

WICH¹ überein, die darauf hingewiesen haben, dass Reserpin ein «electrographic picture of alertness» bewirkt. Diese Wirkung ist um so ungewöhnlicher, als das Mittel im vegetativen Bereich zu einer selektiven Dämpfung sympathischer Substrate (BEIN²) und dadurch zu einer parasympathikotropen Umstimmung führt.

H. GANGLOFF und M. MONNIER

Laboratoire de Neurophysiologie appliquée, Genève, le 2 août 1955.

Summary

The impact of Reserpine (Serpasil) has been investigated by stimulating different parts of the rabbit's brain (Cortex, Diencephalon, Rhinencephalon, *Subst. reticularis*). Simultaneously the spontaneous brain activity and the electrically induced discharge have been recorded and studied in the cortex, the thalamus (*Nucl. dors. med. and lat.*), the rhinencephalon and the *Subst. reticularis* of the brain stem.

Reserpine has a depressing influence on the diencephalo-cortical system. It raises the threshold of the afterdischarge induced by stimulation of the cortex and of the thalamus.

Nevertheless the drug induces no electrographic sleep pattern. It maintains a steady electric pattern of alertness and increases the electrical ground activity of the rhinencephalon.

Reserpine also depresses the spikes induced in the cortex and in the thalamus by stimulation of the pontobulbar reticular system. This effect is supposed to be due to a pharmacological action located at the thalamo-cortical level rather than in the bulbar segment of the arousal system.

¹ F. RINALDI und H. E. HIMWICH, Ann. N. Y. Acad. Sci. 61, 27 (1955).

² H. J. BEIN, Ann. N. Y. Acad. Sci. 61, 1 (1955).

Rotationssinn nach dem Bogengangsprinzip bei Crustaceen

Bei meinen Untersuchungen über die Auslösung der Augenstielbewegungen bei Crustaceen¹ fiel mir auf, dass die Krabben *Carcinus maenas* und *Maja verrucosa* trotz vollständiger Blendung empfindlich auf passive Drehung um die Hochachse reagieren – im Gegensatz zur Languste (*Palinurus vulgaris*) –, und zwar mit entsprechenden kompensatorischen Augenstielbewegungen (inklusive Nystagmusschläge). Diese Reaktionen treten auch ausserhalb des Wassers auf. Sie sind nach Ausschaltung beider Statocysten in- und ausserhalb des Wassers erloschen. Die Krabben haben also einen Rotationssinn, der seinen Sitz in der Statocyste hat.

Obwohl diese Tatsache schon wiederholt festgestellt wurde², ist sie keineswegs allgemein bekannt geworden³, vielleicht deshalb, weil über die Vorgänge bei der Reizung bisher nur Vermutungen geäussert wurden, die sich zum Teil widersprechen. Die meisten Forscher nahmen an, dass der flüssige Inhalt der Statocyste bei

Drehung des Tieres in bezug auf deren Wand zurückbleibt und zum Abbiegen von Sinneshaaren führt, wie bei den Bogengängen der Wirbeltiere⁴. Es wurde aber auch die Meinung vertreten, dass eine solche Art der Reizung nicht möglich sei⁵.

Für die erstere Auffassung spricht meine Beobachtung, dass sowohl *carcinus* als *Maja* – geblendet – beim Abstoppen einer Drehung regelmässig entsprechende Nachreaktionen zeigen. Wird ein Tier zum Beispiel rechtsherum gedreht und standen die Augenstiele demzufolge asymmetrisch nach links gerichtet, so werden sie nach dem Abstoppen der Drehung nach rechts bewegt, und zwar um so schneller, je schneller das Abbremsen erfolgte. Man kann die Nachreaktion schon nach verhältnismässig geringen Drehungen (etwa einer halben Umdrehung) beobachten. Dreht man ein Tier öfter (5–10mal) mit möglichst gleicher Geschwindigkeit zum Beispiel rechtsherum und stoppt dann plötzlich ab, so kann man die Augenstiele mit gleichmässiger, angemessener Geschwindigkeit von der extremen Linksstellung zur extremen Rechtsstellung herumdrehen sehen, wonach ein schneller Nystagmusschlag nach links erfolgt (Nachnystagmus), mit anschliessend neuerlicher Bewegung nach rechts und eventuell einem zweiten Schlag nach links. Nach einer kräftigen Drehung sah ich in dieser Weise manchmal bis zu drei Nachnystagmusschläge (in abnehmender Stärke) auftreten. Diese Erscheinungen entsprechen dem Reizungsprinzip der Bogengänge bei den Wirbeltieren: Bewegung der Endolympe in bezug auf die Wand des Organs bei beschleunigter und verlangsamter Rotation.

