

tion von 1887 auf 1888 um 18 022 480 short tons; dabei sind die Anforderungen so gewaltig, dass Steinkohle noch immer mehr importiert als exportiert wird (1 085 647 long tons Import“ etc.

Ob wohl jeder Leser sich in diesem Tomiensystem zurechtfindet?

Man vergleiche die Parallelrechnungen auf S. 193 die eine von Shaler in Fuß und Zoll, die andere von Oehseuius in Festmetern und Centimetern.

Es wirkt ordentlich wohlthuend, wenn man in anderen Büchern, die die gleiche oder ähnliche Materien behandeln, sieht, wie Maßangaben behandelt sein sollen.

Musterhaft in dieser Beziehung sind besonders Credner's Geologie, dann Zittel's Paläontologie, Neumayr's Erdgeschichte, wenn auch die beiden letztgenannten nicht ganz frei von den gerügten Mängeln sind.

Ich glaube, es war einmal notwendig, auf diese Dinge hinzuweisen. Es wird durch einen solchen Hinweis auch sicher anders werden. Was würde man z. B. zu einem Lehrbuch der Physiologie sagen, in welchem sich solche Verhältnisse nachweisen ließen? Man würde es sofort als unbrauchbar bei Seite legen. Der Leser hat das Recht zu verlangen, dass ein Buch auch in dieser Beziehung durchgearbeitet ist, und dass er nicht zu den Angaben seines Lehrbuches beständig eine Tabelle zur Umrechnung von Maßen nötig hat, die ihm vielfach noch wegen ungenauer Angabe nicht einmal zum Ziele führen wird. Der Autor weiß, woher die Zahlenangaben stammen; er hat sie zu prüfen und gleichmäßig zu redigieren.

Rostock, Januar 1894.

## Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts.

Von **Albrecht Bethe** in München.

Die Tiere müssen zur zweckmäßigen Fortbewegung eine bestimmte, wohl aber mit Willen veränderliche Lage zur Erdoberfläche einnehmen. Zur Erreichung dieser Lage dient in weitester Verbreitung von niedrigen Tieren bis zu den höchsten das Tastgefühl in Verbindung mit dem Muskelgefühl. Es ist aber klar, dass das Tastgefühl nur dann von Bedeutung für die Orientierung des Tieres sein kann, wenn der Körper einerseits sich in Luft oder Wasser bewegt, andererseits mit der Erde oder andern festen Gegenständen (Wasseroberfläche bei *Hydrometra*) in Berührung ist. Bei den Tieren aber, welche (immer oder zeitweise) schwimmen oder fliegen, kann bei diesen Bewegungen das Tastgefühl nicht zur Orientierung dienen, weil in Luft und Wasser der Druck von allen Seiten gleich oder wenigstens annähernd gleich ist.

Es ist nun durch die vielen in der zweiten Hälfte unseres Jahrhunderts gemachten Versuche an den halbzirkelförmigen Kanälen der

Wirbeltiere und den Otolithenapparaten der Wirbeltiere und vieler wirbellosen Tiere zur größten Wahrscheinlichkeit geworden, dass diese Apparate spezifische Gleichgewichtsorgane sind. Ausführliche Litteraturangaben der diesbezüglichen Arbeiten finden sich bei Matte [Doktor-Dissertation, Ein Beitrag zur Funktion der Bogengänge des Labyrinths. Halle 1892] und bei Ewald, [Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892<sup>1)</sup>].

Es gibt nun aber unter den wirbellosen Tieren eine große Anzahl, bei denen derartige Apparate nicht bekannt sind und auch schwerlich gefunden werden dürften. Unter diesen Tieren sind nun aber eine Menge vortrefflicher Flieger resp. Schwimmer, so besonders unter den Insekten und Crustaceen.

Wie erhalten nun diese Tiere das Gleichgewicht?

So fragt sich auch Delage<sup>2)</sup> am Schlusse seiner Arbeit über die Otocyste der Mollusken und Crustaceen: Si les otocystes sont nécessaires aux Mollusques et aux Crustacés supérieurs pour assurer la régularité de leur locomotion, comment les autres invertébrés privés d'otocystes peuvent ils s'en passer? L'objection est sérieuse et le devient plus encore si on l'applique à des êtres doués, comme les insectes, d'une très grande vivacité d'allures.

Delage glaubt nun, dass bei diesen Tieren vor allem das Gesicht bei der Orientierung im Raum in Betracht kommt.

„Il est donc tout naturel d'admettre que chez les insectes les otocystes absents sont entièrement remplacés par la vue“.

Das Gesicht hat nun wohl auch wirklich Einfluss bei der Erhaltung des Gleichgewichts (Tabetiker), aber es kann unmöglich allein zur Orientierung dienen. Es ist bekannt, dass Fledermäuse geblendet mit derselben Sicherheit fliegen wie sonst, und blinde Höhlentiere und Tiefseebewohner mit vollkommener Sicherheit Gleichgewicht halten. Schließlich habe ich mich selber an *Astacus fluriatilis*, *Narcoris cynicooides*, *Corixa carinata* (Wasserwanzen), *Acilius sulcatus*, *Ilybius uliginosus* (Wasserkäfer), *Aeschna juncea*, *Agrion elegans* (Libellen), *Pieris brassicae* und einer Phryganiden-Art, deren Augen ich mit einem undurchsichtigen Brei aus Vogelleim und Puderkohle überstrichen hatte, überzeugt, dass sie ebensogut beim Schwimmen resp. Fliegen Gleichgewicht halten wie sonst. Ich habe die Außerfunktionssetzung der Augen mittels eines absolut lichtdichten Lackes der Blendung durch Ausschneiden der Augen, wie sie Delage bei *Polybius*, *Mysis*, *Carcinus*, *Palaemon* u. s. w. anwandte, vorgezogen, weil dabei keine Gefahr vorliegt, das Gehirn zu

1) Ich werde am Ende dieses Aufsatzes auf die Funktion der Otolithenapparate zurückkommen.

