

Bau und Funktionen der Seitenorgane und des Ohrlabyrinths bei Fischen¹

Von S. DIJKGRAAF², Utrecht

Es ist eine bekannte Tatsache, dass die Seitenliniengröße der niederen Wirbeltiere und das Labyrinth nahe verwandte Sinnesorgane darstellen. Ihre Verwandtschaft zeigt sich sowohl in der Entwicklung aus einer gemeinsamen Anlage als vor allem in gewissen übereinstimmenden Grundzügen des Baues und der Funktion. Zweck dieser Ausführungen ist es, diese Grundzüge klarzulegen, gleichzeitig aber darauf hinzuweisen, in welcher Hinsicht sich die Seitenorgane und die im Labyrinth lokalisierten Sinnesorgane prinzipiell voneinander unterscheiden. Historisch gesehen unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass die Organe der Seitenlinie älter und primitiver sind als das Labyrinth, und so wollen wir zunächst den Bau dieser Organe betrachten.

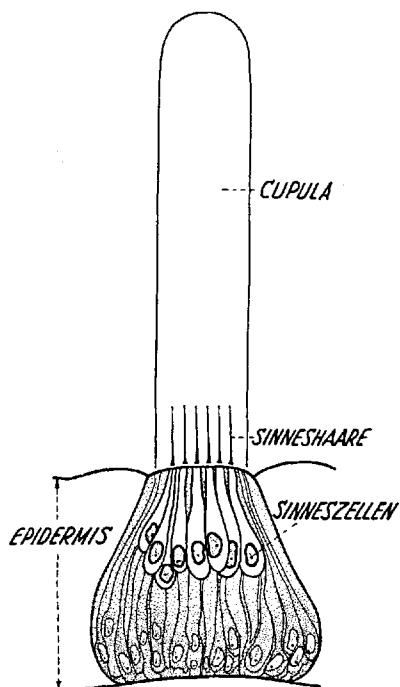


Abb. 1. Freier Seitensinneshügel.

¹ Nach einem Vortrag, gehalten am 14. August 1951 auf der Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Wilhelmshaven.

² Institut für vergleichende Physiologie der Universität Utrecht (Holland).

1. Der Bau des Seitenorgansystems

Das Prototyp eines ursprünglichen Seitenorgans ist der frei in der Epidermis liegende Sinneshügel (Abb. 1). Charakteristisch sind die kurzen, birnförmigen Sinneszellen, je mit einem langen, geraden Sinneshaar, sowie die wasserreiche, glashelle Cupula, eine elastische Gallerntmasse, welche die Sinneshaare einschliesst. Die wahre Länge dieser Cupula beträgt etwa 0,1 mm. Sie ragt ungefähr senkrecht zur Hautoberfläche ins umgebende Wasser hinaus¹.

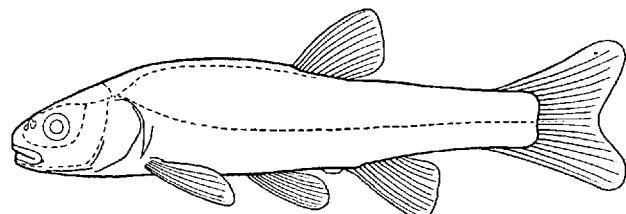


Abb. 2. Lage der Seitenlinien am Fischkörper.

Freie Sinneshügel dieser Bauart entwickeln sich, von der Anlage in der Ohrregion (der lateralen Plakode) ausgehend, entlang bestimmter Linien an Kopf und Rumpf des Fisches (Abb. 2). Am Kopf finden sich bekanntlich drei Linien, am Rumpf die Hauptlinie bis zum Schwanz und ausserdem eine – wenig bekannte, aber nicht weniger allgemeine – Rückenlinie bis zur ersten Dorsalflosse. In den meisten Fällen vermehren sich die Sinneshügel auch noch quer zur Richtung der Linien: aus einem Hügel entstehen so mehrere, welche eine kurze Querreihe bilden (Abb. 3).

In diesem Zustand bleibt das Seitenorgansystem bei einer Anzahl Knochenfische weiter unverändert bestehen². Bei den übrigen Fischen aber kommt noch eine Komplikation hinzu, indem ein Teil der Sinnes-

¹ F. E. SCHULZE, Arch. Anat. Physiol. Wiss. Med. 1861, 759; Arch. mikrosk. Anat. 6, 62 (1870). – S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 20, 162 (1934). – Dass eine so charakteristische und funktionell so wichtige Struktur wie die Cupula in einer rezenten, ausführlichen Darstellung des Seitenorgansystems (M. R. WRIGHT, Quart. Rev. Biol. 26, 264 [1951]) immer noch kaum Erwähnung findet – ein Jahrhundert nach ihrer Entdeckung! – ist wohl nur dadurch zu erklären, dass sich die üblichen histologischen Methoden zum Nachweis dieser zarten, wasserreichen Gebilde nun einmal nicht eignen.

² Auch bei sämtlichen Amphibien finden sich – solange sie überhaupt Seitenorgane haben – ausschliesslich freie Sinneshügel.

hügel in die Tiefe wandert. Noch während des Larvenstadiums bilden sich rinnenförmige Einsenkungen in der Haut entlang der Seitenlinien¹, und zwar derart, dass von jeder Gruppe von Sinneshügeln einer am Bo-

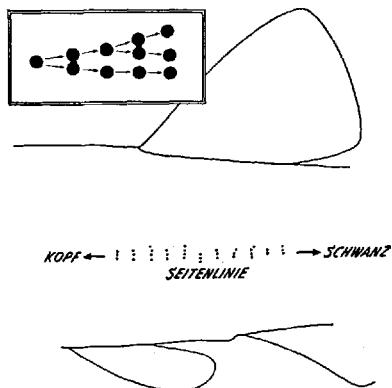


Abb. 3. Mittlerer Teil der Rumpfseitenlinie eines Fisches. Jeder Punkt entspricht einem Sinneshügel. Links oben: Vermehrung der Sinneshügel durch Teilung unter Bildung von Querreihen.

den der Rinne zu liegen kommt (Abb. 4). Indem sich die Ränder der Rinne über den Sinneshügeln schließen, entstehen die bekannten, unter der Epidermis verlaufenden Sinneshügel; der freie Sinneshügel wird zu einem sogenannten Kanalorgan. Die Cupula ändert

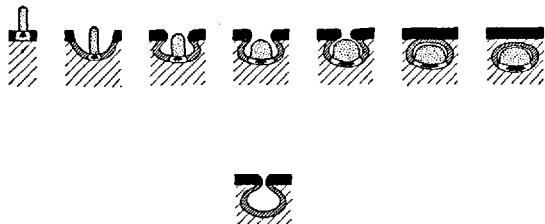


Abb. 4. Bildung eines Seitenkanals im Querschnitt. Von links nach rechts: freier Sinneshügel; einige Stadien fortschreitender Einsenkung; Kanalorgan. Mitte unten: Querschnitt durch den Kanal zwischen zwei Sinneshügeln, in Höhe einer Kanalpore (Öffnung nach aussen). Punktiert: Cupula; schwarz (bzw. dunkel gestreift): oberflächliche (bzw. eingesenkte) Epidermis; hell gestreift: Fischkörper.

ihre Form und schliesst im fertigen Kanal das Lumen desselben ziemlich ab. Zwischen je zwei Kanalsinnesorganen bleibt eine Öffnung nach aussen hin bestehen, wie aus einem Längsdurchschnitt hervorgeht (Abb. 5). Es sei betont, dass bei keiner einzigen Fischart sämtliche Sinneshügel in die Tiefe übersiedeln. Vielmehr findet man ausnahmslos eine Reihe persistierender

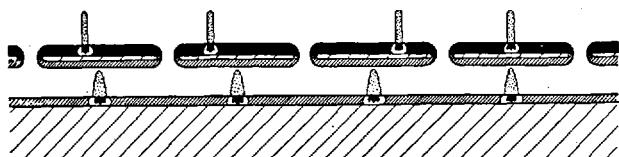


Abb. 5. Teil eines Seitenkanals im Längsdurchschnitt. Zwischen je zwei Kanalorganen eine Pore nach aussen. An der Körperoberfläche freie Sinneshügel. Bezeichnungen wie bei Abbildung 4.

¹ Mit Ausnahme der Rückenlinie am Rumpf.

freier Sinneshügel entlang aller Kanäle, wie auch auf der Abbildung angedeutet ist.

Im einzelnen ergeben sich bei den verschiedenen Arten allerhand Besonderheiten und Abweichungen von diesem Grundtypus, auf die wir aber an dieser Stelle nicht einzugehen brauchen.