Die kompensatorischen Augenbewegungen (Reaktionen und Nachreaktionen) sind ausserhalb des Wassers in der Regel etwas weniger ausgeprägt als im Wasser. Dies beruht aber nicht auf einer Reizwirkung der Wasserströmung, die ja bei Drehung im Wasser immer auftritt. Wenn man eine blinde, entstatete Krabbe in einer kleinen, runden Schale mit Seewasser auf der Drehscheibe so lange rotieren lässt, bis das Wasser die Drehgeschwindigkeit der Schale angenommen hat, entsteht beim Abstoppen eine entsprechende Kreisströmung. Es treten aber trotzdem niemals kompensatorische Augenbewegungen auf.

Weitere Aufschlüsse erbrachten operative Eingriffe an der Statocyste. Zu ihrem Verständnis sind einige Angaben über deren Bau und insbesondere die Struktur der sensiblen Elemente erforderlich. Beim Präparieren der Statocyste, sowohl von *Carcinus* als von *Maja*, fallen sofort die eigenartigen Einstülpungen der Statocystenwand auf, deren Lumen dadurch zu einem komplizierten System gebogener Hohlräume umgeformt wird. Sie sind teilweise senkrecht zueinander orientiert und erinnern schon HENSEN in seiner klassischen Arbeit über das «Gehörorgan» der Decapoden³ an die Bogengänge der Wirbeltiere. Seit HENSEN auch unterscheidet man an der Innenfläche der Statocyste bei den Krabben: Faden-, Haken- und Gruppenhaare.

Die Fadenhaare sind dünn (\varnothing 2–3 μ) und verhältnismässig lang (300 μ). Sie stehen in einer einfachen, leicht gebogenen Reihe auf einer ovalen, buckelförmig ins Innere der Statocyste vorragenden Einstülpung der ventralen Cystenwand (Abb. 1 und 2). Ihre Anzahl beträgt bei *Carcinus* 40–50, bei *Maja* nur etwa 14. Nach Eröffnung der Statocyste gelang es, bei günstiger Be-

¹ S. DIJKGRAAF, Exper. 11, 1955 (im Druck).

² A. BETHE, Arch. Mikr. Anat. Entw.gesch. 50, 460 (1897); 51, 382 (1898). – W. v. BUDDENBROCK und H. FRIEDRICH, Z. vgl. Physiol. 19, 747 (1933). – H. SCHOENE, Z. vgl. Physiol. 36, 241 (1954).

³ Sie wird sogar in v. BUDDENBROCKS neuer Sinnesphysiologie (Vergleichende Physiologie, Bd. I [Birkhäuser Basel, 1952]) mit keinem Wort erwähnt.

⁴ Ausser den bereits zitierten Autoren zum Beispiel M. SESAR, Die Statocysten der Brachyuren (Diss. München 1927).

⁵ C. W. PRENTISS, Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 36, 167 (1901).

³ V. HENSEN, Z. wiss. Zool. 13, 1 (1863).

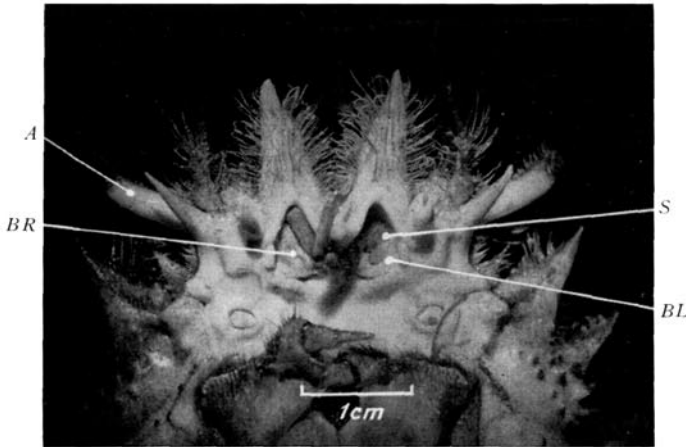


Abb. 1. Rostrum von *Maja verrucosa* von ventral gesehen. Am Basalglied der linken Antennule ist durch Entfernung der ventralen Wand die Statocyste freigelegt. BR unversehrtes Basalglied der rechten Antennule (äussere Glieder eingeklappt). BL Basalglied der linken Antennule (äussere Glieder ausgeklappt und nach rechts gelegt). S Statocyste. A Augenstiel.