2) Delage, Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Archives de Zoologie expérimentale et générale. Serie II, Bd. V, 1887.

verletzen. *Astacus* läuft ebenso gut wie sonst, nur stößt er leicht mit dem Kopf an die Wände des Aquariums, was nicht zu verwundern ist. Auf den Rücken gelegt vermag er sich in ganz normaler Weise sowohl mit Hilfe der Beine als auch durch Schwanzschläge umzudrehen. — Wasserkäfer und Wasserwanzen verhielten sich gleichfalls ganz normal. — Die Libellen, *Pieris* und Phrygamiden flogen in vollkommener Gleichgewichtslage. *Aeschna juncea* und *Pieris brassicae* machten zuerst während des Aufsteigens horizontale Kreisbewegungen, welche aber bald unterlassen wurden. Alle diese Insekten stiegen sehr hoch in die Luft, was man sonst selten sieht. *Pieris* ließ sich hin und wieder ein paar Meter fallen in der Absicht, die Erde zu erreichen, stieg aber immer wieder in die Höhe. Sie weiß augenscheinlich nicht, dass sie sich so weit von der Erde entfernt hat. Wenn die Tiere sich schließlich zur Erde herabließen, konnte man sehen, dass sie ganz geblendet waren. Während die Insekten nämlich sonst kurz vor dem Erdboden noch einige Flügelschläge machen, um möglichst sanft herabzukommen, trafen sie jetzt ganz hart auf dem Boden auf.

Wir müssen uns also bei otcystenlosen Schwimmern und Fliegern nach einer andern Art der Orientierung umsehen.

Die einfachste Orientierung in Luft und Wasser wäre die, welche durch die Verschiedenheit im spezifischen Gewicht zwischen Tier und Luft respektive Wasser gegeben ist. Durch diese Verschiedenheit hat das Tier zwei Richtungen fest, die nach oben und unten, und es könnte nun durch geeignete Bewegungen den Körper in eine bestimmte Lage z. B. die horizontale bringen. Der Beweis hierfür wäre sehr leicht zu erbringen. Es müssten sich nämlich alle auf dem Bauch schwimmenden Tiere, welche schwerer sind als Wasser, in eine Flüssigkeit gebracht, welche spezifisch schwerer ist als sie selbst, durch geeignete Bewegungen in die Rückenlage bringen, weil durch die Veränderung der Flüssigkeit für sie unten zu oben und oben zu unten geworden sein müsste. Bei Tieren von geringerem spezifischen Gewicht als Wasser müsste man zur Erreichung desselben Effekts eine Flüssigkeit anwenden, welche spezifisch noch leichter ist als die Tiere selbst. — Ich bemerke hier, dass, soweit meine Beobachtungen reichen, alle wirbellosen Schwimmer, welche Luft zum Atmen gebrauchen d. h. ihre Luft von der Oberfläche des Wassers holen, spezifisch leichter sind als Wasser mit Ausnahme der Larve von *Culex pipiens*, was wohl auf eine spezielle Anpassung zurückzuführen ist. (Die Pupa libera von *Culex pipiens* ist leichter als Wasser.) Dieses spezifische Verhältnis ist für die Luft atmenden Tiere von großer Wichtigkeit, denn wenn sie einmal durch Verbrauch des Sauerstoffs die Besinnung verlieren, so kommen sie von selbst an die Oberfläche und zwar zuerst mit dem Teil des Körpers, welcher die Luft aufnimmt (Wasserkäfer, Wasserwanzen, *Argyroneta* u. s. w.).

Die meisten von mir untersuchten wirbellosen Tiere, welche nicht Luft atmen und keine Otolithen haben, schwimmen nun zwar in der That umgekehrt als sonst, wenn sie in Flüssigkeiten gebracht werden, welche spezifisch schwerer sind als sie selbst. Diese Lage wird aber nicht durch Bewegungen erreicht, sondern ganz mechanisch, ohne Dazuthun des Tieres eingenommen. Dreht man nämlich den Versuchszylinder um, so dreht sich auch das Tier um ohne eine Bewegung zu machen, oder wenn es Bewegungen macht, so sind sie nicht geeignet die Umdrehung hervorzurufen. Es folgt daraus, dass das umgekehrte Schwimmen in spezifisch schwereren Flüssigkeiten nicht auf der postulierten Ursache beruht.

Ich benutzte als Untersuchungsflüssigkeiten verschieden starke Lösungen von Chlornatrium oder von unterschwefligsaurem Natron. Tiere, welche in solchen Lösungen umgekehrt schwimmen sind z. B. Ephemeridenlarven, Asseln, *Gammarus*, die meisten Copepoden und Daphniden. Ebenso wie von diesen Tieren die umgekehrte Lage in Salzlösungen mechanisch erhalten wird, wird von ihnen auch die normale Lage im Wasser mechanisch erhalten. Die wirbellosen Tiere, welche Luft atmen, verhalten sich in spezifisch leichteren resp. spezifisch schwereren Flüssigkeiten nicht umgekehrt; aber auch bei ihnen ebenso wie bei den fliegenden Insekten (wenigstens soweit meine Versuche reichen) wird die Gleichgewichtslage mechanisch erhalten ohne Dazuthun der Tiere. (Die beweisenden Versuche folgen weiter unten.)

