

reichen jeweils etwas geringere Werte als die Schnecken des entsprechenden Biotops.

Gemeinsam scheint den beiden hier untersuchten Baustypen (Krustazeen – Mollusken ohne Cephalopoden) nur das offene Kreislaufsystem zu sein. Es wird daher als Arbeitshypothese angenommen, dass der gegenüber den Wirbeltieren geringere Grad der Abhängigkeit der Herzfrequenz von dem Körpergewicht eine fundamentale Eigenschaft der «offenen» Systeme sei. Der Unterschied zu den «geschlossenen» Systemen findet seinen quantitativen Ausdruck in den Exponentialkonstanten ($-0,12$ gegenüber $-0,27$ bei Warmblütern). Während der letzte Wert bei den Wirbeltieren im Zusammenhang mit dem «Oberflächengesetz» des Stoffwechsels physiologisch gedeutet werden kann, ist eine Ausdehnung dieses Gesetzes auf die Wirbellosen ohne Zwang nicht möglich. Welcher allgemein-physiologische Ablauf sich unter der Konstanten $-0,12$ verbirgt, kann bei dem derzeitigen lückenhaften Stand der Kenntnisse von der vegetativen Physiologie der Wirbellosen noch nicht präzisiert werden.

J. SCHWARTZKOPFF

Zoologisches Institut der Universität Göttingen, den 25. April 1955.

Summary

Pulse frequencies for several species of crayfish were collected over a range of body weight from 10^{-5} – 10^3 g. Pulse rate varies in crayfish as $(\text{body weight})^{-0,12}$; the size of the animal therefore influences the pulse rate much less than in warm blooded vertebrates, but in the same degree as in some mollusca. It is supposed that the similarity between crayfish, snails and mussels is related to their open circulatory system.

Bläschen, die in traubenförmigen Bündeln unter der Haut des Kopfes liegen und durch lange gallertgefüllte Röhren mit der Hautoberfläche in Verbindung stehen. Jede Ampullengruppe ist in eine dünne, feste Bindegewebekapsel eingeschlossen. Am Grunde der Ampullen liegt ein einschichtiges Sinnesepithel, das durch dünne Äste des *N. facialis*, der auch die Seitenlinienorgane innerviert, versorgt wird. Besonders geeignet für Versuche ist die mandibulare Ampullengruppe, die in der Nähe des Mundwinkels liegt und etwa 15 Ampullen enthält (Abb. 1).

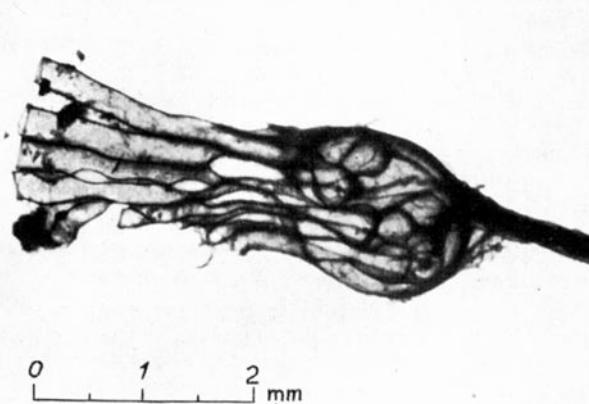


Abb. 1. Herauspräparierte mandibulare Gruppe von Lorenzinischen Ampullen (*Scyllium*). In der Bindegewebekapsel sieht man deutlich die einzelnen Ampullen. Rechts der afferente Nerv, links die abgeschnittenen Gallertröhren.

Versuche in situ. Nach Zerstörung des Zentralnervensystems wurde der Nerv der mandibularen Ampullengruppe freigelegt. Die Aktionspotentiale wurden vom ganzen Nerven oder einzelnen aufgesplitteten Ästen abgeleitet, mit einem Tönnieschen Differentialverstärker verstärkt und kathodenstrahlloszillographisch registriert. Die thermischen Reize wurden mittels einer wasser-durchströmten Metallthermode teils auf die unverletzte Haut, teils auf die freigelegte Ampullengruppe nach Entfernung des benachbarten Seitenkanals appliziert. In einigen Versuchen wurde mit sehr feinen Thermoelementen die tatsächliche Temperaturbewegung in der Ampullengruppe registriert.

