

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 Muskeleregbarkeit 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 FE. 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. II, 1, 1028 (1926).

² FE. und FR. SCHEMINSKY, Tabul. Biol. 14, 2, 76 (1941).

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

Wriggbewegung, zu einer Ortsveränderung, die zwangsläufig bogenförmig auf die Anode hin gerichtet ist. Beim curarisierten Tier erfolgt dann eine passive Streckung auf Grund der nach Aufhören eines Impulses eintretenden Muskelerschlaffung bis zur Geradestellung des Fisches; dadurch erklärt sich auch die Erscheinung, dass das Ausmass der galvanotaktischen Reaktion durch alle operativen oder pharmakologischen Massnahmen, die eine Willkürbewegung unmöglich machen, herabgesetzt wird.

Es zeigt sich somit, dass die Galvanotaxis bei Fischen durch eine unmittelbare Reizung der Muskulatur ausgelöst werden kann.

Das gesunde Tier lässt auf die durch den elektrischen Strom ausgelöste Zwangskrümmung eine willkürliche, entgegengesetzte Bewegung folgen, das heisst eine Schwimmbewegung nach der Gegenseite, wodurch die Fortbewegung zur Anode erheblich verstärkt wird (Abb. 1b). Welches die Ursache der kompensatorischen Gegenbewegung ist, die auch am Rückenmarkstier noch auftritt, muss vorerst offenbleiben; sei es, dass es sich um einen einfachen Reflex handelt, oder dass eine der vielfältigen höheren Koordinationsleistungen des Rückenmarks beim Fisch zugrunde liegt¹. Es kann nur soviel gesagt werden, dass nach Entfernung des Gehirns noch nervös korrelierte Bewegungen stattfinden, nach Entfernung des Rückenmarkes diese jedoch wegfallen.

Nicht selten erfolgt schon auf den ersten Reiz hin eine im Prinzip ungerichtete längere Fluchtbewegung, die nur deshalb zur Anode führt, weil dem Tier durch den ersten Impuls diese Richtung gegeben wurde (Abb. 1c).

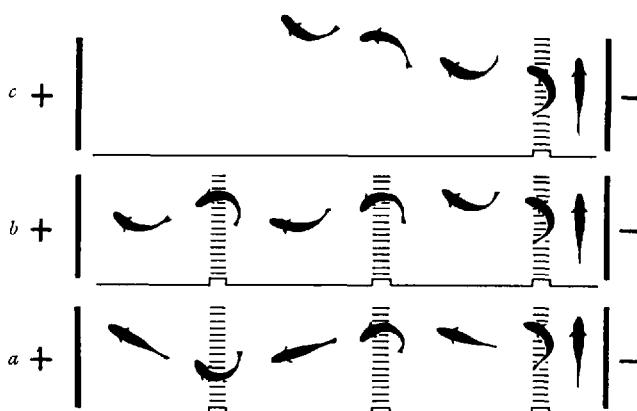


Abb. 1. Lokomotion primär senkrecht zum elektrischen Feld orientierter Fische. – a Galvanotaxis nach Trennung der Muskulatur von ihrer motorischen Innervierung durch Curare: Krümmung zur Anode bei den einzelnen Impulsen, dazwischen unwillkürliche Streckung bis zur Geradestellung. – b Galvanotaxis beim gesunden Fisch: nach anodischer Krümmung willkürliche Compensationskrümmung nach der anderen Seite. – c Ungerichtete Fluchtbewegung beim gesunden Fisch nach erstem Impuls.

Das Ausmass der galvanotaktischen Reaktion ist am stärksten, wenn die induzierte Zwangsbewegung mit der physiologischen Schwimmbewegung zusammenfällt, das heisst, wenn der Fisch bei normaler Schwimmlage den Reiz von lateral erhält. Gerät ein Tier infolge Narkose oder Entstötung in Seitenlage, so kommt es beim Einschalten des Stromes zwar auch zu einer Krümmung des

¹ E. v. HOLST, Z. vgl. Physiol. 20, 582 (1934); 21, 655 (1934). – U. EBERHARD, M. FABRIZIUS und E. v. HOLST, Z. vgl. Physiol. 26, 467 (1938). – S. DIJKGRAAF, Exper. 5, 291 (1949). – H. W. LISSMANN, J. exp. Biol. 23, 143 (1947). – W. v. BUDDENBROCK, Vergleichende Physiologie II (Birkhäuser, Basel 1953).

Körpers, in diesem Falle nach ventral oder dorsal, doch kann diese aus anatomischen und bewegungsphysiologischen Gründen nicht zu einer Lokomotion führen, und es tritt dementsprechend keine Galvanotaxis auf.