Diese mechanische Erhaltung des Gleichgewichts beruht auf verschiedenen Ursachen. Bei luftatmenden Schwimmern wird sie durch die Gegenwart zweier Elemente von sehr verschiedenem spezifischen Gewicht erreicht. Bei den fliegenden Insekten beruht die mechanische Erhaltung des Gleichgewichts teilweise auch auf der Gegenwart zweier Elemente von verschiedenem spezifischen Gewicht, andernteils aber auf der Gestalt. Bei allen übrigen untersuchten Schwimmern mit wenigen Ausnahmen ist der ganze Körper von ziemlich einheitlichen spez. Gewicht und hier beruht die mechanische Erhaltung des Gleichgewichts allein auf der Gestalt des Körpers, oder anders gesagt, auf der Verteilung der Massen.

Um dies letztere zu verstehen, ist es nötig, einige physikalische Fragen kurz zu erörtern. Lässt man einen Körper im luftleeren Raum fallen, so wirkt auf ihn nur eine Kraft ein; das ist die Anziehungskraft der Erde, welche im Schwerpunkt des Körpers angreift. Der Schwerpunkt sucht der anziehenden Kraft möglichst nahe zu kommen, und der Körper dreht sich um eine durch den Mittelpunkt gehende Axe, bis der Schwerpunkt die tiefste Lage einnimmt. Diese feste Gleichgewichtslage wird beibehalten, so lange der Körper nicht am freien Fall verhindert wird.

Beim freien Fall in Luft oder Wasser oder überhaupt Widerstand

leistenden Medien wirkt außer der Anziehungskraft der Erde auch noch der Widerstand des Mediums, das heißt eine der Fallrichtung entgegenwirkende Kraft ein. (Es handelt sich vorläufig nur um Körper von einheitlichem spez. Gewicht.)

Die Anziehungskraft der Erde greift immer in demselben Punkte an: dagegen kann der Angriffspunkt des Widerstandes sehr verschieden sein je nachdem, welche Seite oder welche Seiten des Körpers dem Widerstande ausgesetzt sind. Der Körper wird sich jetzt einerseits beim Fall so zu lagern suchen, dass der Schwerpunkt die tiefstmögliche Lage einnimmt, andererseits so, dass der Widerstand ein möglichst geringer ist. Er wird so länge hin und her schwanken bis die Resultante der Widerstände durch den Schwerpunkt geht und dann in dieser Lage weiter fallen. Den größten Widerstand werden konkave Flächen bieten, weil hier das Abfließen der Teilchen des Widerstand leistenden Mediums am schwersten ist. Weniger groß wird aus demselben Grunde der Widerstand bei horizontalen und am geringsten bei konvexen und schrägen Flächen sein.

Zwei Fälle können eintreten beim freien Fall:

- 1) Es können die Schwerkraft und der Widerstand den Körper in gleichem Sinne richten.
- 2) Sie können ihn in verschiedenem Sinne richten.

Im gleichen Sinne wirken Schwerkraft und Widerstand z. B. bei einem Kreisbogen, einer halben Zylinderfläche, einer halben Hohlkugel (besonders bei verdicktem Pol), bei einer Kugel, an der eine Fahne befestigt ist u. s. w.

Wenn man letzteren Körper mit der Schneide der Fahne zuerst fallen lässt, so geht die Widerstandsresultante durch den Schwerpunkt. Er befindet sich aber nur im labilen Gleichgewicht, und der geringste Anstoß genügt, um ihn umzustürzen und in das stabile Gleichgewicht zu bringen, welche Lage er bis zu Ende beibehält.

Körper, bei denen Schwerkraft und Widerstand entgegengesetzt wirken, sind z. B. Kegel. Der Schwerpunkt liegt 3 Mal so weit von der Spitze entfernt wie von der Basis. Trotzdem, fällt der Kegel mit der Spitze zuerst, weil der Widerstand, den der schräg gerichtete Kegelmantel erfährt, bedeutend geringer ist, als der Widerstand der Basis. — Ein Körper nimmt beim Fallen um so schneller die konstante Gleichgewichtslage ein, je geringer der Unterschied im spez. Gewicht zwischen dem Körper und dem Widerstand leistenden Medium ist.

Bringt man einen Körper von gleichmäßigem spez. Gewicht, der schwerer ist als Wasser, in eine Flüssigkeit die spez. schwerer ist als er selber, so wird er in der umgekehrten Lage nach oben getrieben, als er im Wasser nach unten sank. Die schwerere Flüssigkeit wirkt ebenso, als ob über der Flüssigkeit eine anziehende Kraft wäre, und die Widerstände sind genau derselben Art wie im Wasser.

Ganz anders verhält sich ein Körper, der aus zwei spezifisch sehr verschiedenen Substanzen besteht und in dem diese Substanzen nicht konzentrisch angeordnet sind. Bringt man einen solchen Körper in eine Flüssigkeit, welche spezifisch schwerer ist als er selber, so wird der Körper in derselben Lage emporgetrieben, in der er in einem leichteren Medium zu Boden fiel, nämlich so, dass die spez. schwerere Substanz die tiefere Lage einnimmt.

Es können hierbei 2 Fälle eintreten: Einmal kann die schwerere Komponente schwerer sein als die Flüssigkeit. In diesem Fall hat die leichtere Substanz Auftrieb, während die schwerere Abtrieb hat. Im andern Fall können beide Komponenten leichter sein als die angewandte Flüssigkeit, und auch jetzt wird die oben angegebene Lage eingenommen, weil die leichtere Substanz den größeren Auftrieb hat. Wenn ein Körper in einer Flüssigkeit in derselben Lage nach unten sinkt, in der er in einer spez. schwereren nach oben getrieben wird, so darf man mit Sicherheit daraus folgern, dass zwei in ihm enthaltene Substanzen von sehr verschiedenem spez. Gewicht diese Lage bedingen.