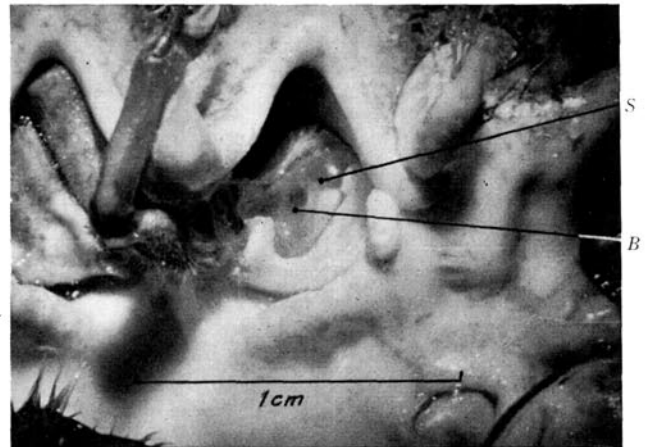


Abb. 2. Die linke Statocyste von *Maja verrucosa* von ventral freigelegt. S Statocyste. B buckelförmige Einstülpung, an der die Fadenhaare inserieren. Vgl. Abb. 1.

leuchtung unter dem Binokular die hauchzarten, langen und dünnen Fadenhaare mit ihrer befiederten Spitze in frischem Zustand zu Gesicht zu bekommen. Sie ragen wie eine Baumreihe parallel frei ins Innere der Statocyste vor, etwas schief von der Wand abstehend. Man sieht sofort, dass die Haare bei der geringsten Flüssigkeitsbewegung ausgiebig hin- und herschwanken¹. Sie drehen sich dabei mehr oder weniger gestreckt um ihre Anheftungsstelle, als sei es eine Art von Kugelgelenk. Soweit ich sehen konnte, sind die Haare auch einzeln beweglich, und zwar vorzugsweise, aber nicht ausschliesslich, in Richtung quer zur Haarreihe. Man kann durch Blasen und Saugen mit einer feinen Pipette eine Anzahl Haare aus der Reihe um etwa 180° hin- und herschwanken lassen, so dass sie in beiden Extremstellungen der Statocystenwand anliegen. Die Haare kehren von selbst in ihre Normallage zurück. Es war nach diesen Beobachtungen klar, dass die (innervierten) Fadenhaare zur Perzeption geringster Strömungen des Cysteninhaltes überaus geeignet erscheinen.

Die ebenfalls innervierten *Hakenhaare* entsprechen in ihrem Bau den statolithentragenden Sinneshaaren anderer Crustaceen. Zur Zeit HENSENS meinte man, die Statocyste der Brachyuren sei allgemein geschlossen und enthalte keine Statolithen – eine Meinung, die auch heute noch vielfach verbreitet ist. Seither wurden jedoch verschiedene Krabbenarten mit offener Statocyste und darin Sand- oder selbstabgeschiedene Kalkstatolithen beschrieben². Bei der Larve von *Carcinus maenas* ist die Statocyste noch offen und enthält (neben Fadenhaaren) statolithentragende Hakenhaare³. KINZIG fand bei *Maja verrucosa* kleine, selbstabgeschiedene Kalkstatolithen und sah auch beim erwachsenen *Carcinus* «immerhin einige, wenn auch winzige Fremdkörperchen» sowie das Gerinnsel des Sekrets von Drüsen⁴. Diese Drüsen

(die sogenannten «Porenkanäle») finden sich allgemein in der Nähe des Standortes der Hakenhaare, bei Krabben eine eng umgrenzte Stelle der Statocystenwand.

Die *Gruppenhaare* sind viel dicker und derber als die Faden- und Hakenhaare. Sie sitzen mit ihrer grossen runden Basis ziemlich unbeweglich an der Statocystenwand in einer länglichen Gruppe, nicht weit vom Eingangsspalt der Cyste. Sie gleichen mehr oder weniger Haaren, die man auch ausserhalb der Statocyste an der Oberfläche des Antennulengliedes findet. Sie fehlen bei der Larve. Es gelang bisher nicht, eine Innervierung dieser Haare nachzuweisen.