2. Der Bau des Fischlabyrinths

Betrachten wir anschliessend den Bau des Fischlabyrinthes (Abb. 6). Hier finden sich bekanntlich sechs Sinnesendstellen: die drei Cristae in den Ampullen des vorderen, hinteren und horizontalen Bogenganges und die drei Maculae der Otolithenorgane Utriculus, Sacculus und Lagena. Bei der Mehrzahl der Fische findet sich noch eine 7. Sinnesendstelle, die sogenannte Papilla neglecta. Es ist eine bei Knochenfischen doppelte Anhäufung von Sinneszellen, bedeckt

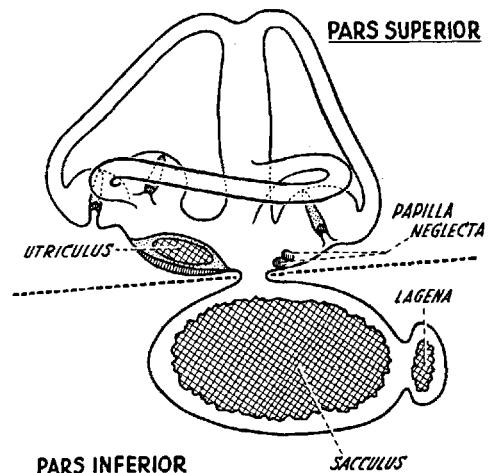


Abb. 6. Schema des Fischlabyrinths. Punktiert: Cupulae der Bogengänge und entsprechende Gallermtasse des Utriculus; gestrichelt: Cristae, Utriculusmacula sowie Sinnesepithel der Papilla neglecta; gekreuzt: Otolithen. (Nicht eingezeichnet: Cupulae der Papilla neglecta sowie Maculae und Gallermtassen von Sacculus und Lagena.)

von je einer Cupula. Die enge Verbindung zwischen Pars superior und Pars inferior ist bei einer Reihe von Knochenfischarten völlig unterbrochen, so dass dort das Labyrinth aus zwei getrennten Teilen besteht¹. Für die Knorpelfische wäre das Bild noch mit dem frei nach aussen führenden Ductus endolymphaticus zu ergänzen.

Die Verwandtschaft all dieser Labyrinthorgane mit den Seitenorganen zeigt sich eindringlich im Bau des Sinnesepithels (Abb. 7). Es finden sich überall die birnförmigen, haartragenden Sinneszellen mit der die Haare umschliessenden gallertartigen Cupula. Insbesondere die Cristae der Bogengangsampullen erinnern lebhaft an Seitenkanalorgane, indem auch hier die Cupula das Lumen der Ampulle fast abschliesst. Bei den Oto-

¹ Vgl. G. RETZIUS, *Das Gehörorgan der Wirbeltiere*, Bd. I (Stockholm 1881).

lithenorganen enthält die Gallertmasse einen massiven Kalkstein oder, bei den Knorpelfischen, Kalkkristalle und in manchen Fällen auch Meeressand, der in diesen Fällen durch den Ductus endolymphaticus von aussen

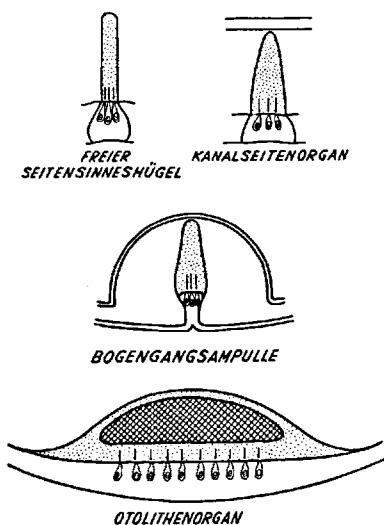


Abb. 7. Bau des Sinnesepithels in verschiedenen Organen des acustico-lateralen Systems.

aufgenommen wurde. Bei den Knochenfischen ruht der Otolith des Utriculus auf einer mehr oder weniger waagrechten Macula, während in Sacculus und Lagena Stein sowie Sinnesepithel annähernd senkrecht stehen.

3. Physiologische Untersuchungen: Verhaltensversuch und Aktionsstrommethode

Betrachten wir nun die Funktion dieser verschiedenen Organe und fragen nach dem adäquaten Reiz eines jeden, so wird die Antwort verschieden lauten, je nachdem, welche Untersuchungsmethode man bei der Reizung des betreffenden Sinnesorgans anwendet. In der Hauptsache kann man zwei Methoden unterscheiden: den Verhaltensversuch und die Aktionsstrommethode. Im ersten Fall studiert man die Reaktionen des ganzen Tieres oder Bewegungen seiner Teile, und es ist also das Zentralnervensystem zwischen Reizung und Effekt mit eingeschaltet. Natürliche Reize, welche sich bei diesem Vorgehen als wirksam erweisen, können (oder könnten) auch im normalen Leben des Tieres zur Geltung gelangen, und wir wollen derartige Reize daher als *biologisch adäquat* bezeichnen. Nach der zweiten, mehr direkten Methode studiert man die Impulse in den vom Sinnesorgan abführenden Nerven oder gar die elektrischen Erscheinungen am Sinnesepithel selbst. Wir werden sehen, dass sich im letzteren Fall mehr Reize als wirksam erweisen als im ersten. Natürliche Reize, welche in dieser Weise beantwortet werden, wollen wir zunächst *physiologisch adäquat* nennen; erst der Verhaltensversuch kann zeigen, welche davon zugleich auch biologisch adäquat sind.

Beide Methoden haben ihren besonderen Wert: der Aktionsstromversuch öffnet die Möglichkeit zu einer weitgehenden *Analyse* der vom Sinnesorgan zum Zentrum verlaufenden Meldungen; der Verhaltensversuch aber zeigt, inwiefern diese Meldungen im Zentrum zu einer Sinneswahrnehmung bzw. einem Bewegungsantrieb *synthetisiert* werden können. Die Methoden ergänzen sich also und können sich gegenseitig nicht ersetzen, was man sich von elektrophysiologischer Seite wohl nicht immer genügend realisiert hat¹. Unter diesem Gesichtspunkt wollen wir nun zunächst die Funktion der Seitenorgane betrachten und beginnen mit dem Ergebnis der Verhaltensversuche.

4. Verhaltensversuche zur Funktion der Seitenorgane

Seit HOFER weiss man, dass Fische gelinde, lokal auftreffende Wasserströmungen mit ihren Seitenlinien wahrnehmen². Später hat es sich dann gezeigt, dass es nicht in erster Linie Strömungen als solche sind, zu deren Wahrnehmung die Seitenorgane dienen, sondern vielmehr die geringfügigen Wasserbewegungen bei der Annäherung fester Körper. Die Empfindlichkeit der Seitenlinien für diese Reize ist so gross, dass Fische imstande sind, sich nähernde Feinde, Beutetiere, Artgenossen und sogar Hindernisse in einiger Entfernung zu spüren. Wir haben diese Fähigkeit seinerzeit mit dem Ausdruck *Ferntastsinn* bezeichnet³.

Obwohl es keinem Zweifel unterliegt, dass bewegte und herannahende Körper biologisch adäquate Reize für die Seitenorgane darstellen, gibt es noch eine Reihe von anderen möglichen Funktionen. Zunächst die Wahrnehmung gröberer natürlicher Strömungen in Bächen und Flüssen oder auch im Meer. Es leuchtet ein, dass Fische grosses Interesse haben, diese Strömungen genau zu perzipieren. Doch haben daraufhin gerichtete Untersuchungen gezeigt, dass die Seitenlinien zwar bei der «rheotaktischen» Einstellung gegen Strömungen eine bescheidene Rolle spielen können, dass die Orientierung aber zur Hauptsache indirekt durch Wahrnehmung des Untergrundes zustande kommt, sei es optisch oder taktil³.

Eine weitere Möglichkeit wäre die Wahrnehmung der beim Schwimmen entlang dem Fischkörper streichenden relativen Strömung, woran der Fisch zum Beispiel die Schnelligkeit seiner Fortbewegung (in bezug auf das Wasser) bemerken könnte⁴. Doch haben auch hier Ausschaltversuche keine positiven Anhaltspunkte geliefert, und *das gleiche gilt für die den Seitenorganen so häufig zugeschriebene Funktion als Schallrezeptor*, speziell für niedere Frequenzen. Vor allem in der angelsächsischen Literatur findet man die Seitenorgane im-

¹ S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 27, 587 (1940).

² B. HOFER, Ber. kgl. bayer. biol. Versuchsstation München 1, 115 (1908).

³ S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 20, 162 (1934).

⁴ M. RAUTHER, *Die Syngnathiden. Fauna und Flora des Golfs von Neapel*, 36. Monogr. (1925).

mer wieder als «akzessorisches Gehörorgan» bezeichnet. Die alten Parkerschen Experimente, auf die sich diese Ansicht im wesentlichen stützt, sind aber keineswegs beweisend¹. In sorgfältigen Dressurversuchen konnten v. FRISCH und STETTER vielmehr nachweisen, dass die Seitenorgane bei der Elritze (*Phoxinus laevis*) an der Schallwahrnehmung *nicht* beteiligt sind, auch nicht bei Tönen niederer Frequenz.

In seinem Aufsatz *Hearing* bezeichnet PUMPHREY neuerdings die Seitenorgane wiederum als Gehörorgan, allerdings im Anschluss an Definitionen der Begriffe «Schall» und «Hören», die anscheinend eigens zu diesem Zweck aufgestellt wurden². Denn Schall ist nach PUMPHREY «jede mechanische Unruhe, gleichgültig welcher Art, die von einem Ort ausserhalb des Tierkörpers ausgeht». Wir werden aber gleich sehen, dass es mechanische Unruhen gibt, die von Schall im üblichen Sinne grundsätzlich verschieden sind (unter anderem deshalb, weil sie sich im Medium nicht nach Art der Schallwellen selbsttätig fortpflanzen). Und gerade diese Erscheinungen sind für die Reizung der Seitenorgane von wesentlicher Bedeutung. – Den Begriff des Hörens definiert PUMPHREY folgendermassen: «Ein Tier hört, wenn es sich imstande zeigt, einen bewegten Gegenstand ohne direkte Berührung zu lokalisieren.» Der Lokalisationsfähigkeit wird hier entscheidende Bedeutung beigemessen. Nun können zweifellos die meisten hörenden Tiere eine Schallquelle auch lokalisieren; doch ist nicht einzusehen, warum gerade diese Fähigkeit eine *conditio sine qua non* für Hörvermögen sein sollte. Tatsächlich gibt es ja Tiere, wie die Elritze, welche zwar ausgezeichnet hören, jedoch nicht imstande sind, Schallquellen zu lokalisieren³. Umgekehrt lässt sich die Lokalisationsleistung der Seitenorgane weder physikalisch noch physiologisch mit der akustischen Lokalisation einer Schallquelle vergleichen. Wir halten daher sowohl die erwähnten Definitionen als die Einordnung der Seitenorgane unter den Begriff Gehörorgan für verfehlt.