Am deutlichsten ist diese Erscheinung an Plattfischen (*Trinectes maculatus* BLOCH) zu zeigen, bei denen die Drehung der dorso-ventralen Achse im Raum um 90° dazu führt, dass in einem Becken, in dem die Elektroden an den Seitenwänden angebracht sind, keine Galvanotaxis eintritt. Die Reaktion erfolgt aber sicher und bei den gleichen Stromdichten wie beim aufrecht schwimmenden Fisch gleicher Grösse, wenn die Elektroden oben und unten im Becken angebracht werden, das heisst, in bezug auf die Körperachse des Fisches also wieder bilateral angeordnet sind und damit auch wiederum die erzwungene Körperkrümmung mit der physiologischen Schwimmbewegung zusammenfällt (Abb. 2).

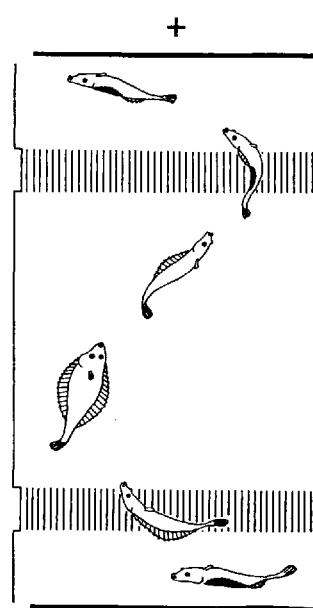


Abb. 2. Galvanotaxis bei Plattfischen: Anordnung des elektrischen Feldes senkrecht zur physiologischen Rücken-Bauch-Seite, das heisst zu den morphologischen Körperseiten.

Die Abhängigkeit der galvanotaktischen Reaktion von der direkten Reizung der physiologischen Lokomotionsorgane zeigt sich besonders deutlich bei der Testung eines *Tetrodonitis spec.* Die Lokomotion dieser Tiere erfolgt nicht wie sonst mit Hilfe der Rumpfmuskulatur, sondern ausschliesslich mittels der Brust-, Rücken- und Analflosse, während der Schwanz kaum noch als Steuerorgan dient. Dementsprechend kommt es bei diesen Tieren im elektrischen Feld zwar zu der beschriebenen Krümmung, in diesem Falle zur fast rechtwinkligen Abknickung des Schwanzes und der Schwanzwurzel, die aber auf die Ortsbewegung der Tiere ohne jeden Einfluss bleibt. So zeigen diese Fische, trotz der deutlich sichtbaren Wirkung des Stromes, keine Galvanotaxis, sie setzen vielmehr die für sie charakteristische Schwimmweise ungehindert fort.

Verwendet man als Reiz intermittierenden Gleichstrom wie in der Praxis der Elektrofischerei (DENZER¹), so wird die «anziehende» Wirkung der Anode mit der Anzahl der aufeinanderfolgenden Impulse und mithin

¹ H. W. DENZER, Arch. Fisch. Wiss. 1, 73 (1947).

der erzwungenen Lokomotionsbewegungen grösser, vorausgesetzt, dass der Impulsabstand gross genug bleibt, um zwischen zwei Impulsen eine kompensatorische Gegenbewegung zuzulassen. Dieser Zeitabstand schwankt mit Art und Grösse des Fisches, woraus sich auch die Beobachtung der «optimalen Fangfrequenzen» erklärt.

O. KUHN, J. SCHULZE und D. SPIEKER

Zoologisches Institut der Universität Köln, den 23. Mai 1955.

Résumé

Nous avons pu montrer, en bloquant le système nerveux périphérique par une méthode opératoire ou au moyen de substances pharmacologiques (spécialement du curare), que la réaction de position typique des poissons aux champs électriques est déclenchée par une excitation directe des muscles correspondants. La réaction la plus forte s'observe lorsque l'axe sagittal des animaux est perpendiculaire à la direction du champ. Chez des animaux narcotisés ou privés du système vestibulaire, de même que chez les Soles et quelques autres poissons, les lignes de force du champ devraient donc être verticales pour déclencher une réaction galvanotactique semblable. Nous savons en effet par l'anatomie et par la physiologie des mouvements qu'aucune réaction galvanotactique ne peut résulter de contractions du ventre et du dos. Le «Tetrodon», dont la nage n'est pas commandée par les groupes musculaires du tronc, ne manifeste aucune réaction galvanotactique.

DISPUTA NDUM

Die Augenstielbewegungen der Languste (*Palinurus vulgaris*)

Im Zuge der in dieser Zeitschrift begonnenen Diskussion über die optomotorischen Reaktionen und die Unterscheidung aktiv und passiv bedingter Sinnesreizung haben v. BUDDENBROCK und Mitarbeiter darauf hingewiesen, dass *Carcinus maenas* auch bei aktiver, unbehinderte Spontandrehung um die Hochachse kompensatorische Augenstielbewegungen zeigt¹. Die Autoren bezeichnen diese Augenbewegungen als «optomotoric reactions» – also optisch ausgelöste Reaktionen –, obwohl sie gleichzeitig feststellen mussten, «dass ein Rest der kompensatorischen Bewegungen auch nach Blendung bzw. in homogener Umgebung bestehen bleibt»². Sie lassen es dahingestellt sein, ob dieser Rest auf nichtoptischer Reizung beruht (Erregung der Statocysten, Strömungsreize) oder aber intrazentral bedingt ist im von uns suggerierten Sinne³.

