. Wenn man das Tier in der obengenannten Lage nach links (rückenwärts) dreht, so drehen sich die Bulbi derart, dass der nasale Bulbuspol sich nach bauchwärts und der kaudale nach rückenwärts dreht. Diese Bulbusstellung entspricht jener in der Lage „Kopf oben“ und ist vergänglich. Wenn man das Tier in der Lage „Kopf oben“ im Sinne eines Uhrzeigers (von oben gesehen) um die Längsachse des Tierkörpers dreht, so zeigen die beiden Bulbi jene Stellung (der rechte Bulbus nach unten und der linke nach oben), welche der Seitenlage (links unten) entspricht; dreht man ein Tier in der entgegengesetzten Richtung, so dreht sich der rechte Bulbus nach oben und der linke nach unten, wie in der Seitenlage (rechts unten). Diese Bulbusdrehung besteht nur während der Körperdrehung.

Wenn man ein Tier in der Lage „Kopf unten“ nach rechts oder nach links dreht, so bekommt man vorübergehende Bulbusstellungen, wie sie der Seitenlage zukommen. Diese temporären Bulbusdrehungen (oder Rollungen) entsprechen denen, die beim schnellen Drehen des Tierkörpers (Bauchlage) in der horizontalen Ebene erfolgen, während die Bulbusstellungen in den Lagen „Kopf oben“, „Kopf unten“ und Seitenlage dauernd sind. Diese Tatsachen entgingen Lee.

---

1) Siehe Kubo, l. c. S. 153.

Wenn man die Bogengänge mit den Ampullen beiderseits entfernt, so kommen bei der Drehung keine Nystagmusbewegungen mehr zustande, während die *Deviatio bulbi bilateralis horizontalis* noch zu beobachten ist. Wenn man die Otoliten herausnimmt, so tritt beim Drehen weder eine *Deviatio bulbi bilateralis* noch Nystagmus auf. (Über die Bulbusstellungen siehe das betreffende Kapitel.)

## 2. Versuche an den Bogengängen<sup>1)</sup> und Ampullen.

### a) Thermische Reizungen.

Der Vestibularapparat der untersuchten Fische reagiert auf thermische Reize sehr schlecht. Wenn man auf den abgeschabten Knorpel heisses Wasser aufspritzt, so sieht man keine Reaktion; reizt man die Ampulle mit einem heissen Stab durch eine dünne Schicht Knorpel, so reagiert sie gewöhnlich nicht. Bei *Scyllium* fällt dieser Versuch fast immer negativ aus. Unter elf *Scyllien* wurde nur einmal beobachtet, dass bei Wärmereizung der horizontalen Ampulle zwei- oder dreimalige Bulbusbewegungen (linke horizontale Ampulle gereizt; ruckweise Bulbusbewegungen nach dem Schwanz hin) erfolgten. Andere Fische reagieren gewöhnlich<sup>2)</sup> auch nicht; *Acanthias vulgaris* allein reagiert ziemlich deutlich, so dass die Nystagmusbewegungen vier-, fünf-, im günstigen Falle zehn- bis fünfzehnmal sich wiederholen.

Der horizontale Bogengang (resp. die Ampulle) von *Acanthias* reagiert auf thermische Reize, während bei den beiden anderen Bogengängen<sup>3)</sup> die Reizung ohne Erfolg bleibt. Wenn man den horizontalen Bogengang oder seine Ampulle mit einem heissen Stäbchen

---

1) Bei Fischen treffen die Ausdrücke *Canalis frontalis* und *sagittalis* nicht ganz zu, da die beiden Bogengänge mit der Medianlinie fast einen gleichen Winkel bilden, während der *Canalis frontalis* hinten und der *Canalis sagittalis* vorn liegt. Es wäre deshalb bei Fischen zweckmässiger, statt *Canalis sagittalis* *Canalis anterior* und statt *Canalis frontalis* *Canalis posterior* zu sagen (Bezeichnung nach Retzius). *Canalis horizontalis* ist verständlicher als *Canalis externus*.

2) Bei Rochen wurden zweimal nach Wärmereizung der horizontalen Ampulle horizontale Zuckungen der Bulbi beobachtet.

3) Bei thermischer Reizung des *Canalis anterior* wurde einmal beobachtet, dass der Bulbus auf der gereizten Seite nach unten kam, während er nach der Reizung wieder nach oben ging.

(durch die dünne Knorpelschicht hindurch oder durch ein kleines Loch) reizt, so treten mehrmals sich wiederholende Nystagmusbewegungen auf, die ruckweise nach dem Schwanz hin auf der gereizten Seite erfolgen. Die Richtung der ruckweisen Bewegungen kehrt sich nicht um, wenn man die Lage des Tierkörpers wechselt.

Auf Kältereizung reagiert der Bogengangapparat sehr schlecht. Der horizontale Bogengang (resp. die Ampulle) reagiert gelegentlich auf die Kältereizung mit kleinen trägen Nystagmusbewegungen, deren ruckweise Zuckungen auf der gereizten Seite gewöhnlich nach dem Maul hin erfolgen.

Zuweilen sieht man kurzdauernde Augenbewegungen in der entgegengesetzten Richtung.