Auf Grund dieser Thatsachen, glaube ich berechtigt zu sein, die mechanische Erhaltung des Gleichgewichts bei Asseln, Ephemeriden-Larven u. s. w. auf die Gestalt dieser Tiere zurückführen zu dürfen, bei der andern Gruppe auf die Gegenwart zweier Substanzen von sehr verschiedenem spez. Gewicht. Wenn es gelingt, lebende Schwimmer durch Luftberaubung oder durch Einsetzen in spez. schwerere Flüssigkeiten zum umgekehrten Schwimmen zu veranlassen, wenn sie in dieser Lage gut schwimmen und man den Eindruck hat, dass sie wirklich unten für oben und oben für unten halten, dann ist es klar, dass sie wirklich nur durch die mechanische Erhaltung des Gleichgewichts orientiert werden. Ich gebe hier im Folgenden meine dahin zielenden Versuche nebst denjenigen, welche ich gemacht habe, um an den verschiedenen Tieren die mechanische Erhaltung des Gleichgewichts zu demonstrieren.

Dass wirklich die selbstthätige Erhaltung des Gleichgewichts für Schwimmer und Flieger sehr brauchbar ist, wird niemand leugnen. Die Tiere sind durch einseitige Bewegungen im Stande, die Lage zu ändern, kommen aber immer wieder in die Gleichgewichtslage zurück und wissen durch ihr Muskelgefühl ganz genau, in welchem Winkel sie sich bei schiefer Lage zur normalen befinden.

## Versuche.

### I. Luftatmende Tiere.

Wasserkäfer. Mein Versuchsmaterial bestand aus: 1) 2) zwei *Hydroporus*-Arten. 3) *Ilibius snbaeneus*. 4) *Hyphydrus ocatu* (*ferrugineus*). 5) *Ilibius uliginosus*. 6) *Haliphus flavicollis*. 7) *Acilius sulcatus*.

Alle diese Wasserkäfer nehmen in der Ruhelage eine etwas von der Horizontalen abweichende Bauchlage ein. Das Hinterteil als der Teil, welcher die Luft aufnimmt, ist schräg nach oben gerichtet. Die Tiere sind spezifisch leichter als Wasser. Setzt man einen Wasserkäfer in einen Zylinder mit Wasser, verschließt denselben oben und dreht ihn verschiedentlich um, so nimmt das Tier von selber, ohne sein Zutun wieder die normale Lage ein. Das Tier überlässt sich vollkommen dieser passiven Orientierung. Tötet man einen Wasserkäfer mit Chloroform oder durch schnelles Erwärmen auf 60° und wiederholt den Versuch im Zylinder mit der Leiche, so zeigt sich wie am lebenden Tier, dass immer wieder von selbst die Gleichgewichtslage eingenommen wird. In 60–70proz. Alkohol sinkt der Körper in derselben Lage, in der er im Wasser nach oben steigt. Aus dem gleichen Verhalten in spez. leichterer und spez. schwererer Flüssigkeit folgt, dass die Lage durch die Gegenwart zweier Elemente von verschiedenem spez. Gewicht bedingt ist. Das eine Element ist die Körpersubstanz, das andere die im Tier enthaltene und vorzugsweise am Rücken unter den Flügeldecken verteilte Luft.

Tötet man einen Wasserkäfer in Alkohol, so wird die Luft absorbiert, der Körper wird schwerer als Wasser und sinkt nicht mehr in der Bauchlage sondern in der Rückenlage zu Boden, so oft man auch den Zylinder undreht. Dies beruht etwa nicht darauf, dass die Rückenseite des Tieres an sich ein höheres spez. Gewicht hat als die Bauchseite und die Beine, sondern nur auf der Massenverteilung. Wären es spez. Gewichtsverhältnisse, so würde der Leichnam in spez. schwererem Salzwasser auch die Rückenlage einnehmen. Dies ist aber nicht der Fall; es wird vielmehr die Bauchlage eingenommen.

Wir sehen also, dass nur die Verteilung der Luft die Ursache der Bauchlage ist.

Dasselbe geht aus folgendem Versuch hervor: Bringt man einen Wasserkäfer z. B. *Ilibius subaeneus* in einen kleinen Zylinder, der bis zum Rande mit Wasser gefüllt ist und drückt stark auf die Oberfläche des Wassers mittels des Handballens oder mittels einer Gummiblase, wie sie bei den kartesischen Teufelchen angewandt wird, so nimmt der Käfer nicht mehr die schräge sondern die horizontale Gleichgewichtslage ein, weil die Luft im Tier komprimiert und von der Atemöffnung aus, durch die Wasser einströmt, dem Kopf zugezogen wird. Drückt man noch stärker, so wird die Luft noch mehr nach dem Kopf zgedrängt und noch stärker komprimiert; die Folge davon ist, dass der Kopf eine höhere Lage einnimmt als das Hinterteil, dass das spez. Gewicht vergrößert wird und das Tier zu Boden sinkt. Dabei ist das Tier doch noch über seine Lage orientiert, denn bald strebt es nach oben um frische Luft zu schöpfen.

Alle diese Resultate werden bestätigt durch Versuche mit Wachs-

modellen. Ich nahm als Vorbild für dieselben einen *Ilibius (uliginosus)*. Da Wachs leichter ist als Wasser, wandte ich als spez. leichteres Medium bei den Versuchen 70proz. Alkohol an, als spez. schwereres Wasser.