Zur operativen Ausschaltung der Fadenhaare wurde bei einer geblendeten *Maja verrucosa* mit einem Zahnbohrer eine Öffnung in der ventralen Wand des basalen Antennulengliedes angebracht. Nach vorsichtiger Entfernung von Weichteilen lag die Einstülpung, an der sich die Fadenhaare befinden, frei zutage (Abb. 1 und 2). Ich sah die Anheftungsstelle der einzelnen Fadenhaare als Reihe heller Pünktchen sowie auch einen Teil des Nervenplexus an der Aussenseite der Cystenwand, der die Haare innerviert. Nachdem die Basis der Fadenhaare in dieser Weise an beiden Seiten freigelegt war – bei völlig unversehrter Statocyste – wurden die Augenstielreflexe des Tieres bei Drehung um Hoch-, Längs- und Querachse geprüft (auch bei Drehung um horizontale Achsen treten bekanntlich deutliche kompensatorische Augenstielbewegungen auf¹). Sie erfolgten mit der gleichen Präzision wie vor dem Eingriff. Nun wurden die Fadenhaare durch Entfernung des Nervenplexus (soweit sichtbar) und lokales Verbrühen der Haarbasis mit der Spitze eines nadelförmigen Thermokauters ausser Funktion gesetzt. Nach diesem Eingriff waren alle Augenstielbewegungen auf Drehung um die Hochachse, innerhalb wie ausserhalb des Wassers, vollständig verschwunden. Bei Drehung um die Längs- und Querachse dagegen zeigten die Augenstiele die üblichen Kompensationsstellungen, auch im normalen Ausmass, aber dennoch mit einem auffallenden Unterschied: einer ausgeprägten Latenz. Beim Tier mit intakten Fadenhaaren reagieren die Augenstiele sofort beim Einsetzen der Drehung; nur bei einer ruck-

¹ Ich fand nachträglich eine ähnliche Beobachtung bei PRENTISS (l.c.), der aber dennoch zu seiner falschen Schlussfolgerung kam (siehe oben).

² F. DOBLEIN, *Brachyura*, Wiss. Erg. Exped. Valdivia 6, 1904. – H. KINZIG-CONRAD, Verh. Naturhist. Medizin. Ver. Heidelberg [NF] 14, 1 (1921).

³ C. W. PRENTISS, Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 36, 167 (1901). – Siehe auch V. HENSEN, Z. wiss. Zool. 13, 1 (1863).

⁴ H. KINZIG-CONRAD, Verh. Naturhist. Medizin. Ver. Heidelberg [NF.] 14, 1 (1921).

¹ Siehe zum Beispiel A. BETHE, Arch. Mikr. Anat. Entw.gesch. 50, 460 (1897); 51, 382 (1898). – Während dieser Prüfungen befand sich das Tier immer unter Wasser. Ausserhalb des Wassers verursachte das Gewicht der markierten Augenstiele störende Abweichungen bei Stellungsänderungen; auch hielt das Tier die Augenstiele dann häufig eingeklappt.

artigen Drehung grösseren Winkels kam es vor, dass sie derselben gelegentlich ein wenig nachhinkten und es $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ s dauerte, bis die definitive, der neuen Lage entsprechende Stellung erreicht war. Das operierte Tier dagegen zeigt ausnahmslos, auch bei mässiger Drehgeschwindigkeit, ein *langsames* Nachhinken der Augentiele in die neue Stellung, die jedesmal 1–3 s beanspruchte. Nach Erreichen dieser Stellung verharteten die Augentiele darin solange, bis die Stellung des Tieres wieder geändert wurde. Das Gesagte gilt sowohl für Drehung um die Längs- als um die Querachse.

Bei einem anderen Tier waren ausser den Fadenhaaren auch die Hakenhaare ausser Funktion gesetzt worden. Dieses Tier zeigte bei entsprechenden Prüfungen weder bei Drehung um die Hochachse, noch um Längs- oder Querachse eine Spur von kompensatorischen Augenstielbewegungen. Die Gruppenhaare waren unberührt geblieben.

Das Ergebnis der operativen Versuche, die bei nächster Gelegenheit an einem grösseren Material wiederholt werden sollen, scheint folgendes anzudeuten:

1. Sitz des bei Krabben aufgefundenen *Rotations-sinnes* sind die sogenannten *Fadenhaare* an der Wand der Statocyste. Sie werden von jeder Flüssigkeitsbewegung innerhalb der Statocyste bewegt und drehen sich dabei um ihre Anheftungsstelle an der Cystenwand wie in einem Gelenk.