Versuche an isolierten Ampullen. Die mandibulare Ampullenkapsel mit einem 2–3 cm langen Nervenstück wurde vorsichtig herauspräpariert und in eine feuchte Kammer gebracht. Eine solche Präparation ist viele Stunden funktionsfähig. Zur thermischen Reizung lag die Ampullenkapsel auf einer Metallthermode, die mit Wasser von beliebiger Temperatur durchströmt werden konnte. Die Aktionspotentiale wurden entweder vom ganzen Nerven oder von Einzelfaserpräparationen abgeleitet, die unter dem Präpariermikroskop hergestellt wurden. Die Temperaturbewegungen wurden mit feinsten Thermoclementen auf der Thermode, im Zentrum der Ampullenkapsel und auf deren Oberfläche registriert.

Ergebnisse

Ampullen in situ. Bei einer konstanten Temperatur von etwa 20° beobachtet man eine ständige asynchrone Entladung aus den Ampullen. Bei wärmeren und kälteren Temperaturen nimmt die Frequenz der Impulse kontinuierlich ab und erreicht schliesslich den Wert Null.

1 A. SAND, Proc. Roy. Soc. Lond. [B] 125, 524 (1938).

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

3 H. HENSEL, Erg. Physiol. 47, 166 (1952).

4 Y. ZOTTERMAN, Ann. Rev. Physiol. 15, 357 (1953).

5 H. HENSEL, Pflügers Arch. 256, 195 (1952).

Schnelle Kältesprünge rufen eine vorübergehende starke Erhöhung der Impulsfrequenz hervor, bei schnellen Wärmesprüngen beobachtet man eine spiegelbildlich verlaufende vorübergehende Hemmung der Entladung. Leichter Druck auf die Thermode oder leichte Berührung des Seitenkanals löst eine Salve grosser mechanosensibler Impulse aus. Die Temperaturbewegungen in den Ampullen bei äusseren Temperaturreizen an der intakten Haut sind sehr beträchtlich: nach 6 s erreicht die Temperatur in der Ampullengruppe 50 % eines äusseren rechteckigen Temperatursprunges, nach 14 s wird ein Wert von 80 % erreicht. Die Tiefenlage der Ampullen ist also sehr wohl mit einer Funktion als Thermorezeptoren vereinbar.

Isolierte Ampullen. Die Ergebnisse an den isolierten Ampullen stimmen mit den Befunden *in situ* überein, nur fehlen hier die mechanosensiblen Impulse völlig. Mechanische Reize, die eine deutliche Deformation der Ampullengruppe machen, bewirken keine Änderung der temperaturabhängigen Dauerentladung. Nur bei wiederholter und sehr grober mechanischer Reizung tritt manchmal plötzlich eine den Reiz lang überdauernde Entladung auf. Es handelt sich hier sicherlich um eine inadäquate Erregung im Sinne von «injury potentials».

Bei konstanter Temperatur liegt das Frequenzmaximum der Dauerentladung des ganzen Nerven bei etwa 19–21°; die Gesamtfrequenz erreicht hier 400/s und mehr. Im kälteren und wärmeren Temperaturbereich nimmt die Entladung kontinuierlich ab und hört bei Temperaturen von 3 bis 5° und von 28 bis 33° ganz auf.

Die Frequenz der Dauerentladung von *Einzelfasern* als Funktion der Temperatur zeigt Abbildung 2. Die Maxima streuen hier stärker als bei der Gesamtentladung, auch die Grösse des Frequenzmaximums ist ganz verschieden; der höchste an der Einzelfaser beobachtete Wert war 65/s. Die Hemmung der Entladung bei warmen und kalten Temperaturen ist völlig *reversibel*, wie überhaupt bei einwandfreien Präparationen einer bestimmten konstanten Temperatur stets dieselbe Dauersfrequenz entspricht, unabhängig davon, ob man von warmen nach kalten Temperaturen oder umgekehrt fortschreitet.