#### b) Mechanische Reizungen.

Wenn man den häutigen Bogengang oder seine Ampulle berührt (im prägnantesten Falle) oder drückt oder zieht, so erfolgt eine einmalige ruckweise Bulbusbewegung in einer bestimmten Richtung oder gelegentlich mehrmals sich wiederholende Nystagmusbewegungen. Die letzteren sind besonders bei *Acanthias vulgaris* deutlich zu beobachten, während bei Rochen eine einfache Ruckbewegung in einer für jeden Bogengang bestimmten Richtung beobachtet wird. Die Richtung der ruckweisen Bulbusbewegung kehrt sich bei Lagerung des Tierkörpers nicht um. Der horizontale Bogengang (resp. seine Ampulle) reagiert regelmässig und konstant, während die Canales anterior und posterior zuweilen sehr schlecht reagieren.

Die Resultate der mechanischen Reizungen stimmen im grossen und ganzen mit denen der elektrischen überein. Die Ergebnisse der mechanischen Reizungen an den einzelnen Bogengängen (resp. Ampullen) sind folgende:

Reizt man den horizontalen Bogengang von *Acanthias* mechanisch, so tritt ein Nystagmus auf, dessen ruckweise Bewegung auf der gereizten Seite nach dem Schwanz hin, und auf der nicht gereizten Seite nach dem Maul hin erfolgt. Diese Bewegung entspricht jener, die beim Drehen des Tieres nach der nicht gereizten Seite zustande kommt; die Nystagmusbewegungen bei mechanischer Reizung des rechten horizontalen Bogenganges entsprechen demnach einer Drehung des Tieres in der horizontalen Ebene nach links. Tritt eine einmalige

Ruckbewegung auf, so gehen die Bulbi auf der gereizten Seite nach dem Maul hin; dies ist auch bei anderen Fischen als Regel zu betrachten. Die Canales anterior und posterior (resp. ihre entsprechenden Ampullen) reagieren nicht gut auf mechanische Reizungen. Bei der mechanischen Reizung des Canalis posterior war einmal ein rotatorischer Nystagmus zu beobachten (aber nur einige Male hin und her). Sonst reagiert der Canalis anterior mit einer Ruckbewegung des Bulbus nach oben hinten (d. h. der nasale Bulbuspol geht nach oben hinten; zuweilen rotatorisch im Sinne des Uhrzeigers auf der linken Seite) und der Canalis posterior mit einer solchen nach unten vorn (zuweilen rotatorisch im entgegengesetzten Sinne eines Uhrzeigers auf der linken Seite). Zuweilen reagieren die Canales anterior und posterior gar nicht.

Bei *Mustelus laevis* erzeugt die mechanische Reizung des horizontalen Bogengangs (oder der horizontalen Ampulle) einen Nystagmus, dessen ruckweise Bewegung nach dem Maul hin erfolgt, die im allgemeinen von kurzer Dauer ist (zwei oder drei Bewegungen); die Canales anterior und posterior reagieren wohl auch, die Bewegungsrichtung ist jedoch schwer festzustellen.

Bei Scyllien sind die Nystagmusbewegungen sehr selten zu beobachten. Bei der mechanischen Reizung erfolgt eine einmalige ruckweise Bulbusbewegung gewöhnlich nach der folgenden Regel: Bei der Reizung des horizontalen Bogenganges (resp. seiner Ampulle) bewegt sich der Bulbus auf der gereizten Seite nach dem Maul hin, bei der Reizung des Canalis anterior (resp. seiner Ampulle) nach hinten oben (zuweilen rotatorisch) und bei der Reizung des Canalis posterior (resp. seiner Ampulle) nach vorn unten (zuweilen rotatorisch). Wenn ein Nystagmus zum Vorschein kommt, so erfolgt die ruckweise Bewegung auf der gereizten Seite nach dem Maul hin.

*Rhombus maximus* zeigt zuweilen auch Nystagmusbewegungen, wenn man den horizontalen Bogengang berührt; die ruckweise Bewegung geht auf der gereizten Seite nach dem Maul hin.

Die mechanische Reizung der Bogengänge bei Rochen ruft einfache Ruckbewegungen der Bulbi nach dem folgenden Schema hervor: Die Reizung des Canalis horizontalis (resp. seiner Ampulle) bewirkt eine ruckweise Bulbusbewegung nach dem Maul hin auf der gereizten Seite und nach dem Schwanz hin auf der nicht gereizten Seite; bei Reizung des Canalis anterior (resp. seiner Ampulle) erfolgt eine ruckweise Bewegung des Bulbus auf der gereizten Seite nach hinten

oben (meist rotatorisch) und auf der anderen Seite im gleichen Sinne; bei der Reizung des Canalis posterior (resp. seiner Ampulle) eine ruckweise Bewegung des Bulbus nach vorn unten (meist rotatorisch) und auf der nicht gereizten Seite im gleichen Sinne. Nur selten sind Nystagmusbewegungen nach der Reizung des Canalis horizontalis zu beobachten.

Bei Torpedo sieht man die gleichen Bulbusbewegungen nach der mechanischen Reizung der Bogengänge.

Bei Petromyzon war schwer etwas Genaues festzustellen; gelegentlich waren ruckweise Bewegungen nach dem Maul hin und nach hinten oben auf der mechanisch gereizten Seite zu beobachten.

### c) Galvanische Reizungen.

Die galvanische Reizung der Bogengänge durch eine dünne Knorpelschicht bleibt wirkungslos, so dass man die häutigen Bogengänge direkt reizen muss. Die Wirkung der elektrischen Reizung lässt sich von der mechanischen Berührung leicht unterscheiden, da die erstere noch gut wirkt, wenn bereits die mechanische ineffektiv wird. Die Resultate der galvanischen Reizung stimmen mit denen der mechanischen fast vollkommen überein, so dass eine ausführliche Wiedergabe überflüssig erscheint.