2. Die Fadenhaare sprechen bei Rotation um alle drei Hauptachsen des Raumes an. Die kompensatorischen Augenbewegungen blinder Krabben bei Drehung um die Hochachse werden ausschliesslich durch Reizung der Fadenhaare ausgelöst, die Kompensationsbewegungen bei Drehung um Längs- und Querachse zum Teil.

3. Sitz des *statischen Sinnes* sind die *Hakenhaare* (Positionsrezeptoren). Sie bedingen bei Abweichung der Hochachse des Tieres von der Lotlinie die der jeweiligen Schiefelage entsprechende kompensatorische Augenstellung, die beibehalten wird, solange die Schiefelage dauert.

4. Die Gruppenhaare lösen anscheinend gar keine Augenbewegungen aus und erfüllen vielleicht überhaupt keine rezeptorische Sinnesfunktion. Sie könnten eventuell mechanisch von Bedeutung sein durch Beeinflussung der Flüssigkeitsströmung in der Statocyste.

5. Die Statocyste der Brachyuren ist, wie das Labyrinth der Wirbeltiere, ein statisch-dynamisches Doppelsinnesorgan.

Die auffallendste Gleichgewichtsstörung nach Entstatung geblendeter Krabben (insbesondere *Carcinus*), nämlich Vorne- und Hintenüberkippen und -rollen, lässt auf eine besondere Bedeutung der Statocyste bei Rotation um die Querachse schliessen. Weitere Einzelheiten über die Versuche, die noch nicht abgeschlossen sind, sollen an anderer Stelle mitgeteilt werden. Schon jetzt

möchten wir aber die Vermutung aussprechen, dass Rotationssinn nicht nur bei Brachyuren, sondern auch bei anderen Krebsen aufzufinden ist, bei denen anatomisch freie Sinneshaare nachgewiesen wurden. Zum Teil hat sich diese Erwartung schon bestätigt: HENSEN fand bei *Homarus* nebst Otolithenhaaren zahlreiche Fadenhaare in Teilen der Statocyste, die zu Halbkanälen ausgebuchtet sind¹; in elektrophysiologischen Versuchen wurden dementsprechend neuerdings nebst statisch reagierenden Elementen im Statocystennerven von *Homarus* auch solche gefunden, die bei Drehbeschleunigung oder -verlangsamung ansprechen².

S. DIJKGRAAF³

Zoologische Station Neapel⁴, den 31. Mai 1955.

Summary

Blinded crabs (*Carcinus maenas* and *Maja verrucosa*) show compensatory eye stalk movements on rotation about a vertical axis, in water and in air. On a sudden arrest of the turntable typical after-effects are observed, which show a striking resemblance to those known from vertebrates. All these reactions are abolished after bilateral elimination of the so-called thread hairs within the statocysts (experiments on *Maja*). In fresh preparations these hairs can be seen to follow the slightest movements of the surrounding fluid, swaying around their point of attachment.

Elimination of the thread hairs does not diminish, but does markedly delay the compensatory eye stalk movements of a blinded crab on rotation about horizontal axes. The latter reactions are abolished if in addition the hook hairs (i.e. the sense hairs of the statolith-bearing type) are destroyed.

It is concluded that the statocyst of crabs is a static-dynamic sense organ: the hook hairs are position receptors, the thread hairs react to angular displacements about all three main body axes; the group hairs may have no sensory function at all.

Rotation sense may be expected to occur in other Crustacea possessing thread hairs or similar receptors in their statocysts as well.

¹ V. HENSEN, Z. wiss. Zool. 13, 1 (1863), Anhang (S. 83/84).

² M. J. COHEN, Biol. Bull. 105, 363 (1953). – Aus E. P. LYONS nicht ganz klarer Darstellung scheint hervorzugehen, dass auch *Astacus fluviatilis* Rotationssinn bei Drehung um die Hochachse erkennen lässt (Amer. J. Physiol. 3, 86 [1900]).

³ Institut für vergleichende Physiologie der Universität Utrecht (Holland).

⁴ Herrn Prof. DOHRN und den Beamten der Zoologischen Station schulde ich vielen Dank für ihre stete Hilfsbereitschaft.