Es bleibt nun die Frage zu beantworten, in welcher Weise die bewegten Gegenstände auf die Seitenorgane einwirken. Rein physikalisch kommen im Raum vor dem herannahenden Gegenstand zwei Erscheinungen in Betracht: einerseits Druckwellen, die sich mit Schallgeschwindigkeit ausbreiten; andererseits Stauungsvorgänge, die sich nicht fortpflanzen, sondern eng an die Front des bewegten Gegenstandes gebunden sind. Durch Versuche, deren eingehende Schilderung hier zu weit führen würde, sind wir zu der Überzeugung gelangt, dass es hauptsächlich – wenn nicht ausschliesslich – diese Stauungsvorgänge sind, die bei der Seitenorganreizung eine Rolle spielen⁴. Die Stauung bedingt unter anderem eine merkliche Verschiebung von Wasserteilchen in der Bewegungsrichtung des Gegenstandes, die man an grösseren Objekten ohne weiteres beobachten kann und die in jeder Beziehung einer lokalen

Strömung gleichzusetzen ist (Abb. 8). Die Empfindlichkeit der Seitenlinien für schwächste Strömungen aber ist eine experimentell gut gesicherte Tatsache. An

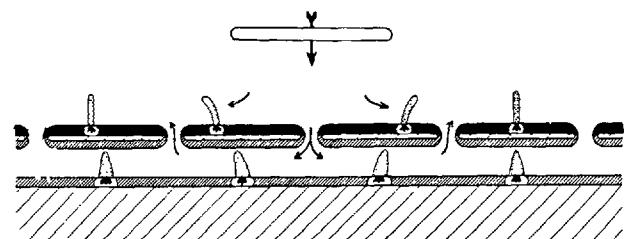


Abb. 8. Bewegung der Cupulae bei der Annäherung eines Gegenstandes, zum Beispiel eines flachen Scheibchens, infolge der vorwärtsgestauten Wasserteilchen. Dicker Pfeil: Bewegungsrichtung des Scheibchens; dünne Pfeile: Strömungsrichtung der Wasser- bzw. Lymphteilchen (im Seitenkanal befindet sich eine wässrige Lympflüssigkeit). (Vgl. Abb. 5.)

den freien Sinneshügeln kann man die Abbiegung der Cupulae bei Bewegung grösserer Objekte unter dem Binokular am lebenden Fisch unmittelbar beobachten. Ähnlich werden auch die Cupulae der Kanalorgane durch lokalen Strömungsdruck (und somit lokale Bewegung des Kanalinhalt) bewegt. Nur ist die Exkursion bei ihnen geringer (Abb. 8). Während bewegte Gegenstände den *biologisch* adäquaten Reiz für die Seitenorgane bilden, kann man die unmittelbar wirk-

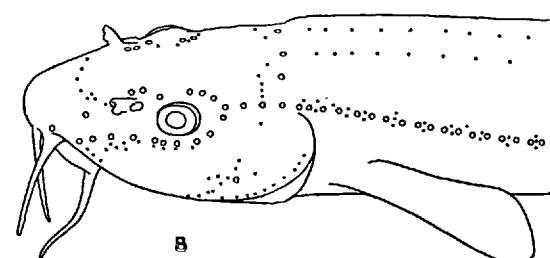
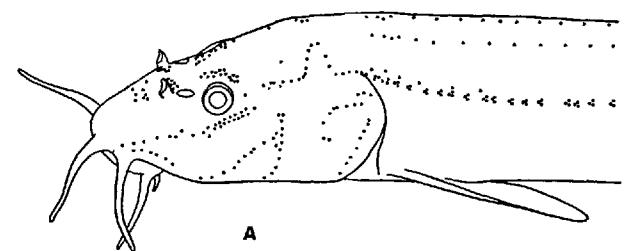


Abb. 9. Seitenlinienorgane bei zwei nahe verwandten Fischen (Cobitidae): A Schlammpfeifzger; B Bartgrundel. Freier Sinneshügel; o Kanalpore. Seitenkanäle nur bei der Bartgrundel vorhanden.

samen Flüssigkeitsbewegungen als «*physikalisch* adäquat» bezeichnen¹.

¹ S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 20, 162 (1934). – v. HOLST schlägt (anlässlich der Utriculusfunktion) die entsprechenden Ausdrücke «organadäquat» und «rezeptoradäquat» vor (Z. vgl. Physiol. 32, 60 [1950]). Da der Unterschied zwischen Organ und Rezeptor aber nicht sehr augenfällig ist, möchten wir unseren Bezeichnungen «biologisch» bzw. «physikalisch» adäquat den Vorzug geben.

² K. v. FRISCH und H. STETTER, Z. vgl. Physiol. 17, 686 (1932).
³ R. J. PUMPHREY, Symposia Soc. Exper. Biol. Cambridge 4, 3 (1950).

⁴ K. v. FRISCH und S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 22, 641 (1935).
⁵ S. DIJKGRAAF, Exper. 3, 206 (1947).

Der Bau der Seitenorgane zeigt bei den einzelnen Fischen sehr interessante Anpassungen, auf die wir an dieser Stelle leider nicht eingehen können. Ausnahmsweise sei nur die Frage erörtert, wie es kommt, dass manche Fische zeitlebens bloss freie Sinneshügel besitzen, während andere Kanäle bilden. Was ist die Ursache der Kanalbildung? Ein Hinweis ergibt sich aus der Lebensweise. Es zeigt sich nämlich, dass die kanalbildenden Fische durchweg anhaltende Schwimmer sind. Es leuchtet nun ein, dass die frei stehenden Cupulae der oberflächlichen Sinneshügel vom lebhaft vorbeistreichenden Wasser während des Schwimmens so stark abgebogen werden, dass sie nicht mehr ausreichend zu normaler Reizaufnahme imstande sind. Die Kanalorgane sind diesen Strömungen weitgehend entzogen und bilden daher einen gewissen Ersatz. Dass es sich aber eben nur um einen «Ersatz» zu handeln scheint, geht aus der zweifellos sekundären Rückbildung der Kanäle bei all jenen Knochenfischen hervor, welche als Bodenformen oder aus anderen Gründen ausgesprochen intermittierend schwimmen und zwischendurch häufig am Ort verweilen. Die meisten von ihnen haben einen unvollständigen Rumpfkanal (die Reduktion beginnt stets beim Schwanz und schreitet kranialwärts fort) bzw. nur mehr Kanäle am Kopf, wie zum Beispiel der Hecht; andere haben überhaupt keine Kanäle mehr¹.

Es gibt zwar einige Ausnahmen, aber gerade diese bestätigen den Zusammenhang auf das schönste. So hat der Schlammpeitzger (*Misgurnus fossilis*), eine typische Bodenform und intermittierender Schwimmer, erwartungsgemäß nur freie Sinneshügel; die nahe verwandte Bartgrundel (*Nemachilus barbatulus*) hingegen, ebenfalls eine Bodenform, besitzt ein wohl ausgebildetes Kanalsystem (Abb. 9). Während der Schlammpeitzger stehende Gewässer bevorzugt, findet sich die Bartgrundel gerade umgekehrt in Bächen und Flüssen. In diesem Fall scheinen also die äusseren, «aktiven» Strömungen die Reduktion der Kanäle verhindert zu haben. Ähnliches gilt für bodenbewohnende Brandungsformen (Blenniiden). Bei der Karausche (*Carassius carassius*) scheint sich die Beziehung sogar innerhalb einer Art auszuwirken, denn v. SIEBOLD schreibt: «Es scheint, als ob die mangelhafte Entwicklung und das fast gänzliche Verschwinden der Seitenlinien² am häufigsten bei denjenigen Varietäten der Karausche wahrgenommen werden können, welche in kleinen Tümpeln und sumpfigen Gewässern zur Entwicklung kommen»³. Ähnliches dürfte für die Elritze zutreffen, bei der man ebenfalls eine beträchtliche Variation in der Ausbildung des Rumpfkanals beobachten kann.

¹ Das gleiche gilt von sämtlichen Amphibien – ebenfalls träge Schwimmer –, solange sie überhaupt Seitenorgane haben.

² Gemünt ist nur der sichtbare Teil, das heisst der Rumpfkanal; freie Sinneshügel erstrecken sich natürlich immer bis zur Schwanzflosse.

³ C. TH. E. V. SIEBOLD, *Die Süßwasserfische von Mitteleuropa* (Leipzig, 1863).

5. Elektrophysiologische Versuche zur Seitenorganfunktion

Wir kommen nun zu den Ergebnissen der elektrophysiologischen Methode. Die Seitenorgane der Rumpflinie mit ihrem langen, leicht erreichbaren Nerven laden zu Aktionsstromversuchen geradezu ein (Abb. 10). Derartige Versuche haben zunächst die grosse Empfindlichkeit der Seitenlinie für mechanische Reize bestätigt. Wie zu erwarten, erweisen sich insbesondere schwächste lokale Wasserbewegungen als überaus wirksamer Reiz¹. Aber auch zahlreiche andere Reize, wie Schritte auf dem Fussboden, Berührung der Gegend der Seitenlinie, Biegung des Fischrumpfes, auch ausserhalb des Wassers, sowie niederfrequente Vibratoren rufen Aktionsströme hervor. Diese letzteren Reize wären nach unserer eingangs gestellten Definition zwar physiologisch adäquat; sie sind jedoch zum Teil nachweislich, zum Teil aller Wahrscheinlichkeit nach *biologisch inadäquat*². Die einzelnen Sinneshügel sprechen eben auf *jede* Wasserbewegung an, sofern sie nur überschwellig ist, ganz gleichgültig, durch welche äussere Ursache sie hervorgerufen wurde. Erst im Zentrum (Gehirn) wird darüber entschieden, inwiefern die einlaufenden Meldungen verwertbar sind, das heisst, der biologisch adäquaten Reizung entsprechen.