Der Körper an und für sich (ohne Beine) gleicht am ersten einem in der Längsaxe halbierten Ei. Der Schwerpunkt eines solchen Körpers liegt ungefähr auf der Mitte der Höhe also etwas weiter nach dem breiten Ende hin. Wenn dieser Körper nur durch die Schwerkraft gerichtet würde, so würde er entweder mit der flachen oder der gewölbten Seite dem Erdboden zustreben. Der Widerstand dagegen sucht den Körper so zu drehen, dass die gewölbte Fläche der anziehenden Kraft zugewandt ist. Diese Lage ist eine sehr wenig stabile, sie wird aber stabil durch die am Käfer vorhandenen Beine. Diese bewirken nicht nur eine relative Verlagerung des Schwerpunktes mehr dem Rücken zu (d. h. wenn man jetzt den Körper mit den Beinen betrachtet, so liegt der Schwerpunkt sehr viel näher dem Rücken als der äußeren Begrenzungslinie der Beine), sondern bieten auch dem Widerstand neue Angriffspunkte, um den Körper zu richten. Die Beine wirken etwa wie die Faltel an dem oben erwähnten Körper (siehe S. 99). Es sinkt also das WachsmodeLL eines Käfers ebenso wie die der Luft beraubte Leiche in stabiler Rückenlage in 70proz. Alkohol zu Boden und steigt dem entsprechend in der Bauchlage in spezifisch schwererem Wasser nach oben.

Ahmt man in Wachs die spez. Verhältnisse des normalen Käfers nach, indem man am Rücken des Modells eine mit Luft gefüllte Röhre ausarbeitet, so zeigt das Modell dasselbe Verhalten wie das lebende Tier. Es steigt in Wasser in der Bauchlage nach oben und sinkt in derselben Lage in Alkohol zu Boden. (Die eingebrachte Luftmasse muss ziemlich bedeutend sein, weil beim Sinken in Alkohol der Widerstand umdrehend zu wirken sucht.) Man kann auch am WachsmodeLL die Kompressionsversuche nachahmen.

Bei *Ilibius (subaeneus u. uliginosus)* gelingt es, durch ganz kurzes Eintauchen in starkem Alkohol die Luft zu rauben. Bei den übrigen ist längeres Eintauchen nötig, so dass die Tiere nach dieser Operation halb besinnungslos sind. Bringt man diese der luftberaubten aber lebenden Tiere in den Versuchszylinder, so sinken sie in der Rückenlage zu Boden. Diese Lage ist nicht so fest fixiert, wie die normale Bauchlage; daher schwankt das Tier bei Schwimmbewegungen auch leicht hin und her und ich glaube, dass sich aus diesem Grunde die Tiere einer anormalen Lage bewusst sind. Trotzdem scheint es mir, als wenn sie wirklich unten für oben hielten. So konnte ich z. B. wiederholt beobachten, dass die Versuchstiere beim Schütteln des Zylinders oder bei Berührung mit einem Stab in der Rückenlage nach oben schwimmen, so wie sie sonst nach dem Grunde zu flüchten. Danach

lassen sie sich wieder zu Boden fallen, wie sie sich sonst nach der Wasseroberfläche hin treiben lassen, oder unterstützen auch den Abtrieb durch Schwimmbewegungen, um schneller hin zu gelangen. Wenn sie unten anstoßen, so verhalten sie sich ganz wie normale Tiere, denen man eine Glasscheibe auf die Wasseroberfläche gelegt hat. Sie stoßen gegen die Wand, schwimmen wieder nach oben (in der Rückenlage), lassen sich wieder fallen und stoßen nun wiederholt gegen die untere Wand, als wenn sie sich gewaltsam den Weg zur Luft, die sie dort vermuten, bahnen wollten. Bringt man einen der luftberaubten Käfer in Salzwasser von entsprechend schwererem spez. Gewicht, so wird er mechanisch in der normalen Lage erhalten und benimmt sich ebenso wie früher, wo er durch seinen Luftgehalt in der Bauchlage erhalten wurde. Er streckt das Hinterteil aus dem Wasser heraus, um Luft zu schöpfen, was ihm allerdings nicht möglich ist, weil die Tracheen mit Flüssigkeit erfüllt sind, und flüchtet sich beim Berühren in die Tiefe. Erwähnen muss ich, dass einmal ein der Luft beraubter *Ilibius* vorübergehend in der Bauchlage schwamm.

Dass diese Versuche keine vollgültigen Beweise dafür sind, dass die mechanische Erhaltung die einzige Orientierung der Käfer ist, dessen bin ich mir vollkommen bewusst. Es wäre sehr gut möglich, dass die Tiere sich ihrer Rückenlage bewusst sind und es nur nicht verstehen, sich umzudrehen. Und man könnte das Flüchten in der falschen Richtung so deuten, dass beim Berühren des Tieres ganz bestimmte instinktive Bewegungen ausgelöst werden, welche den Körper bei der umgekehrten Lage in der falschen Richtung fortbewegen müssen, und ebenso könnte man es erklären, dass das Tier nach unten hin zu gelangen sucht. Ich halte die Richtigkeit dieser Auslegung nicht für wahrscheinlich. Die später folgenden Versuche an Ephemeriden-Larven, welche Tiere auch im gewöhnlichen Leben im Stande sind durch Schwerpunktsverlagerung sowohl in der Rückenlage als auch in der Bauchlage zu schwimmen, beweisen wenigstens für diese Tiere mit Sicherheit, dass sie kein Bewusstsein ihrer falschen Lage haben.

Wasserwanzen. Versuchsmaterial. I. Bauchschwimmer: 1) *Narcoris cynicoides*. 2) *Corixa carinata*. 3) *Ranatra linearis*. 4) *Nepa cinerea*. II. Rückenschwimmer: 5) *Notonecta glauca*. 6) *Ploa minutissima*.