## 3. Bulbusstellungen und Versuche an den Otolitenapparaten.

### a) Bulbusstellungen.

Wie bei Kaninchen, so entspricht auch bei Fischen jeder Körperstellung eine charakteristische Bulbusstellung. Bei Fischen wurde die typische Pupillenform als Indikator der Drehung benutzt; die Scyllien haben eine quergeschlitzte Pupille, Acanthias eine quergeschlitzte spaltförmige Pupille; auch Rhombus maximus (ebenso Pleuronectes platessa) hat eine wohl charakterisierte Pupillenform. Die Bulbusstellungen in den verschiedenen Körperstellungen sind folgende: In der Seitenlage deviiern die Bulbi in der vertikalen Achse, so dass der oben liegende Bulbus nach unten (zum unteren Lid hin) und der unten liegende nach oben geht (Deviatio bulbi bilateralis verticalis); in der Lage „Kopf oben“ geht der vordere Bulbuspol nach unten (Deviatio bulbi rotatoria bilateralis sinistra; links betrachtet); und in der Lage „Kopf unten“ geht der vordere Bulbuspol nach oben (Deviatio bulbi rotatoria bilateralis dextra;

links betrachtet). In der Rückenlage bleiben die Bulbi gewöhnlich in der primären Stellung, zuweilen sieht man (bei *Rhombus maximus*) eine Raddrehung wie in der Lage „Kopf unten“, wie man dies auch bei Kaninchen gelegentlich beobachtet; ausserdem ist eine starke Vortreibung der Bulbi zu konstatieren. Bei Rochen ist es schwierig, die Bulbusstellung in der Rückenlage zu beobachten, da sie die Bulbi in dieser Lage unter den unteren Augenlidern verbergen.

Diese Augenstellungen werden nicht dauernd eingehalten, sondern das Auge kehrt ein wenig gegen die Primärstellung zurück.

Dieses Phänomen dürfte nicht auf einer Ermüdung des Muskelapparates beruhen, denn wenn man den Tierkörper nach langem Verharren in der Seitenlage einmal in die Bauchlage bringt und sofort wieder auf die Seite legt, so führt der Bulbus seine maximale Deviation aus. Dies gilt insbesondere von der Seitenlage, doch scheinen auch in den anderen Lagen die Bulbi in die primäre Stellung etwas zurückzukehren, wenn sie sich in einer anderen Körperlage als der Bauchlage eine Zeitlang befunden haben. Die Drehung der Bulbi in der Lage „Kopf oben“ ist weniger prompt als in der Lage „Kopf unten“.

*Petromyzon marinus*, der nur zwei Bogengänge (resp. Ampullen) besitzt, zeigt auch gleiche entsprechende Bulbusstellungen in verschiedenen Körperlagen wie die anderen Fische.

---

Wenn man die häutigen Bogengänge samt den Ampullen herausnimmt, so sind die eigentümlichen Bulbusstellungen in verschiedenen Körperlagen dennoch zu beobachten. Wenn man jedoch das Vestibulum beiderseits zerstört, so hört diese Veränderung der Bulbusstellung auf<sup>1)</sup>. Nach der einseitigen Zerstörung des Vestibulums wird die Reaktion der Bulbi gegen Lagewechsel des Körpers schlechter, doch ist die entsprechende Bulbusbewegung noch vorhanden.

#### b) Versuche an Otoliten.

Von einer Reihe von Autoren wurden Versuche an Otoliten (Otocysten s. Statocysten) ausgeführt. Von Tomaczewicz<sup>2)</sup>

---

1) Diese Beobachtung wurde unmittelbar nach der Operation und nach 48 Stunden gemacht; länger haben meine Tiere diesen Eingriff nicht überlebt.

2) Anna Tomaczewicz, Beiträge zur Physiologie des Orlabyrinths. Züricher Dissertation. 1877.

(an Haifischen?), Sewall<sup>1)</sup> (an Rochen und Haifischen, 1883), Steiner<sup>2)</sup> (an *Scyllium canicula*), Loeb<sup>3)</sup> (an Haifischen), Kreidl<sup>4)</sup> (Otolitenexstirpation an Haifischen, 1892), Lee<sup>5)</sup> (Removal of Otoliths by *Galeus canis*, 1893), Martha Bunting<sup>6)</sup> (Exstirpation von Statolithenorganen an *Astacus fluviatilis*, 1893), Bethe<sup>7)</sup> (an *Carcini*, 1897—1898, und an Haifischen, 1899), Ach<sup>8)</sup> (an Fröschen, 1901), Laudenbach<sup>9)</sup> (an *Siredon pisciformis*, 1899), Fröhlich<sup>10)</sup> (an Cephalopoden und Krebsen, 1904) u. a. m. wurden Exstirpation (resp. Zerstörung des Vestibulums) der Otoliten vorgenommen und hauptsächlich über Bewegungs- oder Schwimmstörungen oder über Veränderung des Muskeltonus berichtet. Kreidl<sup>11)</sup> hat den bekannten Eisenstaubmagnetversuch an Krebsen gemacht und konnte die durch die magnetische Verschiebung der Eisenstaubotolithen bedingten reaktiven Körperbewegungen beobachten.