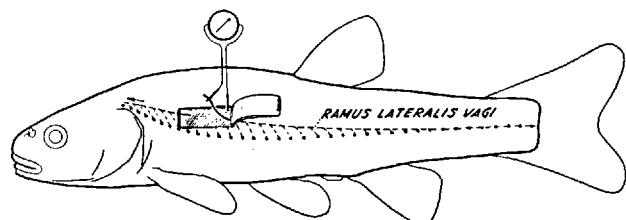


Abb. 10. Ableitung von Aktionsströmen vom Nerven der Rumpfseitenlinie.

Die elektrophysiologischen Versuche haben nun noch zwei sehr interessante Tatsachen ans Licht gebracht. Erstens zeigte sich, dass von den Sinneshügeln auch ohne jede beabsichtigte äussere Reizung ein unablässiger Strom von Impulsen zum Gehirn läuft. HOAGLAND, der Entdecker dieses Phänomens, sprach von *spontaner Aktivität* der Sinneshügel³. Es ist auch gelungen, diese Aktivität bei Ableitung von der einzelnen, isolierten Nervenfaser zu beobachten⁴. Wie die Impulse entstehen, ist noch unbekannt, und auch ihre physiologische Bedeutung ist noch keineswegs klar. Man wäre geneigt, an einen tonischen Einfluss zu denken. Von einem tonischen Einfluss auf die *Muskulatur* ist jedoch im Verhaltensversuch, auch bei einseitiger Ausschaltung

¹ Auch in unveröffentlichten Versuchen an der Elritze (*Phoxinus laevis*), gemeinsam mit Dr. A. J. H. VENDRIK.

² Auch Temperaturreize sind für die Seitenorgane – wenigstens der Knochenfische – nachweislich biologisch inadäquat. Vgl. S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 27, 587 (1940); 30, 252 (1943).

³ H. HOAGLAND, J. Gen. Physiol. 16, 695 (1933).

⁴ A. SAND, Proc. Roy. Soc. London [B] 123, 472 (1937). – Y. KATSUKI, S. YOSHINO und J. CHEN, Jap. J. Physiol. 1, 87 (1950).

tung des gesamten Seitenorgansystems, nichts zu bemerken. Es müsste sich also um einen rein intrazentralen «Tonus» handeln¹.

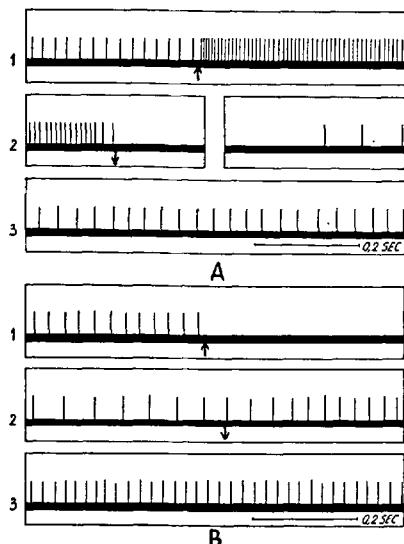


Abb. 11. Spontane Aktivität der Seitenkanalorgane beim Nagelrochen (*Raja clavata*) und reizbedingte Änderung der Impulsfrequenz in einer Einzelfaser. *A*: Durchströmung kopftwärts. 1: Frequenzzunahme bei Beginn der Durchströmung (↑). 2: Umgekehrte Nachwirkung (Impulshemmung) bei Beendigung der Durchströmung (↓); erst nach einer Pause von 28 s (Unterbrechung) setzt das spontane Feuern wieder ein. 3: Spontane Impulsfrequenz, 60 s später: allmähliche Rückkehr zum Normalwert. – *B*: Durchströmung schwanzwärts. 1: Vollständige Hemmung der spontanen Entladungen bei Beginn der Durchströmung (↑). 2: Verlangsame Frequenz der inzwischen wieder erschienenen spontanen Impulse; Beschleunigung nach Beendigung der Durchströmung (↓). 3: Umgekehrte Nachwirkung, 10 s später; übernormale Frequenz. Im Anschluss an SAND.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die spontan aktiven Sinneszellen die gleichen sind, welche auch auf äußere Reizung ansprechen. HOAGLAND glaubte diese Frage verneinen zu müssen², aber spätere Untersucher haben gezeigt, dass wenigstens in manchen Fällen tatsächlich dieselben Zellen oder Sinneshügel spontan aktiv sind und äußere Reize beantworten³. Und damit kommen wir zum zweiten wichtigen Phänomen: es ergab sich, dass in diesen Fällen Abbiegung der Cupula (im Seitenkanal) nach der einen Richtung eine Zunahme der spontanen Impulsfrequenz hervorrief, nach der anderen Seite dagegen eine Abnahme bis zur völligen Unterdrückung der Impulse (Abb. 11). In diesen Versuchen wurde durch ein isoliertes Stück Seitenkanal eines Ro-

¹ In diesem Sinne sprechen vielleicht gewisse Schockerscheinungen nach vollständiger operativer Ausschaltung des Seitenorgansystems (S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 20, 163 [1934]). Waren zuvor schon beide Labyrinth entfernt, so trat häufig schockartig der Tod ein (S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 34, 104 [1952]).

² H. HOAGLAND, J. Gen. Physiol. 17, 77 (1933).

³ A. SAND, Proc. Roy. Soc. London [B] 123, 472 (1937). – Bei unveröffentlichten Versuchen von Herrn P. F. ELBERS in unserem Institut erwies sich *Xenopus laevis* als ein überaus günstiges Objekt für elektrophysiologische Untersuchungen am Seitenorgansystem. Jede Reihe von Sinneshügeln wird von einer oder zwei Nervenfasern innerviert. Reizung der Sinneshügel bewirkt prompt Vergrößerung der spontanen Impulsfrequenz, so dass auch hier die spontan tätigen Elemente gleichzeitig der Reizaufnahme dienen.

chen unter geringem Druck ein Strömchen physiologischer Salzlösung geleitet. Da der Kanal an dieser Stelle keine Öffnungen nach aussen besass, musste die Lösung die Cupulæ im ganzen Kanalstück zur Seite drängen, um vorbeikriechen zu können. Man hat dadurch ein Mittel in der Hand, um die Sinneshaare dauernd nach einer Seite (und bei Stromumkehr nach der anderen) abzubiegen – übrigens eine unnatürliche Art der Reizung, denn normalerweise findet eine derartige Durchströmung niemals statt. Die Flüssigkeitsbewegungen im Kanal sind immer nur örtlich und von kurzer Dauer; sie entstehen normalerweise in diesem Fall durch lokale Deformation der elastischen Kanalwand.

Auffallend war noch, dass die spontane Aktivität nach dem Abstoppen der Durchströmung nicht gleich auf den Normalwert zurückging. Einer Periode der Frequenzbeschleunigung folgte zunächst eine «stille» Periode (Abb. 11), und umgekehrt einer Periode der Frequenzhemmung eine solche übernormaler Aktivität. Besonders der erste Effekt war deutlich ausgeprägt¹. Diese Erscheinungen werfen einiges Licht auf den Zusammenhang zwischen spontaner und reizbedingter Impulserzeugung.

6. Die Physiologie der Bogengänge

Wenden wir uns nun den Sinnesendstellen des Labyrinthes zu, so stimmen die Bogengänge in ihrem Habitus weitgehend mit Seitenorganen überein. Wirklich verschieden ist nur der biologisch adäquate Reiz, der in diesem Fall bekanntlich von Kopfdrehungen gebildet wird. Physikalisch adäquat ist, wie bei den Seitenorganen, die Abbiegung der Cupula infolge aufprallender Flüssigkeitsteilchen. Messungen von DE VRIES haben ergeben, dass die Cupula der Ampullen wesentlich weniger steif ist als die Cupula der Kanalorgane (etwa 70mal)². Das kommt auch darin zum Ausdruck, dass die Bogengangscupula relativ lange Zeit benötigt (viele Sekunden), um vermöge ihrer Elastizität nach kräftiger Abbiegung wieder in die Normalstellung zurückzukehren. Natürlich spielt auch der Widerstand der Endolymphe dabei eine Rolle. Physikalisch bilden Cupula und Endolymphe zusammen gleichsam ein stark gedämpftes Torsionspendel³.

Elektrophysiologische Messungen von LÖWENSTEIN und SAND am Rochenlabyrinth haben ergeben, dass auch hier vom Sinnesepithel ein ständiger spontaner Impulstrom zum Gehirn läuft, dessen Frequenz bei Abbiegung der Cupula nach der einen Seite ansteigt, nach der anderen dagegen absinkt (Abb. 12). Alle Sinneszellen einer Ampulle reagieren dabei gleichsinnig. Und zwar korrespondiert Frequenzzunahme in der

¹ Auch bei *Xenopus laevis* wird die reizbedingte Frequenzsteigerung unmittelbar von einer kurzdauernden Frequenzsenkung gefolgt.

² H. DE VRIES, Acta Oto-Lar. 38, 262 (1950).