Diese 6 Wanzen species sind leichter als Wasser und nehmen immer ganz mechanisch die ihnen eigentümliche Gleichgewichtslage ein, so oft man auch den Versuchszylinder, indem sie sich befinden, umdreht. Abgetötete Tiere (durch Chloroform oder Wärme) nehmen dieselbe Lage im Wasser ein wie lebendige. [*Notonecta* darf nicht durch Wärme getötet werden.] Bringt man sie in 60proz. Alkohol, so behalten sie, obwohl das Medium spez. leichter ist, beim Untersinken die normale Lage bei, so lange nicht die Luft absorbiert ist, was bei einigen sehr schnell

geschieht. Es ist also das Gleichgewicht durch die Verschiedenheit der spez. Gewichte von Luft und Körpersubstanz garantiert. *Ranatra* und *Nepa* sind ganz miserable Schwimmer, ich habe sie deshalb nicht weiter untersucht.

Bei *Notonecta* und *Ploa* ist die Luft vorzugsweise auf der Bauchseite verteilt. Raubt man ihnen die Luft, so dass sie schwerer sind als Wasser, so wird beim Untersinken wie vorher die normale Rückenlage eingenommen, weil der Schwerpunkt auch jetzt noch im Körper nahe dem Rücken liegt. In spez. schwererem Salzwasser nehmen die der Luft beraubten Tiere die Bauchlage ein.

Bei den beiden Bauchschwimmern *Narcoris* und *Corixa* sind die Verhältnisse ebenso wie bei Wasserkäfern. Der Luft beraubt sinken sie in Wasser in der Rückenlage zu Boden und werden in Salzwasser in Bauchlage emporgehoben.

Der Versuch lebende Tiere durch Luftberaubung zum umgekehrten Schwimmen zu bringen gelingt bei *Narcoris* sehr leicht. *Corixa* wird leicht durch die Luftberaubung besinnungslos und es gelang mir von 8 Tieren nur an 2 mit Glück die Operation zu vollziehen. Beide Tiere verhalten sich der Luft beraubt gleich. Besonders bei *Narcoris* hatte ich bei oft wiederholten Versuchen immer den Eindruck, dass das Tier unten für oben hält. Ich habe den Versuch an diesem Tier verschiedenen Leuten vorgeführt, welche denselben Eindruck gewannen. Das Tier schwimmt ins Wasser gebracht in der Rückenlage nach unten, um die Luft dort zu erreichen. Unten angekommen thut es sein Bestreben nach Luft durch fortwährendes Gegenstoßen gegen die Wand kund. Dasselbe beobachtet man am normalen Tier, wenn man das Gefäß bedeckt. Rührt man das Tier an, so flieht es in der Rückenlage nach oben, weil es dort den Grund vermutet.

*Notonecta* und *Ploa* sind ebenfalls ganz leicht der Luft zu berauben. Sie schwimmen dann ganz wie sonst, nur dass sie eben schwerer sind als Wasser und Schwimmbewegungen machen müssen, um die Wasseroberfläche zu erreichen. Es wird ihnen das sehr schwer; aber bei nicht zu hohem Wasserstand gelingt es ihnen doch mit einiger Mühe. Setzt man die der Luft beraubten Tiere in Salzwasser, so nehmen sie mechanisch, wie schon oben gesagt, die Bauchlage ein. Sie selber aber glauben noch wie vordem schwerer als das umgebende Medium zu sein und in normaler Weise auf dem Rücken zu schwimmen, in Folge dessen streben sie nach unten um zur Luft zu gelangen. Dies Verhalten tritt stets mit großer Deutlichkeit und Regelmäßigkeit ein.

Gegen die Beweiskraft dieser Versuche an Wanzen könnte man dasselbe einwenden, wie bei Wasserkäfern.

Larve und Pupa libera von *Culex*. Die Larve ist spezifisch schwerer als Wasser; an der Oberfläche hält sie sich durch Adhäsion

fest. Bei Gefahr lässt sie sich sinken oder führt auch in die Tiefe führende Schläge aus.

Die Puppe ist leichter als Wasser. Bei Gefahr taucht sie mittels Schwanzschlägen unter. Beide Entwicklungsstadien verdanken ihre Lage der Gegenwart von Luft im Körper. Die Pupa libera sinkt in 70proz. Alkohol in der normalen Lage zu Boden. Ebenso wird die Larve in der normalen Lage in Salzwasser emporgehoben.

Die meiste und für die Lage ausschlaggebende Luft ist in den Stigmen enthalten, von denen die Larve eins am Hinterteil, die Pupa libera 2 an der Rückseite des Kopfes hat. Schneidet man der Larve das Stigma ab, so fällt das Tier um. Dagegen wird die Bauchlage des Körpers beibehalten, wenn man der Larve den Kopf abschneidet. Schneidet man der Pupa libera ein Stigma ab, so sinkt sie in schiefer Lage zu Boden. Schneidet man beide ab, so fällt das Tier um. Den Schwanz der Pupa libera kann man abschneiden, ohne dass dadurch die Gleichgewichtslage geändert wird.

*Argyroneta aquatica*. Sie schwimmt auf dem Rücken und diese Lage ist sowohl durch den Gehalt an Luft, als auch durch die Gestalt bedingt. Der Luft beraubt sinkt das Tier in der Rückenlage zu Boden und wird in Salzwasser in der Bauchlage nach oben getrieben. Das normale Tier lässt sich leicht durch Kompression des Wassers im Zylinder zum Sinken bringen.