---

1) Sewall, Experiments on the ears of fishes with reference to the function of equilibrium. Journ. of Physiology vol. 4. 1883.

2) Steiner, Über das Zentralnervensystem des Haifisches und des *Amphioxus lanceolatus*, und über die halbzirkelförmigen Kanäle des Haifisches. Sitzungsber. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 20. Mai 1886.

3) Loeb, Über den Anteil des Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auftretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen und assoziierten Stellungsänderungen der Bulbi und Extremitäten. Pflüger's Arch. Bd. 50. 1891. — Loeb, Über Geotropismus bei Tieren. Pflüger's Arch. Bd. 49. 1891.

4) Kreidl, Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths. I. Mitteilung. Versuche an Fischen. Aus den Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. in Wien. Mathemat.-naturwiss. Klasse Bd. 101 Abt. 3. Nov. 1892.

5) Lee, l. c.

6) Bunting, Über die Bedeutung der Otolitenorgane für die geotropischen Funktionen von *Astacus fluviatilis*. Pflüger's Archiv Bd. 54. 1893.

7) Bethe, Das Nervensystem von *Carcinus maenas*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 50. 1897. — 2. Teil. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 51. 1898. — Die Lokomotion des Haifisches (*Scyllium*) und ihre Beziehungen zu den einzelnen Gehirnteilen und zum Labyrinth. Pflüger's Arch. Bd. 76. 1899.

8) Ach, Über die Otolitenfunktion und den Labyrinthonus. Pflüger's Arch. Bd. 86. 1901.

9) Laudenbach, Zur Otolitenfrage. Pflüger's Arch. Bd. 77. 1899.

10) Fröhlich, Studien über die Statocysten. I. Mitteilung. Versuche an Cephalopoden. Pflüger's Arch. Bd. 102. 1904. — II. Mitteilung. Versuche an Krebsen. Pflüger's Arch. 1904.

11) Kreidl, Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths. II. Mitteilung. Versuche an Krebsen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien 1893. Bd. 102 Heft 1 Abt. 3.



Meine eigenen Versuche galten zunächst der Beobachtung einer eventuellen Verschiebung der Otoliten bei Lagewechsel; ferner suchte ich die Frage zu beantworten, ob eine künstliche Verschiebung der Otoliten eine entsprechende Veränderung der Bulbusstellung zur Folge hat. Weiter wurde das Verhalten der Bulbi bei Lagewechsel der Tiere nach partieller oder totaler Otolitenentfernung studiert. Endlich wurden in einer Versuchsreihe die Nervenzweige nach sorgfältiger Entfernung der Otoliten an Ort und Stelle im entleerten Vestibulum elektrisch gereizt und geprüft, ob die danach erzeugten Bulbusstellungen denen analog sind, die durch die Verschiebung der Otoliten hervorgerufen werden.

### 1. Direkte Beobachtung der Verschiebung (resp. Gleitung) der Otoliten.

Bei Eröffnung des Vestibulums sieht man eine dünne Membran sich über eine durchsichtige Gallertmasse spannen, durch welche der Otolit beobachtet werden kann. Besonders geeignet für diese Versuche sind Rochen und *Acanthias*, die grosse<sup>1)</sup>, weisse, ziemlich gut geformte Otoliten besitzen. Wenn man den Rand des Otoliten (am besten zu beobachten ist der Otolit des Sacculus) genau fixiert, so kann man die Verschiebung oder Gleitung beobachten. In der Lage „Kopf oben“ ist die Gleitung des Otoliten (des Sacculus) deutlich; in den Seitenlagen kann man auch eine leichte Gleitung der Otoliten sehen. Die Bewegungsexkursion der Otoliten ist sehr gering, jedoch mit freiem Auge erkennbar. Der Boden des Utriculus steht höher als der des Sacculus, und zwischen beiden steht eine scheidewandähnliche Membran. Der Sacculusboden läuft von dieser Membran sanft nach hinten unten, so dass der Otolit im Sacculus leichter nach hinten gleiten kann und vorn wegen der

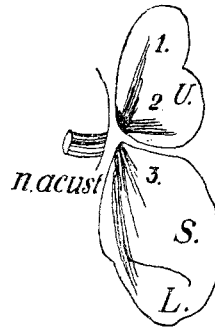


Fig. 3. Schema der Verzweigung des *N. acusticus* im Vestibulum (rechts) bei *Acanthias*. U Utriculus. S. Sacculus. L. Lagena. 1. I. Nervenzweiggruppe. 2. II. Nervenzweiggruppe. 3. III. Nervenzweiggruppe.

1) Z. B. bei einem mittelgrossen Exemplare eines Rochen, dessen Entfernung zwischen den beiden Augen 2,5 mm beträgt, verhält sich die Grösse der Otoliten, wie folgt: Der Otolit des Sacculus 9 mm (Länge)  $\times$  7,5 (Breite)  $\times$  2,5 (Dicke), des Utriculus 3,5  $\times$  1,5  $\times$  5, und der Lagena 2,0  $\times$  1,0  $\times$  0,5.

vertikalstehenden Membranleiste die Gleitung eher gehemmt wird. Der Otolit im Utriculus scheint nach vorn mehr Platz zu haben, um zu gleiten, als nach hinten gegen die Scheidewand. Der Vestibularnerv kommt durch die mediale Partie dieser Membran ins Vestibulum und teilt sich in Zweige, deren drei (zwei im Utriculus und einer im Sacculus) gewöhnlich im Vestibulum nach der Entfernung der Otoliten makroskopisch sichtbar sind (Fig. 3). Diese Zweige laufen nach vorn, hinten, lateralwärts radiierend.