³ W. STEINHAUSEN, Pflügers Arch. 229, 439 (1931); Z. Hals-, Nasen- und Ohrenheilk. 34, 201 (1933) in Arch. Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilk.

horizontalen Ampulle mit ampullopetaler Strömung, in den beiden vertikalen Ampullen dagegen mit ampullofugaler Strömung¹.

LÖWENSTEIN hat weiter den wichtigen Nachweis geführt, dass der spontane Impulsstrom des horizontalen Bogenganges in einem tonischen Einfluss auf die Augenmuskeln zum Ausdruck kommt. Durchschneidet man den Ramus ampullaris beim Hecht einseitig, so ergibt sich eine asymmetrische Augenhaltung². Normalerweise werden sich die entgegengesetzt gerichteten tonischen Einflüsse der rechten und linken horizontalen Ampulle zentral im Gleichgewicht halten.

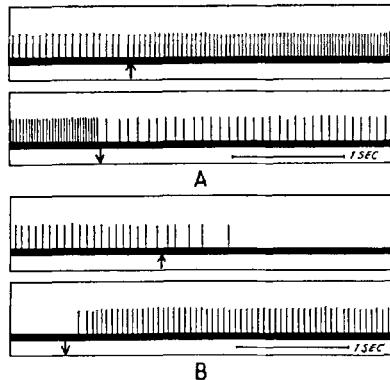


Abb. 12. Spontane Aktivität der Crista des linken horizontalen Bogenganges vom Nagelrochen (*Raja clavata*) und reizbedingte Änderung der Impulsfrequenz in einer Einzelfaser. Der untere Streifen jedes Paares bildet die Fortsetzung des oberen. – A: Frequenzzunahme bei Erzeugung einer ampullo-petalen Endolymphströmung durch beschleunigte Drehung nach links (Beschleunigung $15^{\circ}/s^2$). Die Pfeile deuten Beginn (↑) und Ende (↓) der Drehung an. – B: Frequenzhemmung bei Drehung nach rechts (Beschleunigung $20^{\circ}/s^2$). Im Anschluss an LÖWENSTEIN und SAND.

Die horizontalen Bogengänge sprechen nur auf Drehung um die Vertikalachse an, die vertikalen dagegen auf Drehung um alle drei Hauptachsen, wobei dann jedesmal zwei Paare synergistisch arbeiten.

7. Die Funktionen der Otolithenorgane nach Verhaltensversuchen an Knochenfischen

Wir kommen nun zu den Otolithenorganen: Utriculus, Sacculus und Lagena (Abb. 6). Diese unterscheiden sich von den bisher besprochenen Sinnesendstellen prinzipiell durch den Besitz von spezifisch schweren Einlagerungen in der die Sinneshaare umgebenden Gallertrmasse. Nach Analogie mit den Seitenorganen und Bogengangampullen darf man erwarten, dass auch hier die Sinneszellen durch Abbiegen ihrer Haare gereizt werden, also durch Verschiebung des Otolithen und seiner Gallertrmasse auf dem Sinnesepithel. Während aber die Bewegung der Cupula bei den bisherigen Sinnesendstellen nur durch Wasser- oder Endolymphströmung, also durch aufsprallende Flüssigkeitsteilchen,

bewirkt wurde, ergibt sich hier eine neue Möglichkeit des Bewegungsantriebs infolge der Schwere des Otolithen. Diese wirkt sich in zweierlei Weise aus. Erstens drückt der Otolith immer senkrecht abwärts und ermöglicht dadurch Perzeption der Lage in bezug auf die Erdschwere (*statische Funktion*). Zweitens wird der Otolith auch bei jeder beschleunigten, verlangsamten oder rotierenden Bewegung des Fisches infolge seiner größeren Dichte gegenüber der Macula zurückbleiben, vorrücken oder anderweitig sich verschieben. Aus diesem Grunde ermöglichen alle Otolithenorgane im Prinzip ausserdem die Wahrnehmung von Bewegungen (*dynamische Funktionen*), aber auch von Schallschwingungen, die ja eine periodische Geschwindigkeitsänderung wechselnden Vorzeichens bedingen (*akustische Funktion*).

Es fragt sich nun, inwiefern jedes der drei Otolithenorgane *de facto* an der Perzeption dieser verschiedenen Reize beteiligt ist, wobei wir die statisch-dynamischen Funktionen getrennt von der akustischen betrachten wollen.

A. Der Sitz der statisch-dynamischen Funktionen

a) *Utriculus*. Für den Utriculus ist der biologisch adäquate Reiz in erster Linie die Richtung der Schwerkraft, nach der sich der Fisch orientieren kann. Jede Abweichung von der Normallage, etwa eine seitliche Neigung, wird zu einer Schiefstellung der Sinnesfläche führen und somit zu einem seitlichen Zug des Otolithen¹. Dass tatsächlich nicht Druck oder Zug des Otolithen senkrecht zur Unterlage, sondern diese ihr parallel gerichtete sogenannte «Scherung» den wirk samen (physikalisch adäquaten) Reiz für die Utriculusmacula bildet, hat v. HOLST durch elegante Versuche zeigen können². Er benützte dazu den «Lichtrücken-reflex», das heisst die Neigung der Fische, sich ausser nach der Schwerkraft auch nach dem Lichteinfall zu orientieren, der in der Natur ja immer von oben kommt. Belichtet man den Fisch in der Dunkelkammer von der Seite, dann zeigt seine Schieflage zum Licht die Resultante aus Schwerkrafts- und Lichteinfluss an. Je stärker das Licht, desto schiefer legt sich der Fisch; wenn man umgekehrt die Schwerkraft vergrössern würde, müsste er sich steiler stellen. Durch Zentrifugieren der gesamten Versuchsanordnung konnte das potentielle «Gewicht» des Otolithen bis auf das Dreifache gesteigert werden, während gleichzeitig die Schieflage des Fisches fortlaufend beobachtet wurde. Dabei zeigte sich, dass (bei gleichbleibendem Lichteinfluss) der

¹ Wir vermeiden mit Absicht die Bezeichnung «Statolith», weil diese eine *rein statische* Funktion voraussetzt, und verwenden lieber den neutralen Ausdruck Otolith (= Ohrstein; vgl. K. v. FRISCH und H. STETTER, Z. vgl. Physiol. 17, 686 [1932]).

² E. v. HOLST, Z. vgl. Physiol. 32, 60 (1950). – Versuche mit künstlicher Reizung des Utriculus beim Hecht (*Esox lucius*) durch Verschiebung des Otolithen mit einem Reizhaar hatten schon früher zu einem ähnlichen Ergebnis geführt (H. ULRICH, Pflügers Arch. 235, 545 [1934]).

¹ O. LÖWENSTEIN und A. SAND, J. Exper. Biol. 13, 416 (1936); Proc. Roy. Soc. London [B] 129, 256 (1940); J. Physiol. 99, 89 (1940).

² O. LÖWENSTEIN, J. Exper. Biol. 14, 473 (1937).

Fisch sich immer so einstellte, dass die Scherungskomponente des Otolithengewichtes gleich gross blieb (Abb. 13). Der Druck senkrecht zur Unterlage war offenbar ohne Bedeutung, denn auf ihn wälzte der Fisch die Gewichtszunahme zur Gänze ab. – Es ergab sich weiter noch, dass auf die hier betrachtete Einstellung um die Längsachse eine Scherung des Otolithen in Richtung dieser Achse, zum Beispiel von vorn nach hinten, keinen Einfluss ausübt. Eine solche Scherung löste bloss Drehtendenz um die Querachse aus.

Vom Utriculus geht weiter ein tonischer Einfluss auf die Körper- und Flossenmuskulatur aus. Das zeigt sich bekanntlich bei einseitiger Entstötung: es resultiert dann eine Drehtendenz nach der operierten Seite. Da diese Drehtendenz auch in der Normallage vorhanden ist, kann sie nicht durch den Otolithenreiz des Utriculus verursacht sein. Denn dieser Otolith übt ja in Normallage auf dem horizontalen Epithel keine Scherungswirkung aus. Der tonische Einfluss muss also vom Sinnesepithel selbst ausgehen, wie wir das ähnlich schon beim Bogengang kennenlernten. Wiederum sind die tonischen Einflüsse von rechts und links in ihrer Wirkung entgegengesetzt gerichtet und heben sich normalerweise auf. Die Versuche von v. HOLST haben nun ergeben, dass bei Neigung des Fisches um die Längsachse die Scherung der Otolithen in *beiden* Utriculi eine *gleichsinnige* Drehtendenz auslöst, und zwar derart, dass der Otolithenreiz im unteren Utriculus den tonischen Einfluss verstärkt, während er im oberen Utriculus der tonischen Drehtendenz entgegenwirkt (Abb. 14). Wir werden darauf bei Besprechung der elektrophysiologischen Ergebnisse noch zurückkommen.

keine Gleichgewichtsstörungen hervorruft¹. Bei einem anderen Ostariophyten (dem «Schwarzen Tetra», *Gymnophorus ternetzii*) haben jedoch v. HOLST und SCHOEN neuerdings mit empfindlichen quantitativen Methoden eine gewisse statische Bedeutung der Lagena feststellen können². Es scheinen von jeder Lagena durch Scherung ihres Otolithen nahe der Normallage Impulse auszugehen, welche den tonischen Einfluss des gleichseitigen Utriculus im Zentralnervensystem verstärken. Andererseits aber ermöglicht die Lagena an sich keine bestimmte Lageorientierung; sie ist also kein Gleichgewichtsorgan im üblichen Sinne.