## II. Nicht Luft atmende Schwimmer und solche, welche sie direkt aus dem Wasser nehmen.

### Alle schwerer als Wasser.

*Hydrachna sanguinea*. In spezifisch schwererer Salzlösung schwimmt sie ebenso wie in spez. leichterem Wasser auf dem Bauch. Beim Umdrehen des Gefäßes wird mechanisch immer wieder dieselbe Lage eingenommen. Die Lage im Wasser ist nicht sehr stabil. Schon eine geringe Verlagerung des Schwerpunktes etwas nach dem Rücken hin, bewirkt, dass das Tier umkippt. Eine solche Verlagerung tritt ein, wenn man das Tier unvorsichtig abtötet. Es streckt nämlich gern beim Sterben die Beine nach unten, wodurch natürlich der Schwerpunkt relativ nach dem Rücken hin verrückt wird. Durch ganz kurzes Eintauchen in Alkohol gelingt es, das Tier in der natürlichen Haltung zu töten. Es sinkt dann in derselben Lage in Wasser zu Boden, in der es in Salzwasser nach oben steigt. Aus diesem Verhalten geht hervor, dass im Tier zwei Substanzen von verschiedenem Gewicht vorhanden sind. Es sind dies ebenso wie bei den direkt luftatmenden Tieren Luft und Körpersubstanz. Lässt man nämlich das Tier längere Zeit in Alkohol, so wird die Luft absorbiert, und jetzt sinkt es in der Rückenlage zu Boden und steigt in der Bauchlage in Salzwasser empor,

*Argulus foliaceus*. Die horizontale Bauchlage ist gut fixiert. Sie wird beim Umdrehen des Gefäßes immer wieder von selbst eingenommen.

Trotzdem ich keinen Versuch mit *Argulus* in spez. schwererer Flüssigkeit gemacht habe, bin ich doch geneigt anzunehmen, dass die Gleichgewichtslage durch eine Verschiedenheit im spez. Gewicht bedingt ist, weil die Bauchlage des Tieres durch seine Gestalt nicht erklärt ist.

Cyclopiden. Alle mir bekannten Arten schwimmen auf dem Rücken. Diese Gleichgewichtslage wird garantiert durch die Gestalt des Tieres. Der Schwerpunkt liegt beinahe in der Mitte des Körpers etwas mehr dem Kopfe zu (also bedeutend weiter von der Begrenzungslinie der Beine entfernt als vom Rücken). Infolge dessen liegt der Kopf in der Ruhelage auch etwas tiefer. Der Widerstand wirkt in demselben Sinne wie die Schwerkraft. In spez. schwereres Salzwasser gebracht, sterben die Tiere schnell. Lebendig und tot nehmen sie in demselben die Bauchlage ein, woraus hervorgeht, dass nur die Gestalt und nicht ein Unterschied im spez. Gewicht die Lage bedingt.

Daphniden. Die Daphniden sind keine sehr eleganten Schwimmer. Sie bewegen sich langsam und schwankend vorwärts ohne feste Richtung und ohne sichere Erhaltung des Gleichgewichts. Der Grund für diese Unsicherheit der Lage ist in der Gedrungenheit des Körpers zu suchen. Der Lage des Schwerpunkts nach müssten die Tiere in der Rückenlage schwimmen. Tote Daphniden nehmen beim Sinken in Wasser auch immer diese Lage an. Ebenso die lebenden Tiere, wenn sie sich sinken lassen. In spez. schwererem Salzwasser wird immer die Bauchlage eingenommen. Von den lebenden Daphniden schwimmen diejenigen, welche mit einem Haftorgan am Rücken versehen sind, immer in der Rückenlage, während die, welche kein Haftorgan haben, häufig diese Lage verlassen, indem sie sich um eine die beiden Schalenpole verbindende Axe drehen. In Salzwasser sterben die meisten Daphniden schnell, in einem Zeitraum von 3—15 Minuten; diese Zeit genügt aber um zu konstatieren, dass sie umgekehrt schwimmen wie in gewöhnlichem Wasser.

*Branchipus*. Das Tier schwimmt in der Regel auf dem Rücken. Hin und wieder sieht man das Tier im Wasser einen Purzelbaum schlagen; es kehrt aber gleich darauf wieder in die Gleichgewichtslage auf dem Rücken zurück. Beim Purzelbaum krümmt sich das Tier etwas stärker und führt sehr schnelle und starke Bewegungen mit den Beinen aus, woraus, wie man sich leicht vorstellen kann, eine Kreisbewegung um eine zur Krümmungsebene des Tieres senkrechte Axe resultiert. So oft man einen Zylinder, in dem sich ein lebender oder abgetöteter *Branchipus* befindet, umdreht, immer wird mechanisch die Gleichgewichtslage auf dem Rücken eingenommen. Der Körper

an sich ohne Beine würde schon die Rückenlage einnehmen. Der Schwerpunkt liegt innerhalb der Krümmung aber näher der Mitte des Bogens als der Verbindungslinie von Kopf und Schwanz. Der Widerstand bei einem so gekrümmten Körper wirkt im selben Sinne richtend, wie die Schwerkraft. Nehmen wir noch die Beine hinzu, so wird dadurch die Wirkung beider Kräfte wesentlich verstärkt. Man kann sich also nicht wundern, wenn die Gleichgewichtslage von *Branchipus* sehr fest fixiert ist.