## 2. Direkte Verschiebungsversuche.

Wenn man den Otolit des Utriculus eines in Bauchlage befindlichen Rochens (besser ohne die Membranhülle der Gallertmasse zu zerstören) mit einem kleinen Wattetupfer nach vorn schiebt, so tritt eine Bulbusdrehung in der Art ein, dass der Nasalpol des Bulbus nach oben geht (*Deviatio bulbi bilateralis dextra*). Diese Bulbusstellung kommt in der Lage „Kopf unten“ vor, wo die Gleitung des utricularen Otolits nach vorn zustande kommt. Übt man einen Druck auf den Otoliten des Sacculus in der Richtung nach hinten aus, so drehen sich die Bulbi derart, dass der nasale Pol nach unten kommt, was der Lage „Kopf oben“ entspricht. In dieser Lage müssen die Otoliten selbstverständlich nach hinten gleiten. Wenn man den saccularen Otoliten nach vorn schiebt, so erfolgt keine Reaktion; wenn man aber den utricularen Otoliten nach hinten schiebt, so sieht man zuweilen die Bulbusdrehung wie in der Lage „Kopf oben“. Wenn man den saccularen Otoliten nach aussen (lateral) schiebt, so rollt der Bulbus auf der gereizten Seite nach oben (*Deviatio verticalis superior*), wie in der Seitenlage II (die gereizte Seite unten), wo die Otoliten auch nach aussen (lateral) gleiten müssen. Man sieht zuweilen eine *Deviatio horizontalis* beim Berühren des mittleren Teils des saccularen Otoliten; die Richtung der *Deviatio* ist in diesem Falle entsprechend der bei Drehung des Tierkörpers in einer der gereizten Seite entgegengesetzten Richtung. Berührung des hinteren Teils des utricularen Otoliten ruft zuweilen eine *Deviatio bulbi horizontalis* hervor; in diesem Falle kann man jedoch die Möglichkeit nicht ausschliessen, dass die horizontale Ampulle indirekt berührt wurde, da diese Ampulle mit dem utricularen Otoliten in einigem Zusammenhang steht.

Bei *Torpedo marmorata* ist der Otolitenapparat (mehr Otokonien)

sehr zart und in einen zarten membranösen Sack eingehüllt; wenn man diesen Sack nach vorn drückt, so drehen sich die Bulbi wie in der Lage „Kopf unten“; drückt man ihn nach hinten, so tritt die Bulbusdrehung wie in der Lage „Kopf oben“ auf.

### 3. Versuche nach der partiellen oder totalen Exstirpation der Otoliten.

Nach der Wegnahme des saccularen Otoliten auf einer Seite wird die Bulbusdrehung in der Lage „Kopf oben“ sehr undeutlich, während die Bulbusdrehung in der Lage „Kopf unten“ noch deutlich auftritt. Diese Bulbusstellung kann man durch Verschiebung der zurückbleibenden utricularen Otolits nach vorn (in der Bauchlage) erzeugen. Man kann daher schliessen, dass die Bulbusdrehung in der Lage „Kopf unten“ hauptsächlich von der „Vorwärtsgleitung“ des utricularen Otoliten bedingt ist. Nach der Wegnahme des utricularen Otoliten auf einer Seite wird die Bulbusdrehung auf der operierten Seite in den Lagen „Kopf oben“ und „Kopf unten“ undeutlich. In den Seitenlagen reagiert die nicht operierte Seite besser als die operierte. Nach der Wegnahme der beiden Otoliten auf einer Seite ist die Bulbusdrehung in „Kopf oben und unten“ nur auf der nicht operierten Seite schwach zu sehen; in den Seitenlagen auch nur auf der nicht operierten Seite<sup>1)</sup>.

Dreht man den Fisch (*Scyllium canicula*, *Acanthias* oder *Raja*) in der Horizontalebene nach der einseitigen totalen Exstirpation der Otoliten, so tritt keine *Devatio bulbi horizontalis* beim Drehen nach der operierten Seite auf, während die Drehung nach der gesunden Seite eine deutliche *Devatio bulbi bilateralis horizontalis* (zuweilen auch *Nystagmus horizontalis*) hervorruft; in diesem Falle ist die *Devatio bulbi* auf der gesunden Seite stärker als auf der operierten Seite.

### 4. Elektrische Reizung der Nervenendzweige nach der Wegnahme der Otoliten (und zugleich der Ampullen).

Wie oben bemerkt wurde (Fig. 3), sieht man zwei Nervenfaserguppen in dem Utriculusboden und eine Gruppe im Sacculus. Von den vorderen Gruppen gehen die Zweige in die *Macula utricularis* und in zwei Ampullen (*anterior* und *horizontalis*), und von der

1) Die Bulbusdrehung ist zuweilen auf der operierten Seite in der Lage „Kopf oben“ stärker als auf der anderen Seite.

hinteren Gruppe in die Macula saccularis und in die Ampulla posterior. Man kann nicht in jeder Gruppe die einzelnen Nervenfasern unterscheiden und isoliert reizen; die Beziehung zwischen den Otoliten und den Ampullen muss sehr innig und kompliziert sein. Ich konnte aber wenigstens die oben angegebenen drei Nervenfaserguppen einzeln reizen und als Folge die typischen Bulbusbewegungen für jede Gruppe beobachten.