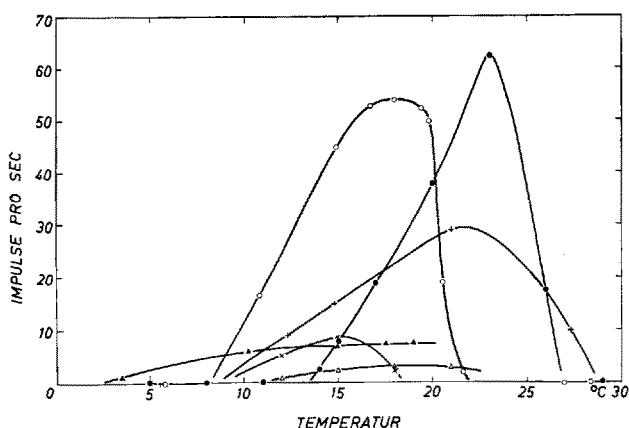


Abb. 2. Stationäre Impulsfrequenzen verschiedener Einzelfasern als Funktion der Temperatur. Isolierte Mandibularampullen von *Scylium*.

Bei Temperaturänderungen spielt außer der Temperatur auch der *Zeitfaktor* eine Rolle. Schnelle Abkühlungen führen zu einer überschüssenden Frequenzerhöhung (Abb. 3), die um so höhere Werte erreicht, je schneller die Temperaturänderung und je grösser der Kältesprung

ist. Schnelle Aufwärmungen bewirken eine vorübergehende Verminderung der Entladungsfrequenz, grössere Wärmesprünge eine völlige Hemmung, die das Spiegelbild der überschüssenden Erregung darstellt. Die Ampullen sprechen äusserst empfindlich auf Temperaturänderungen an; Abkühlungen von 0,05° können bereits eine deutliche Erhöhung der Impulsfrequenz bewirken. Die grösste Frequenzsteigerung bei Abkühlung erreicht an der Einzelfaser etwa 200/s.

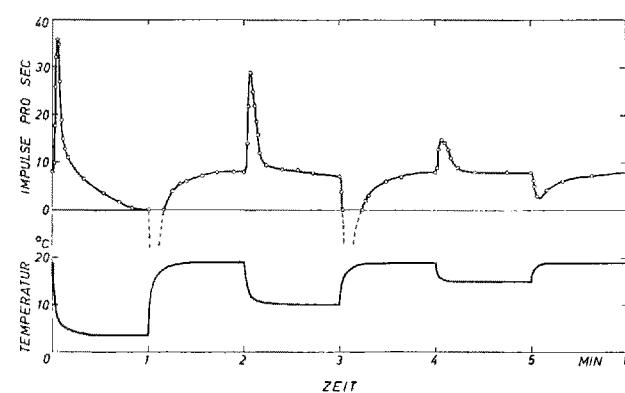


Abb. 3. Impulsfrequenz einer Einzelfaser der isolierten Mandibularampullen von *Scylium* bei Temperatursprüngen.

Das Verhalten bei Temperatursprüngen, das dem eines «Kälterezeptors» entspricht, ist über den ganzen Temperaturbereich dasselbe, wogegen die Dauerentladung bei kalten Temperaturen einen *positiven* und bei warmen Temperaturen einen *negativen* Temperaturkoeffizienten hat (Abb. 4). Dabei sind auch in Temperaturbereichen, in denen keine Dauerentladung mehr stattfindet, durch Kältesprünge Entladungen auslösbar.

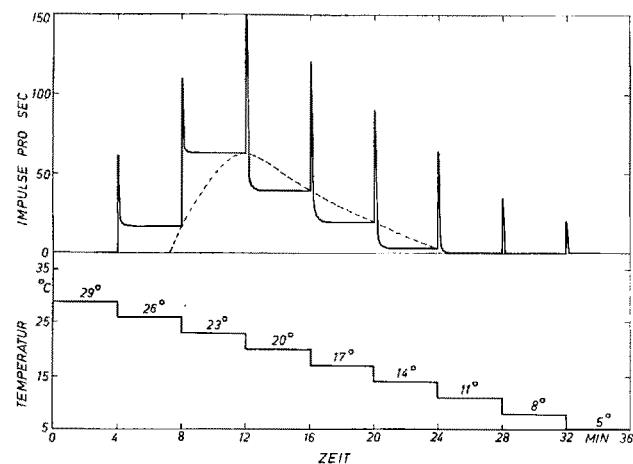


Abb. 4. Impulsfrequenz einer Einzelfaser der isolierten Mandibularampullen von *Scylium* bei einer Stufenfolge von Kältesprüngen von 29° bis 5°. Die gestrichelte Kurve stellt das Verhalten der stationären Dauerentladung als Funktion der Temperatur dar.