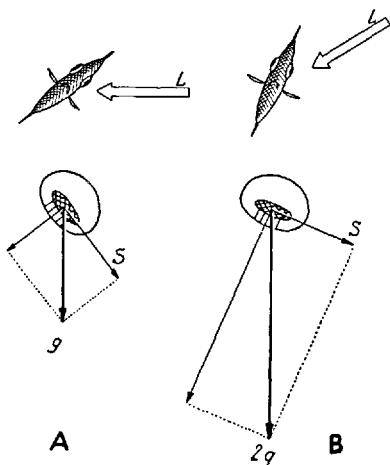


Abb. 13: A: Schieflage eines Fisches bei Seitenbeleuchtung (Fisch in Vorderansicht). Darunter schematisch der Utriculus mit dem Otolithen auf dem Sinnesepithel. Die senkrecht abwärts wirkende Schwerkraft g ist in ihre Komponenten zerlegt, darunter die parallel der Sinnesfläche wirkende Scherungskraft S . – B: Schieflage des selben Fisches bei Vergrösserung des Otolithengewichtes² auf das Doppelte (Zentrifugierversuch), jedoch gleichbleibendem Lichteinfluss. Der Fisch stellt sich genau um soviel steiler, dass die Scherungskraft im Utriculus (S) konstant bleibt. Im Anschluss an v. HOLST.

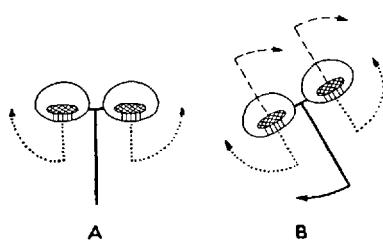


Abb. 14: A: Utriculi eines Fisches in Normalstellung. Jede Macula bewirkt eine tonische Drehendenz, entsprechend den punktierten Pfeilen. Die Tendenzen heben sich in ihrer Wirkung auf und sind lageunabhängig. – B: Bei seitlicher Neigung tritt infolge der Otolithenscherung in beiden Utriculi eine gleichsinnige Drehendenz hinzu (gestrichelte Pfeile). Sie verstärkt im unteren bzw. schwächt im oberen Utriculus die tonische Drehendenz. Solange beide Maculae intakt sind, ist die resultierende Drehendenz (ausgezogener Pfeil) rein otolithenreizbedingt. Im Anschluss an v. HOLST.

b) *Sacculus und Lagena*. Im Gegensatz zum Utriculus haben Sacculus und Lagena bei Knochenfischen keine (oder höchstens eine ganz untergeordnete) Bedeutung als Schwererezeptoren. Für die Elritze als Vertreter der Ostariophyten (Fische mit Weberschem Apparat) haben v. FRISCH und LÖWENSTEIN gezeigt, dass Entfernung der gesamten Pars inferior an sich

Unter den Nicht-Ostariophyten haben wir bei der Meergrundel (*Gobius niger*) nach Entfernung der gesamten Pars inferior an einer oder an beiden Seiten ebenfalls keine eindeutigen Gleichgewichtsstörungen beobachten können³.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die *statischen* Funktionen bei den Knochenfischen nahezu ausschliesslich im Utriculus konzentriert sind. – Über dynamische Funktionen der Otolithenorgane ist aus Verhaltensversuchen bisher nichts Positives bekanntgeworden, obwohl zum Beispiel eine beschleunigte Vorwärtsbewegung des Fisches im Utriculus eine Otolithenscherung nach rückwärts hervorrufen müsste, ganz wie bei Hebung der Schnauze⁴.

¹ K. v. FRISCH und H. STETTER, Z. vgl. Physiol. 17, 686 (1932). – O. LÖWENSTEIN, Z. vgl. Physiol. 17, 806 (1932).

² L. SCHOEN und E. v. HOLST, Z. vgl. Physiol. 32, 552 (1950).

³ S. DIJKGRAAF, Physiol. Comp. Oecol. 2, 81 (1950).

⁴ Nach Mitteilung von Prof. v. HOLST reagieren Fische bei beschleunigter passiver Vertragung in Richtung ihrer Längsachse tatsächlich dementsprechend, im vorliegenden Falle also durch Senkung ihres Kopfes (unveröffentlichte Versuche aus dem Wilhelmshavener Institut für Meeresbiologie).

B. Der Sitz der akustischen Funktion

a) *Utriculus*. Was nun die akustische Funktion angeht, zunächst wieder des Utriculus, so scheint hier ein gewisser Gegensatz zwischen den Ostariophysen und den übrigen Knochenfischen zu bestehen. Wenigstens fanden v. FRISCH und STETTER bei der Elritze keine Andeutung einer Beteiligung der Pars superior an der Schallwahrnehmung. Unter den Nicht-Ostariophysen fand jedoch DIESSELHORST beim Aal (*Anguilla vulgaris*) nach ihrer Entfernung wohl Ausfallserscheinungen, und auch bei der Meergrundel fanden wir eine Andeutung in diesem Sinne¹. Die anatomischen Verhältnisse bei den Heringsfischen (*Clupeidae*) weisen daraufhin, dass diese Tiere zumindest auch mit dem Utriculus hören. Es finden sich Gasblasen mit verknöcherten Wand am Labyrinth, von wo Schallwellen über eine Art von Trommelfell und Perilympe an die Utriculussmacula herangeführt werden; eine perilymphatische Ausweichbahn führt zum Seitenkanal².

b) *Sacculus* und *Lagena*. Diese Otolithenorgane sind bei den ausgezeichnet hörenden Ostariophysen zweifellos Schallrezeptoren. Es werden Töne bis zu mehreren Tausend Hz wahrgenommen; die Hörschärfe entspricht etwa der des Menschen. Eine Elritze ist nach Entfernung der Pars inferior völlig taub; nur tiefe und laute Töne werden noch durch den Hauptsinn perzipiert. v. FRISCH hat den wichtigen Nachweis geführt, dass sowohl Sacculus als Lagena an der Schallwahrnehmung beteiligt sind³. Die Erregung des Sacculus erfolgt nahezu ausschließlich von der Schwimmblase her, auf dem Wege über die Weberschen Knöchelchen. Es sei jedoch darauf hingewiesen, dass auch geringe Schwankungen des hydrostatischen Druckes auf dem gleichen Weg wahrgenommen werden⁴. Nach Ausschaltung des Weberschen Apparates ist die Hörschärfe verringert, gleichzeitig aber die Empfindlichkeit für Schwankungen des hydrostatischen Druckes praktisch vernichtet.

Unter den Nicht-Ostariophysen gibt es nur ausnahmsweise ähnlich gut hörende Familien (Mormyriden; Labyrinthfische). In diesen Fällen finden sich gasgefüllte Räume in direktem Kontakt mit der Sacculuswand. Füllung dieser Räume mit Wasser setzt die Hörschärfe sowie die obere Hörgrenze herab. Bei den übrigen Nicht-Ostariophysen ist das Hörvermögen von Natur aus beschränkter. Die obere Hörgrenze liegt meist unterhalb 1000 Hz, und auch die Hörschärfe ist geringer. Isolierte Ausschaltung der gesamten Pars inferior ergab beim Aal und bei der Meergrundel übereinstimmend Herabsetzung der oberen Hörgrenze von

rund 600 auf 400 Hz, bei verminderter Hörschärfe für den restlichen Tonbereich¹.

Zusammenfassend ergibt sich, dass die Schallwahrnehmung bei Knochenfischen hauptsächlich in Sacculus und Lagena konzentriert ist, dass aber auch der Utriculus daran beteiligt zu sein scheint, mit Ausnahme allerdings der Ostariophysen.

8. Elektrophysiologische Untersuchungen an den Otolithenorganen des Rochenlabyrinths

Mit grösstem Erfolg ist die Aktionsstrommethode in den letzten Jahren von LOWENSTEIN und ROBERTS beim Studium der Otolithenorgane des Rochenlabyrinths (*Raja clavata*) angewendet worden². Die Ergebnisse sind zum Teil sehr überraschend, besonders im Hinblick auf die erwähnten Leistungen des Knochenfischlabyrinths. Es zeigte sich nämlich, kurz zusammengefasst, dass hier sowohl Utriculus als Sacculus je mit einem Teil ihrer Macula Lagereize, mit dem restlichen Teil Schwingungen perzipieren, während die Lagena ausschließlich auf Lagereize anspricht. Sämtliche Ergebnisse sind in Abbildung 15 noch einmal in übersichtlicher Form zusammengestellt. Der Gegensatz Knochenfische – Knorpelfische ist, wie man sieht, beim Utriculus am geringsten, beim Sacculus etwas grösser, bei der Lagena jedoch maximal.

OTOLITHENORGAN	FISCHGRUPPE BZW. -ART	STAT-DYN. FUNKTION	AKUST. FUNKTION	
<i>UTRICULUS</i>	OSTARIOPHYSEN ANDERE KNOCHENFISCHE KNORPELFISCHE	ELRITZE MEERGRUNDDEL AAL HERINGSFISCHE (NACH ANATOM. BAU) NAGELROCHE (AKTIONSSTRÖME)	+	-
			+	?
			+	+
			+	+ ¹)
			+	+ ¹)
<i>SACCULUS</i>	OSTARIOPHYSEN ANDERE KNOCHENFISCHE KNORPELFISCHE	ELRITZE MEERGRUNDDEL AAL LABYRINTHFISCHE (MACULA BAU) MORMYRIDEN (NACH ANATOM. BAU) NAGELROCHE (AKTIONSSTRÖME)	-	+
			-	+
			-	+ ²)
			-	+
			+ ¹)	+
<i>LAGENA</i>	OSTARIOPHYSEN ANDERE KNOCHENFISCHE KNORPELFISCHE	ELRITZE SCHWARZER TETRA ² MEERGRUNDDEL AAL NAGELROCHE (AKTIONSSTRÖME)	-	+
			-	+ ²)
			-	+ ²)
			+	-
			+	-

1) TEIL DER MACULA

2) SACCULUS + LAGENA

Abb. 15. Verteilung der statisch-dynamischen und akustischen Funktionen auf die Otolithenorgane im Fischlabyrinth. Die Ergebnisse beziehen sich auf Verhaltensversuche, sofern nicht anders angegeben.