Wenn man die vorderste Nervenfaserguppe im Utriculus einer Seite („I. Gruppe“) elektrisch reizt, so drehen sich die Bulbi auf beiden Seiten derart, dass der nasale Pol nach oben geht, wie in der Lage „Kopf unten“; reizt man die hintere Nervenfaserguppe („II. Gruppe“), so tritt die *Devatio bulbi horizontalis* auf. Wenn man die rechte Seite reizt, so drehen sich die Bulbi nach links; diese Bulbusstellung entspricht jener bei Drehung des Tierkörpers in der Richtung nach der operierten Seite. Reizt man die Nervenfaserguppe im Sacculus („III. Gruppe“), so drehen sich die Bulbi wie in der Lage „Kopf oben“ derart, dass der nasale Bulbuspol nach unten kommt. Die Bulbusdrehung kommt bei der elektrischen Reizung der „II. Gruppe“ auf der gereizten Seite und bei der Reizung der „III. Gruppe“ auf der nicht gereizten Seite stärker zum Vorschein.

Wenn man die innere Auskleidung des Vestibulums mit samt den drei Fasergruppen auskratzt und den zurückbleibenden Nervenstamm elektrisch reizt, so drehen sich die Bulbi in der Horizontalebene wie bei Kaninchen oder Tauben.

## V. Schlussfolgerungen.

Die thermischen Reizungen rufen bei Fischen keine so prompte Reaktion wie bei Kaninchen oder Tauben hervor. Der Drehnystagmus ist im allgemeinen viel undeutlicher bei Rochen und fehlt bei Torpedos; dagegen zeigen alle untersuchten Fischarten eine deutliche Bulbusdeviation. Bei den mechanischen und galvanischen Reizen tritt ein Nystagmus sehr selten auf, gewöhnlich eine einmalige Ruckbewegung; doch kommen Nystagmusbewegungen auch bei Fischen vor. Die Richtung der ruckweisen Bewegungen der Bulbi kehrt sich bei einem Lagewechsel des Körpers nicht um. Die Richtung der ruckweisen Bewegungen stimmt ungefähr mit den Resultaten der Versuche an Kaninchen: die Wärmereizung des horizontalen Bogen-

ganges (oder der Ampulle) ruft eine ruckweise Bulbusbewegung nach dem Schwanz hin (bei Kaninchen nach dem Ohr hin) hervor; die mechanischen und galvanischen Reize haben als Regel eine ruckweise Bulbusbewegung nach dem Maul hin (bei Kaninchen nach der Nase hin) zur Folge. Diese Erscheinungen lassen sich durch die Endolymphströmung erklären<sup>1)</sup>.

Um zu bestimmen, ob die schlechte Reaktion (mangelhafte reflektorische Nystagmusbewegung) der Bogengänge (besonders gegen die thermischen Reizungen) von der Beschaffenheit der Endolymph herrührt, wurde diese auf ihre Beschaffenheit geprüft; dies geschah in der Weise, dass ein Stück Bogengang eines grossen *Acanthias vulgaris* herausgeschnitten wurde, das vorher an beiden Enden ligiert wurde, damit die Endolymph nicht ausfliessen könne. Unter dem Mikroskop wurde die aus diesem Kanal herausgepresste Endolymph beobachtet und konstatiert, dass sie keine dickflüssige Gallertmasse, sondern ziemlich dünnflüssig ist. Die Perilymphe ist sogar sehr flüssig, so dass eine minimale Druckschwankung im knorpeligen Kanal eine Niveauschwankung der Perilymphe verursachen kann, was sich makroskopisch schon sehr gut erkennen lässt. Die schlechte Reaktion der Bogengänge und Ampullen könnte wohl von der Beschaffenheit der Kanalwandung und von der Gallertmasse, die das Vestibulum füllt, herrühren.

Die Prävalenz der horizontalen Ampulle (resp. *Canalis horizontalis*) gilt auch bei Fischen; wie wir gesehen haben, ist der horizontale Bogengang am empfindlichsten und die Reaktion tritt regelmässig auf; der Effekt der elektrischen Reizung des Nervenstammes gleicht immer dem der Reizung des horizontalen Bogenganges.

Die Drehung des Tierkörpers nach einseitiger Zerstörung des Vestibularapparates nach der operierten Seite ruft bei Fischen keine reflektorische Bulbusdrehung oder eine minimale *Deviatio bulbi*, besonders auf der gesunden Seite, hervor, während bei der Drehung nach der gesunden Seite deutliche Bulbusdrehung auftritt (auch Nystagmusbewegungen). In diesem Falle muss man annehmen, dass die Vestibularwärtsströmung (oder Bewegung) der Endolymph auf der gesunden Seite wirksamer ist.

---

1) Kubo, l. c.