Einzelne herauspräparierte Ampullen verhielten sich grundsätzlich ähnlich. Die Form der Impulse bei Abkühlung zeigte jedoch – im Gegensatz zu den typischen schnellen Spikes – einen mehr sinusförmigen Verlauf, dessen Ursache noch nicht geklärt ist.

Die Ergebnisse bestätigen die Befunde von SAND, dass die Lorenzinischen Ampullen äusserst thermosensibel, aber nicht mechanosensibel sind und dass sie ihre Ent-

ladungsfrequenz bei schnellen Abkühlungen erhöhen, bei schnellen Erwärmungen vermindern. Während SAND jedoch für die Dauerentladung nur einen positiven Temperaturkoeffizienten angibt, zeigen unsere Ergebnisse Kurven mit typischen Maxima. Die Lorenzinischen Ampullen verhalten sich somit in allen wesentlichen Punkten wie die Kälterezeptoren der Homioothermen. Quantitativ sind die Ampullen sogar noch empfindlicher als die Kälterezeptoren der Warmblüter. Während die letzteren bei konstanten Temperaturen eine statische Unterschiedsempfindlichkeit von 2,5 und bei Temperatursprüngen eine dynamische Unterschiedsempfindlichkeit von 30 Impulsen/Grad erreichen, beträgt die Unterschiedsempfindlichkeit einiger Ampullen statisch 30 und dynamisch 90 Impulse/Grad.

Die Versuche wurden an der Zoologischen Station Neapel mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft ausgeführt.

H. HENSEL

*Physiologisches Institut der Universität Marburg (Lahn),
den 23. Mai 1955.*

Summary

The afferent impulses from the ampullae of LORENZINI of *Scyllium* show, both in the intact animal and in the isolated preparation, a steady discharge at constant temperature with a frequency reaching a maximum at an average of 20° and decreasing continuously at higher and lower temperatures. The discharge stops between 5° and 30° on the average. Rapid cooling causes a temporary rise in frequency, while rapid warming causes a temporary drop in frequency. While the ampullae are not sensitive to a mechanical stimulus, they react definitely to a change in temperature of 0.05°C. The ampullae thus behave like the cold receptors of the homiotherms.

(«Wriggenschwimmen»)¹, während sowohl paarige wie unpaare Flossen dann im wesentlichen nur als Steuerorgane dienen. Es war also naheliegend, dem Nervensystem hierbei eine entscheidende Rolle zuzuweisen, und fast sämtliche Versuche zur Lösung des Problems fassten sich mit einer Ausschaltung von bestimmten Rezeptoren, des Zentralnervensystems oder einzelner Teile desselben.

Im Verlaufe umfangreicher Ausschaltungsexperimente sowohl operativer wie pharmakologischer Art, wurden unsere Versuchstiere (Teleostier verschiedener Gattungen und Arten, insbesondere *Carassius auratus gibelio* L. und *Salmo irideus* W. GIBB.) auch mit Curare behandelt, um durch Blockierung der Endplatten eine Trennung der Muskulatur von ihrer motorischen Innervation herbeizuführen. Die Tiere erhielten 3 mg/kg Curare in die Rückenmuskulatur injiziert. Bei dieser Dosierung kommt es nach wenigen Minuten für die Dauer von 4 bis 6 Tagen zu einer vollständigen schlaffen Lähmung mit Sistieren der Atmungsbewegungen und Umfallen in Seitenlage. Die Atemlähmung hat bei den Fischen nicht die grosse Bedeutung wie bei den Warmblütern, da der Fisch einen wesentlichen Teil seines Sauerstoffbedarfs auch ohne aktive Atembewegung zu decken vermag. Nach der genannten Zeit erholen sich die Tiere vollständig. Die curarisierten Tiere zeigen bis zum Beginn der Restitution weder irgendwelche Spontanbewegungen, noch reagieren sie auf intensive Schmerzreize. Aus diesen Beobachtungen sowie aus der relativ langen Dauer des Zustandes der Bewegungslosigkeit darf unter Hinweis auf die üblichen Testverfahren der Schluss gezogen werden, dass es sich in den vorliegenden Fällen um eine vollständige Curarelähmung im oben angeführten Sinne handelt.