Bezüglich der Lagerezeption, zunächst des Utriculus, ergab sich wiederum das schon von den Seitenorganen und dem horizontalen Bogengang her bekannte Ver-

¹ G. DIESSELHORST, Z. vgl. Physiol. 25, 748 (1938). – S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 34, 104 (1952).

² TH. A. WOHLFAHRT, Z. Morph. Oekol. Tiere 31, 371 (1936).

³ K. V. FRISCH, Z. vgl. Physiol. 25, 703 (1938).

⁴ S. DIJKGRAAF, Z. vgl. Physiol. 28, 389 (1941). – F. P. MOEHRES, Z. vgl. Physiol. 28, 1 (1941).

S. DIJKGRAAF, Physiol. Comp. Oecol. 2, 81 (1950); Z. vgl. Physiol. 34, 104 (1952).

O. LOWENSTEIN und T. D. M. ROBERTS, J. Physiol. 110, 392 (1950); 114, 471 (1951).

halten: nämlich spontane Aktivität, welche bei Reizung je nach der Richtung der Otolithenscherung zu bzw. abnimmt (Abb. 16). Merkwürdigerweise wird die Impulsfrequenz bei Senkung des Labyrinthes *geringer*, während man nach dem Verhaltensversuch gerade eine Beschleunigung erwarten sollte (vgl. S. 212). Auch ist es auffallend, dass das gleiche Präparat nicht nur ansprach bei Rollung um die Längsachse, sondern auch bei Kippung um die Querachse, obwohl in v. HOLSTs Versuchen Scherung des Otolithen von vorn nach hinten auf die Einstellung um die Längsachse ohne Einfluss blieb. Diese Gegensätze bedürfen also noch der Aufklärung. Im grossen ganzen aber stimmen die Befunde mit der oben geschilderten Auffassung über die Arbeitsweise des Utriculus bestens überein.

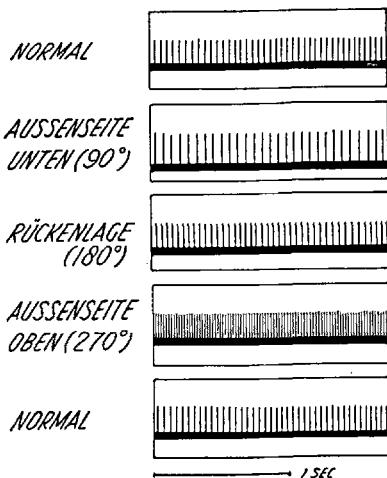


Abb. 16. Spontane Aktivität des Utriculus beim Nagelrochen (*Raja clavata*) und reizbedingte Änderung der Impulsfrequenz in einer Einzelfaser bei langsamer Drehung um die Längsachse, Aussenseite nach unten herum. Von oben nach unten: Zunächst Frequenzabnahme (Minimum bei Drehung um 90°); danach Rückkehr zur normalen Frequenz und bei Weiterdrehung Frequenzzunahme (Maximum bei Drehung um 270°). Im Anschluss an LOWENSTEIN und ROBERTS.

Die Lagerezeptoren des Sacculus befinden sich hauptsächlich im hinteren Drittel der Macula; sie reagieren ähnlich wie jene des Utriculus. Bei der Lagena zeigten die Impulse aller Fasern ein ziemlich scharfes Maximum in oder nahe der Normallage, sodass LOWENSTEIN von einem «*into-level*»-Rezeptor spricht.

Vibratorische Reize bis zu einer Frequenz von 120 Hz wurden an drei Stellen beantwortet: 1. in einem nicht von der Otolithenmembran bedeckten Teil der Utriculusmacula, der sogenannten Lacinia; 2. im vorderen Teil der Sacculusmacula; und 3. in der Papilla neglecta, einer Endstelle, deren Funktion bisher überhaupt unbekannt war. Bei geringer Intensität der Schwingungen reagierten bloss eine Anzahl spontan feuernder Elemente, und zwar durch Zunahme der Entladungsfrequenz. Bei grösserer Intensität der Schwingungen kamen hingegen Fasern in Aktion, die vorher stumm, das

heisst nicht spontan aktiv gewesen waren, und außerdem trat eine ausgesprochene Synchronisierung der Impulse auf, entsprechend der Schwingungsfrequenz. Eine ähnliche Synchronisierung der Impulse lässt sich übrigens auch bei niederfrequenter Vibrationsreizung der Seitenorgane beobachten¹, obwohl es sich hier nachweislich um biologisch *inadäquate* Reize handelt. Es wäre daher wichtig, im Verhaltensversuch zu prüfen, inwiefern Vibratoren und Schall für die entsprechenden Labyrinthendstellen der Knorpelfische etwa biologisch adäquate Reize darstellen.

9. Schlussbetrachtungen

Rückblickend lassen sich über die acustico-lateralen Sinnesorgane folgende Feststellungen machen. Der anatomischen Uniformität (Bau des Sinnesepithels) entspricht eine gewisse physiologische Gleichförmigkeit. Das gilt aber nur bei Anwendung der elektrophysiologischen Untersuchungsmethode, und auch dabei nicht immer. Als gemeinsame Züge fallen auf: 1. spontane Aktivität des Sinnesepithels (regelmässiges Feuern in von aussen her ungereiztem Zustand); 2. Änderung der spontanen Impulsfrequenz als Antwort auf äussere Reizung; 3. Zunahme der Frequenz bei Biegung der Sinneshaare nach der einen Seite, Abnahme bei Biegung nach der anderen; und 4. Auftreten einer entgegengesetzten Frequenzänderung als Nachwirkung unmittelbar nach Aufhören der Reizung.

Als weiterer gemeinsamer Zug liesse sich der sogenannte *mikrophonische Effekt* hinzufügen. Diese zuerst von WEVER und BRAY bei Schallreizung an der Säugercochlea beobachtete Potentialschwankung folgt in ihrem Verlauf bekanntlich genau den mechanischen Schwingungen. Die Potentiale sind aber physiologisch an ihren Entstehungsort (das Sinnesepithel) gebunden und daher streng von den zum Gehirn ziehenden Nervenimpulsen (Aktionsströme) zu unterscheiden. In den letzten Jahren wurde festgestellt, dass der mikrophonische Effekt nicht nur an sämtlichen Otolithenorganen, sondern auch bei den Bogengangssämpullen und Seitenlinienorganen in Erscheinung tritt². An Kopfkanalorganen des Kaulbarsches (*Acerina cernua*) liess sich zeigen, dass jede Abbiegung der Cupula aus der Normalstellung – gleichgültig ob nach der einen oder nach der anderen Seite – stets dieselbe Potentialschwankung bewirkt (das heisst mit gleichem Vorzeichen)³. Sie ist um so grösser, je stärker die Cupula abgebogen wird. Die Spannungsänderung entsteht infolge der Bewegung des Sinneshaares, in der Sinneszelle selbst. Übrigens ist die Frage nach der physiologischen Bedeutung des mikrophonischen Effektes noch keineswegs geklärt.

¹ Neuerdings zum Beispiel E. E. SUCKLING und J. A. SUCKLING, J. Gen. Physiol. 34, 1 (1950).

² H. L. DE VRIES, Exper. 4, 205 (1948). – H. L. DE VRIES und J. D. J. W. BLEEKER, Acta Oto-Lar. 37, 298 (1949).

³ H. L. DE VRIES, R. JIELOF und A. SPOOR, J. Physiol. 116 (1952), im Druck.

Die Meinungen gehen weit auseinander. Nach der einen Auffassung sind die Potentiale ein wichtiges Glied in der Kette äusserer Reiz—Nervenaktionsstrom; nach der anderen sind sie ein belangloses Nebenphänomen. Für (aber auch gegen) beide Auffassungen lassen sich Argumente anführen; wir können darauf hier nicht eingehen.

Gegenüber der erwähnten physiologischen Gleichförmigkeit bei Anwendung der Aktionsstrommethode steht eine ausgesprochene Differenzierung, wenn man die Ergebnisse der Verhaltensversuche in Betracht zieht¹. Jeder der verschiedenen Sinnesapparate des acustico-lateralen Systems zeigt nun seine eigene, mehr oder weniger klar umrissene biologische Aufgabe: die Seitenorgane erweitern den Tastbereich, die Bogengänge registrieren aktive und passive Drehungen, der Utriculus unterstützt die Lageorientierung, und die Pars inferior dient der Schallwahrnehmung. Mag auch die funktionelle Trennung bei den Otolithenorganen, wenigstens beim heutigen Stande der Kenntnisse, nicht völlig scharf erscheinen, im grossen ganzen handelt es sich doch um deutlich verschiedene Aufgabenbereiche.