Auch bei den Fischen entspricht jeder Körperlage eine bestimmte Bulbusstellung; diese Beziehung fällt weg, wenn die Otoliten exstirpiert oder der ganze Vestibularapparat zerstört wird. Seit Hunter<sup>1)</sup> haben Graefe<sup>2)</sup>, Nagel<sup>3)</sup> und andere diese Bulbusdrehung bei der Kopfneigung beobachtet und studiert. Andererseits hat eine Reihe von Autoren die Funktion der Otozysten an niederen Tieren dahin bestimmt, dass sie zur Orientierung der Lage des Körpers dienen. Yves Delage<sup>4)</sup> war der erste, der diese Funktion der Otozysten, die man bis dahin als ein Gehörorgan betrachtete, experimentell bewies. Nach ihm haben Engelmann<sup>5)</sup> (an Ctenophoren nach den Untersuchungen von Carl Chun<sup>6)</sup> und Verworn<sup>7)</sup> (an den Medusen) genaue experimentelle Untersuchungen ausgeführt. Verworn hat dabei vorgeschlagen, die Bezeichnungen „Statolith“ statt „Otolith“ und „Otocyste“ zu gebrauchen, weil die alten Bezeichnungen den tatsächlichen Funktionen der genannten Organe nicht entsprechen. Bei Vertebraten haben Tomaczewicz<sup>8)</sup>, Cyon<sup>9)</sup> und viele andere experimentelle Untersuchungen am Vestibularapparat vorgenommen; allein erst Breuer<sup>10)</sup> und Mach<sup>11)</sup> haben die Funktionen der Bogengänge (und Ampullen) von denen

---

1) Hunter, The use of the oblique muscles. Observations on certain parts of the animal economy. London II. édition 1792.

2) Graefe, Arch. f. Ophthalm. I. 1855.

3) Nagel, Über das Vorkommen von wahren Rollungen des Auges um die Gesichtslinie. I. Arch. f. Ophthalm. Bd. 14. 1868. — II. Arch. f. Ophthalm. Bd. 17. 1871.

4) Yves Delage, Sur une fonction nouvelle des otocystes chez les invertebrés. Comptes rendus 103. 1886.

5) Engelmann, Über die Funktion der Otoliten. Zoologischer Anzeiger Nr. 258. 1887.

6) Chun, Die Ctenophoren des Golfs von Neapel. Herausgegeben von der Zoolog. Station zu Neapel. 1880. S. 75.

7) Verworn, Gleichgewicht und Otolitenorgan. Experimentelle Untersuchungen. Pflüger's Arch. Bd. 50 Heft 9 u. 10. 1891.

8) Tomaczewicz, l. c.

9) Cyon, Experimentelle Untersuchungen über die Funktionen der halbkugelförmigen Kanäle und über die ihnen bei der Bildung des Raumbegriffes zukommende Rolle. Ges. physiol. Arbeiten. 1888.

10) Breuer, Pflüger's Arch. Bd. 48. 1891.

11) Mach, Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875.

der Otolitenapparate geschieden. Breuer<sup>1)</sup> hat in seiner Arbeit „Über die Funktion der Otolitenapparate“ über eingehende, vergleichend anatomische Studien berichtet und kam zu dem Schluss, dass die Otoliten des Utriculus, Sacculus und der Lagna gewisse Gleitrichtungen besitzen und die Gleitungen als Reiz auf die Maculae wirken. Der einzige direkte Beweis war bisher Kreidl's Eisenstaubmagnetversuch an Krebsen. Nun ist es auch mir gelungen, diese Gleitungen zu beobachten, wobei ich mich speziell auf die Beziehungen zwischen Otolitenapparat und Augenmuskelapparat beschränkte.

Die Verschiebung oder Gleitung der Otoliten ist wenigstens bei Rochen und *Acanthias vulgaris* bei Lagewechsel des Körpers sicher zu konstatieren; und die künstliche Verschiebung der Otoliten hat dieselbe Bulbusdrehung zur Folge wie der Lagewechsel des Körpers — wenigstens für die Lagen „Kopf oben“ und „Kopf unten“. Das ist ein neuerlicher Beweis, dass die Gleitung der Otoliten die Nervenendigungen reizt, wie dies Breuer annimmt. Aus den Versuchsergebnissen geht hervor, dass der Zug oder die Spannung der Haarzellen durch die Gleitung der Otoliten als normaler Reiz zu betrachten ist. Je nach der Gleitrichtung müssen die verschiedenen Nervenendzweige gereizt werden, deren reflektorische Funktionen (oder Verbindungen) ungefähr durch elektrische Reizung zu bestimmen sind; z. B. in der Lage „Kopf unten“ muss der Otolit des Utriculus nach vorn gleiten und diejenigen Nervenzweige reizen, die durch elektrische Reizung in der Bauchlage die Bulbi so zu drehen veranlassen, dass der nasale Bulbuspol nach oben geht („I. Gruppe“); diese Nervenzweige treten zur Macula utriculi in Beziehung. In der Lage „Kopf oben“ gleiten die beiden Otoliten des Sacculus und Utriculus kaudalwärts, allein der Otolit des Sacculus übt den wirksamen Zug auf die Haarzellen der Macula sacculi aus, wie die künstliche Verschiebung des saccularen Otolits und die elektrische Reizung der Nervenzweige im Sacculus (III. Gruppe) übereinstimmend gezeigt haben. Für die *Devatio bulbi bilateralis horizontalis* kommt die „II. Gruppe“ in Betracht; es ist jedoch schwierig, in diesem Falle die horizontale Ampulle auszuschalten, die selbst von der II. Gruppe die Nervenendzweige aufnimmt. Die Bulbusstellungen in den Seiten-

---

1) Breuer, Pflüger's Arch. Bd. 48. 1891.

lagen könnten von der kombinierten Wirkung der beiden Otoliten (des Utriculus und Sacculus) herrühren.