Prüft man ein solches Tier auf seine Reaktion in einem mit Gleichstromimpulsen durchströmten Becken, so zeigt es einwandfrei Zeichen einer Galvanotaxis, wenn auch in geringerem Ausmaße als ein intaktes Tier (Abb. 1a). Das grundsätzliche Erhaltenbleiben der Galvanotaxis nach Ausschalten jeder nervösen motorischen Funktion zeigt, dass bei den Knochenfischen der direkten elektrischen Muskelerregbarkeit eine entscheidende Bedeutung zukommt.

Nachdem so ein primärer Einfluss des Nervensystems auf die Galvanotaxis ausgeschlossen werden konnte, blieb die Frage zu klären, wie es dennoch zu einer gerichteten Lokomotion kommt. Hier bietet gerade die Betrachtung der curarevergifteten Tiere, bei denen Fluchtreaktionen, die eine Beobachtung sonst erschweren, ausfallen, guten Einblick. Beim Einschalten des Stromes kommt es immer zu einer Konkavkrümmung des Fisches zur Anode. Diese Reaktion erfolgt am heftigsten, wenn das Tier senkrecht zum elektrischen Feld orientiert ist. Hierin unterscheidet sich die galvanotaktische Reaktion deutlich von der Galvanonarkose, bei der die Schwelle am niedrigsten liegt, wenn das Tier parallel zu den Feldlinien steht (SCHEMINSKY und eigene Versuche). In einem solchen Idealfall – der wegen der technisch bedingten Schwierigkeit, einwandfrei homogene Felder im Versuchsbecken herzustellen, nur selten zu erreichen ist – kommt es bei einem Verlauf der Stromlinien parallel zur Längsachse des Tieres überhaupt zu keiner anodischen Lokomotion, sondern nach kurzem Zucken («erste Reaktion» nach SCHEMINSKY) unmittelbar zur Galvanonarkose oder zum galvanischen Krampf.

Im anderen Falle führt die ruckartige Krümmung des Fischkörpers, genau wie eine willkürlich intendierte

Untersuchungen über die Ursache der galvanotaktischen Reaktionen bei Fischen

Die Ansichten über die Ursache der Galvanotaxis gehen trotz der zahlreichen vorliegenden Arbeiten¹ noch weit auseinander. Bei den Knochenfischen wurde sie, insbesondere seit der zusammenfassenden Übersicht von SCHEMINSKY², mehr oder weniger als eine Vorstufe der Galvanonarkose aufgefasst; eine Beteiligung des Nervensystems galt als sicher. Im folgenden soll ein Beitrag zur Kausalanalyse des Phänomens geliefert werden.

Die Erscheinung selbst lässt sich kurz folgendermassen umreissen: unter der Einwirkung eines elektrischen Feldes wird auf Grund koordinierter Aktivierung der Bewegungsorgane eine in bezug auf die Pole gerichtete Lokomotion herbeigeführt. Eine solche kommt bei den meisten Arten fast ausschliesslich durch alternierende Seitwärtsschläge von Rumpf und Schwanz zustande

¹ F. E. und Fr. SCHEMINSKY, Tabul. Biol. 14, 2, 76 (1941). – J. LOEB und D. MAXWELL, Pflügers Arch. 63, 121 (1896). – J. BREUER, Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien Kl. III 114, 27 (1905). – A. v. HARREVELD, J. exp. Biol. 15, 197 (1938). – F. SCHIEMENZ, Z. Fischerei 1, 369 (1953). – O. KOEHLER, Bethe Handb. norm. path. Physiol. 11, 1, 1028 (1926).

² F. E. und Fr. SCHEMINSKY, Tabul. Biol. 14, 2, 76 (1941).

1 H. BÖKER, *Vergleichende Biologische Anatomie der Wirbeltiere II* (G. Fischer, Jena 1935).