Beobachtung und Filmaufnahmen der Languste (*Palinurus vulgaris*) – ein für diese Zwecke durch Körpergrösse, ruhige Bewegungsweise und günstigere Lagerung der Augenstile geradezu ideales Objekt – haben

unsere Erwartung einstweilen bestätigt. Ein und daselbe Versuchstier wurde abwechselnd sehend und geblendet bei der Ausführung von Spontandrehungen um die Hochachse beobachtet und gefilmt (16-mm-Kodakamera). Die Blendung geschah mit Gummischlauchstückchen, die mit einem Korkstopfen verschlossen wurden (Abb. 1). Sowohl die Beobachtung des Tieres als die Auswertung der zahlreichen Filmaufnahmen (Fehlergrenze etwa 1 Winkelgrad) ergab beim sehenden und blinden Tier übereinstimmend wesentlich gleiche kompensatorische Augenstielbewegungen. Ein Beispiel für das Verhalten des blinden Tieres ist in Abbildung 2 graphisch dargestellt; man sieht das charakteristische ruckweise Vorschellen beider Augenstile in der Drehrichtung und das Festhalten dieser Lage im Raum, während das Tier sich kontinuierlich weiterdreht. Die Kurve könnte ebensogut von einem sehenden Tier stammen. Das Ergebnis zeigt, dass die Augenstielbewegungen bei spontaner Drehung keine «optomotorischen Reaktionen» sind¹.

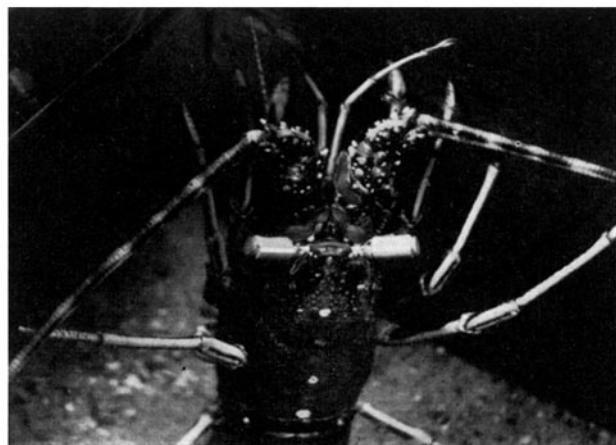


Abb. 1. Blendung der Languste durch Aufstecken von Gummiröhrchen auf die Augenstile und Verschluss mit Korkstopfen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die kompensatorischen Augenbewegungen des blinden Tieres etwa durch nichtoptische Reize ausgelöst werden. Dazu wurden die Augenstielbewegungen desselben Versuchstieres bei *passiver* Drehung um die Hochachse beobachtet und gefilmt, sowohl sehend als geblendet. Der Krebs befand sich dabei in einem runden Glasgefäß mit Seewasser auf der Drehscheibe. Während das sehende Tier ausnahmslos deutlich ausgeprägte kompensatorische Augenbewegungen (= optomotorische Reaktionen) zeigte, inklusive des ruckweisen «Nachhinkens» der Augen, blieben die Augenstile beim geblndeten Tier in Ruhe, das heißt, sie machten die passiv auferlegte Körperfrehung in vollem Umfang mit. Hieraus lässt sich folgern, dass die Augenstielbewegungen des sehenden Krebses bei *passiver* Drehung entsprechend rein optisch ausgelöst werden und dass dem Tier kein Sinnesorgan für Drehung oder Wasserströmung zur Verfügung steht, dessen Reizung etwa die kompensatorischen Augenbewegungen bei aktiver Drehung erklären könnte.

An nichtoptischen Sinnesreizen käme somit nur mehr Erregung von Propriozeptoren bei Drehung des Rumpfes in Betracht.

¹ W. v. BUDDENBROCK und I. MOLLER-RACKE, Exper. 9, 191 (1953).
² W. v. BUDDENBROCK, I. MOLLER-RACKE und F. SCHALLER, Exper. 10, 333 (1954).
³ S. DIJKGRAAF, Exper. 9, 387 (1953).

¹ Die Ergebnisse wurden am 30. März 1955 auf der gemeinsam mit holländischen Biologen abgehaltenen 99. Tagung der Society for Experimental Biology in Groningen mitgeteilt und im Film vorgeführt.