Die Macula lagenae entzieht sich bei Fischen dem Experiment; bei der von Breuer festgestellten Tatsache, dass die drei Otoliten in den drei Dimensionen des Raumes orientiert sind, wird man anzunehmen das Recht haben, dass diese Apparate zur Wahrnehmung der Kopf- bzw. Körperlage dienen. Die Reizung der Maculae durch die Gleitung der Otoliten ruft reflektorisch die eigentümlichen Bulbusstellungen hervor.

Wie Lee beschreibt, ist die *Deviatio bulbi bilateralis horizontalis* beim Drehen des Tierkörpers in der Horizontalebene vergänglich (temporär), aber man hat kein Recht, deswegen nur dem horizontalen Bogengang (resp. seiner Ampulle) eine besondere dynamische Funktion (d. h. die Wahrnehmung der Kreisbewegung) zuzuschreiben; denn meine Versuche haben gezeigt, dass bei Drehung des Tierkörpers in der Seitenlage oder in der Lage „Kopf oben“ oder „unten“ ebenfalls Deviationen der Bulbi von vergänglicher Natur auftreten. Man wird annehmen müssen, dass beim Drehen die Bogengänge (mit ihren Ampullen) mit dem Otolitenapparate stets gemeinsam in Tätigkeit versetzt werden, wobei die Bogengänge für die Wahrnehmung der Winkelbeschleunigung und die Otolitenapparate für die Wahrnehmung der Lage (wahrscheinlich auch der geradlinigen Bewegung) bestimmt sind.

Die Annahme, dass die Funktion des Canalis anterior der einen Seite mit der des Canalis posterior der anderen Seite gleichsinnig sei, ist nach den obigen Versuchsergebnissen nicht haltbar; denn wenn man z. B. die Ampulla anterior der rechten Seite reizt, so dreht sich der Bulbus der linken Seite in der gleichen Richtung und im gleichen Sinne wie bei Reizung des Canalis anterior der linken Seite. Wenn der Canalis anterior der einen Seite und posterior der anderen Seite gleichsinnig wirken würden, so müssten sie eine gleiche Wirkung auf die Bulbi haben, was aber nicht der Fall ist. Wohl aber wirken die beiden Canales anteriores ebenso wie die beiden Canales posteriores zusammen.

Die Reizung der Otolitenapparate auf einer Seite hat auch eine Wirkung auf der anderen Seite zur Folge; diese ist jedoch schwach entwickelt, wie dies aus den Drehversuchen nach einseitiger Zerstörung der Otoliten hervorgeht.



## VI. Restimee.

1. Nystagmusbewegungen sowie Nachnystagmus werden auch bei Fischen vom Ohr ausgelöst, aber inkonstant und unvollkommen.

2. Die Vestibularapparate der Fische reagieren sehr schlecht auf thermische Reizungen; die Kälte wirkt fast gar nicht.

3. Die mechanischen und galvanischen Reizungen der Bogengänge (resp. Ampullen) der Fische rufen eine einmalige Bulbusdrehung (selten Nystagmusbewegungen) hervor. Die ruckweise Bulbusbewegung erfolgt auf der gereizten Seite nach der Reizung des Canalis horizontalis (resp. Ampulle) horizontal nach dem Maul hin; nach der Reizung des Canalis anterior (resp. Ampulle) rotatorisch nach hinten oben; nach der Reizung des Canalis posterior (resp. Ampulle) rotatorisch nach vorn unten; der Canalis horizontalis ist am empfindlichsten.

4. Die Bulbusstellungen sind für jede Körperlage eigentümlich wie bei Kaninchen.

5. Eine sehr langsame Drehung in der Bauch- und Rückenlage ruft bei einigen Fischarten Nystagmusbewegungen hervor, während ein schnelles Drehen nur eine *Deviatio bulbi horizontalis bilateralis* erzeugt. Die Drehung ruft bei Raja, Torpedo u. a. nur eine *Deviatio horizontalis bilateralis* hervor.

6. Die Drehung des Tierkörpers in den Lagen „Kopf oben“, „Kopf unten“ und in den Seitenlagen ruft verschiedene vorübergehende Bulbusstellungen hervor.

7. Der maximal deviierte Bulbus geht (besonders in der Seitenlage) nach einer kurzen Zeit beträchtlich zurück.

8. Nach der Exstirpation der Bogengänge tritt noch die Veränderung der Bulbusstellung je nach der Körperlage auf; sie ist nach der Wegnahme der Otoliten der einen Seite weniger deutlich und fehlt nach der Wegnahme der beiderseitigen Otoliten.

9. Die Gleitung der Otoliten bei Lagewechsel des Körpers ist bei Rochen und Acanthias zu sehen; die durch Druck nachgeahmte Verschiebung der Otoliten in der Bauchlage hat dieselbe Bulbusdrehung zur Folge wie bei der natürlichen Gleitung der Otoliten.

10. Jede Gruppe der Nervenendzweige im Vestibulum reagiert nach der Wegnahme der Otoliten auf elektrische Reizung mit einer eigentümlichen Bulbusbewegung.

11. Die Veränderung der Bulbusstellung bei Lagewechsel des Körpers wird reflektorisch durch die Gleitbewegung der Otolitenapparate (wenigstens von der Macula utriculi und sacculi) ausgelöst.

12. Die Canales (resp. Ampullae) horizontales, anteriores und posteriores der beiden Seiten treten einzeln paarig und gleichsinnig in Funktion.

Zum Schlusse spreche ich Herrn Prof. Dr. A. Kreidl für seine lebenswürdige Leitung und Anregung meinen wärmsten Dank aus.

---