Es erhebt sich die Frage, wie diese Differenzierung zustande kommt. In manchen Fällen bedingen einfach äussere, *mechanische Hilfsapparate*, dass nur ganz bestimmte – eben die biologisch adäquaten – Reize eine Cupulabewegung hervorrufen können. Ein Beispiel bilden die Bogengänge. Es ist ja bekannt, dass nach künstlicher Aufhebung dieser Beschränkung die Cristae zum Beispiel auch auf Schall ansprechen; das Tier reagiert darauf wie bei Drehreizung. In anderen Fällen überwiegt *zentrale Selektion* im Gehirn, wie bei den Seitenorganen. Vielleicht gibt es daneben noch einen dritten Differenzierungsmechanismus, nämlich in den *Sinneszellen selbst*, eventuell in Zusammenarbeit mit den anschliessenden, wohl immer vorhandenen peripheren Ganglienzellen. Diese Folgerung müsste man ziehen, wenn sich die Differenzierung aus Aktionsstromversuchen ergibt, obwohl äussere mechanische Faktoren (Art der Reizzuleitung) als Ursache ausgeschlossen bzw. unzureichend sind. In LOWENSTEINS Versuchen am Rochenlabyrinth ist die verschiedene (statische bzw. vibratorische) Funktion der Otolithenorgane vom Sinnesnerven deutlich abzulesen, also zweifellos peripher bedingt; inwiefern mechanische Ursachen zur Erklärung ausreichen, ist aber unbekannt. Umgekehrt liegt der Fall bei der Frequenzempfindlichkeit. Knochenfische sind allgemein imstande, Tonhöhenunterschiede bis herab zu einem Ganzton und weniger wahrzunehmen². Nichts deutet daraufhin, dass hier irgend ein peripherer mechanischer Analysator im Spiele ist,

wie etwa bei der Säugercochlea¹. Dafür ist hier wieder unbekannt, inwiefern die verschiedenen Töne durch eigene Fasern dem Gehirn übermittelt werden². Sofern letzteres der Fall wäre, müsste ein peripherer physiologischer Analysator beteiligt sein, etwa in Form einer frequenzbedingt verschiedenen Empfindlichkeit der einzelnen Sinneszellen. Die Möglichkeit dazu ist zweifellos gegeben, und wäre es nur durch die der akustischen bzw. vibratorischen Reizung inhärente Reizwiederholung, welche zu (naturgemäß frequenzbedingten) *Summationserscheinungen in den Sinneszellen oder den anschliessenden peripheren Neuronen* führen könnte.

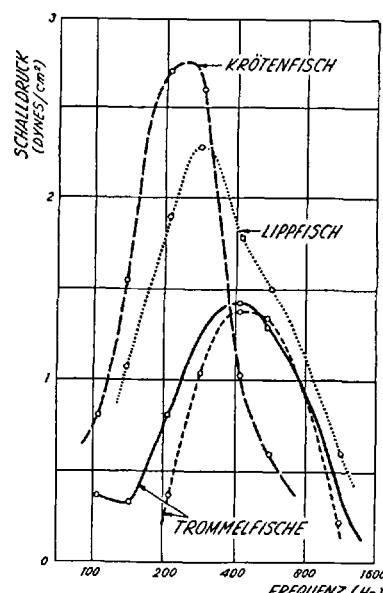


Abb. 17. Zusammensetzung der Lautäußerungen von 4 Meeresfischarten. Maximale Intensität bei Frequenzen zwischen 200 und 500 Hz. Lang gestrichelt: *Opsanus tau* (Batrachoididae); punktiert: *Orthopristis chrysopterus* (Labridae); ausgezogen: *Micropogon undulatus* (Sciaenidae); kurz gestrichelt: *Leiostomus xanthurus* (Sciaenidae). (Für die Kurve des Krötenfisches gilt der hundertfache Schalldruck; das Tier befand sich innerhalb 10 cm vom Mikrofon.) Im Anschluss an DOBRIN.

Die Frage nach der relativen Bedeutung der beiden Funktionen des Otolithenapparates: der statischen und der akustischen³ – auch historisch gesehen – ist noch nicht geklärt. Nach v. BUDDENBROCK handelt es sich bei den Schallversuchen mit Fischen um *inadäquate* Reizung eines eigentlich zu anderen Zwecken dienenden Sinnesorgans, nämlich des Sacculus⁴. PUMPHREY hingegen ist der Meinung, gerade die Hörfunktion sei primär und in der Phylogenie der Vertebraten dem

¹ Selbstverständlich müsste man die gleiche Differenzierung *theoretisch* auch am Aktionsstrombild feststellen können, nämlich wenn es möglich wäre, die Erregungen sämtlicher Einzelfasern (bzw. ihr Eintreffen im Zentrum) gleichzeitig getrennt zu registrieren. Auch dem Gehirn stehen ja nur die einlaufenden Nervenimpulse als Information zur Verfügung.

² PUMPHREY zieht in einer rezenten Hypothese anlässlich der Ergebnisse LOWENSTEINS am Rochenlabyrinth die Papilla neglecta in Betracht (Symposia Soc. Exp. Biol. Cambridge 4, 3 [1950]). Im Hinblick darauf sei erwähnt, dass *Gobius* keine Papilla neglecta besitzt, jedoch ebensogut Töne unterscheidet wie die übrigen Arten.

³ Versuche zu dieser Frage sind im Gange (gemeinsam mit Dr. A. J. H. VENDRIK).

⁴ Die dritte, »tonische« Funktion ist nicht speziell für die Otolithenorgane charakteristisch.

⁵ W. v. BUDDENBROCK, *Grundriss der vergleichenden Physiologie*, 2. Aufl., 1. Bd. (Berlin 1937).

Auftreten von Schwererezeptoren vorausgegangen¹. Zweifellos könnte die Fähigkeit der Schallwahrnehmung für Fische von grosser Bedeutung sein. Denn während für die Landtiere auch noch Auge und Nase als Fernsinne zur Verfügung stehen, sind Wassertiere für die Ferne hauptsächlich auf ihr Gehör angewiesen, wie PUMPHREY mit Recht betont. Die Hörschärfe und der grosse Hörbereich der Ostariophysen – fast sämtlich Süßwasserbewohner – stehen in diesem Zusammenhang in einem merkwürdigen Gegensatz zu ihrem Unvermögen, die Schallrichtung wahrzunehmen, also Schallquellen zu lokalisieren². Ob die (nichtostariophysen) Meeresfische dazu imstande sind, ist noch unbekannt. Ihr Hörbereich erscheint beschränkt, stimmt aber andererseits mit der Tonhöhe ihrer Lautäußerungen, sofern sie diese erzeugen, bestens überein³. Das Intensitätsmaximum der Meeresfischlaute liegt meist im niederen Frequenzbereich, etwa zwischen 200 und 500 Hz (Abb. 17); aber auch die Hörschärfe ist für diese niederen Töne optimal⁴. Dass diesen Lautäußerungen biologische Bedeutung zukommt, wenigstens in manchen Fällen, steht ausser Zweifel⁵. Es sei übrigens betont, dass auch bei *stummen* Fischarten das Vorhandensein von Gehörsinn keineswegs unverständlich wäre. Mag es doch, abgesehen von arteigenen Lautäußerungen, noch genug andere biologisch bedeut-

same Schallerscheinungen im Lebensraum der Fische geben.

Summary

The close relationship between the lateral-line organs and the labyrinth is emphasized. Their structural characteristics are demonstrated by diagrams. The sensory epithelia have many basic features in common (hair-cells, cupula).

Two methods are available for a functional analysis, viz. the behaviour experiment and the electrophysiological method. Both are of specific value; they are complementary and cannot replace one another. From this point of view the mode of function of the lateral-line organs, the semicircular canals and the otolith organs of the fish labyrinth are considered side by side. Correspondingly, the concept of the adequate stimulus is defined more precisely; discrimination between physiologically, biologically and physically adequate stimuli is suggested.

Electrophysiological studies clearly show the close relationship between all sense organs belonging to the acoustico-lateralis system. Some common properties are (1) spontaneous activity of the sensory epithelium; (2) a change in the spontaneous impulse frequency in response to extraneous stimuli, viz. increase on mechanical deformation of the sensory hairs (cupula) in one direction and decrease on deformation in the opposite way; (3) a reversed change in impulse frequency after cessation of the extraneous stimulation (after-effect). Furthermore, vibrational stimuli rather generally elicit nerve impulses and microphonic potentials.

In behaviour experiments, on the contrary, the differences in the biological tasks allotted to the various sense organs become clearly apparent. The lateral-line organs extend the range of touch; the semicircular canals register active and passive angular accelerations; the utricle serves in the control of spatial orientation; and, finally, the pars inferior acts as a sound receptor.

The factors responsible for this differentiation of biological tasks, as opposed to the uniformity in electrophysiological results, are discussed. Apart from central nervous selection (lateral-line organs) and mechanical stimulus restriction (semicircular canals) there is the possibility of a qualitative difference in sensitivity of the sensory cells (otolith organs). Probably several of these factors are involved in every single case.

¹ R. J. PUMPHREY, *Symposia Soc. Exper. Biol.*, Cambridge 4, 3 (1950).

² F. REINHARDT, Z. vgl. *Physiol.* 22, 570 (1935). – K. v. FRISCH und S. DIJKGRAAF, Z. vgl. *Physiol.* 22, 641 (1935).

³ M. B. DOBRIN, *Science* 105, 19 (1947).

⁴ S. DIJKGRAAF, Z. vgl. *Physiol.* 34, 104 (1952).

⁵ S. DIJKGRAAF, *Exper.* 3, 493 (1947). – Nach Prof. D. R. GRIFFIN (Cornell University, Ithaca, USA.) benützen Fische vielleicht das Prinzip der Echolotung. Er beobachtete mit einem Hydrophon im Atlantischen Ozean nördlich Puerto Rico eigenartige Tonstöße von etwa 1 s Dauer (Tonhöhe um 500 Hz). Jeder Tonstoss wurde nach rund 1 1/2 s von einem Echo – offenbar vom Meeresgrunde her – gefolgt. Der Erzeuger musste sich also etwa 1200 m über dem Boden befunden haben. Da der Ozean an dieser Stelle 5000 m tief war, konnte es sich nach GRIFFIN nur um einen Tiefseefisch gehandelt haben (briefliche Mitteilung).