Asseln (*Idotea*) und Ephemeridenlarven verhalten sich ganz gleich. Die Tiere nehmen im Leben zwei verschiedene Gleichgewichtslagen ein. Die gewöhnliche Lage beim Schwimmen und Fallen ist die Bauchlage. Häufig aber sieht man sie auch auf dem Rücken schwimmen und sich zu Boden sinken lassen. Ich bemerkte zuerst bei Asseln später auch bei Ephemeridenlarven, dass sie bei den beiden Gleichgewichtslagen zwei verschiedene Haltungen des Körpers einnehmen. Wenn sie in der Bauchlage schwimmen, so ist der Körper stark dorsal nach innen gekrümmt, wenn man so sagen darf, sie schwimmen mit hohlem Kreuz. Wenn sie dagegen auf dem Rücken schwimmen, so hat der Körper eine grade Haltung oder auch — wenigstens bei Asseln — eine gebogene Haltung (krummer Buckel). Die Haltung ist nicht die Folge der Bauch- oder Rückenlage sondern die Ursache derselben. Es wird einfach der Schwerpunkt verlegt und dadurch die Lage geändert.

Ist der Körper ausgestreckt, so muss er in spezifisch leichterem Wasser — vorausgesetzt, dass das spez. Gewicht annähernd gleichmäßig ist —, die horizontale Rückenlage einnehmen, weil der Körper in bezug auf die Beine die größere Masse bildet, der Schwerpunkt also im Körper liegt (Fig. 1). Der Widerstand wirkt in gleichem Sinne wie die Schwerkraft.

Fig. 1.

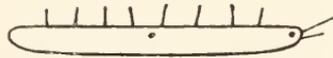


Fig. 2.



Fig. 3.



Wird jetzt der Rücken genügend hohl gemacht, so rückt der Schwerpunkt nach unten (Fig. 2), und das Tier dreht sich um, weil der Schwerpunkt in der Bauchlage (Fig. 3) der anziehenden Kraft näher ist. In dieser Haltung wird der Widerstand auf die Lage fast gar nicht richtend einwirken. Die Flüssigkeitsteilchen können zwar nicht gut zwischen den Beinen abfließen, aber dieser Widerstand wird fast ganz dadurch aufgehoben, dass die Konkavität nach unten ge-

richtet einen ebenso großen vielleicht noch größeren Widerstand leisten würde.

Almt man die beiden Haltungen der Assel in Wachs nach, so findet man, dass die beiden Modelle thatsächlich in der postulierten Gleichgewichtslage in 70proz. Alkohol zu Boden sinken. Dem entsprechend wird natürlich das Modell für die Rückenlage in spezifisch schwererem Wasser die Bauchlage einnehmen und das für die Bauchlage die Rückenlage.

Giebt man abgetöteten Asseln oder Ephemeriden-Larven die beschriebenen Stellungen, so zeigen sie sowohl in spez. leichteren wie in spez. schwereren Flüssigkeiten das gleiche Verhalten wie die Wachsmodele. Das spez. Gewicht ist also thatsächlich einheitlich.

Ich brachte auch lebende Ephemeriden-Larven in Lösungen von Chlornatrium und unterschwefligsaurem Natron. Besonders letzteres wird gut vertragen. Nach 10 Minuten langem Aufenthalt zeigen die Tiere noch gar keine krankhaften Symptome. Leider wurde es versäumt entsprechende Versuche an Schwimmasseln zu machen. Die Ephemeriden-Larven nehmen im Salzwasser meist die Stellung für die Bauchlage ein, so dass sie also in dem spez. schwereren Medium in der Rückenlage schwimmen. Sie tummeln sich munter im Gefäß umher, lassen sich hin und wieder auf eine übergedeckte Glasscheibe fallen und kriechen auf derselben herum, wie sonst auf dem Boden des Gefäßes. Bald schwimmen sie wieder in der Bauchlagenstellung nach unten, nehmen auch mal die Rückenlagenstellung ein und lassen sich in der Rückenlage (vom Tier aus gerechnet, von uns aus gerechnet in der Bauchlage) nach oben treiben, kurz sie benehmen sich ganz wie im Wasser, nur dass die Begriffe von unten und oben umgekehrt sind. Hätte das Tier noch ein vom äußern Medium unabhängiges nur von der Anziehungskraft der Erde beeinflusstes Orientierungsorgan, so stände nichts dem im Wege, dass das Tier auch im spez. schwereren Medium die Bauchlage beim Schwimmen einnähme und den Boden nach unten hin suchte, weil es eben im Stande ist willkürlich über Bauch- oder Rückenlage zu entscheiden.

*Gammarus pulex*. Dieses Tier bewegt sich im Wasser gleich geschickt in 3 verschiedenen Lagen, auf dem Bauch auf dem Rücken und auf der Seite. Dass bei diesen Lagen verschiedene Stellungen des Körpers eingenommen werden, habe ich wohl bemerkt, konnte sie aber bei der Schnelligkeit der Bewegung und bei dem häufigen Wechsel zwischen den 3 Lagen nicht genau präzisieren. Versuche, die Lagen zu photographieren, blieben bei dem Mangel an Hilfsmitteln erfolglos. Es gelang mir am toten Tier zwei Stellungen des Körpers herauszufinden, in denen beim Untersinken in Wasser die Rückenlage resp. Seitenlage eingenommen wird (dem entsprechend nahm der Körper in diesen Stellungen in spez. schwereren Medien die umgekehrte Lage

ein, woraus die spezifische Gleichmäßigkeit des Materials hervorgeht); aber für die Bauchlage konnte ich keine — wenigstens keine natürliche — Stellung finden. Auch dahinzielende Versuche an Wachsmo-  
 delln blieben bisher ohne Erfolg. Es wäre möglich, dass die Bauchlage gar keine stabile sondern eine labile ist. Dafür spricht, dass das lebende Tier, welches in Bauchlage schwimmt, beim Umdrehen des Gefäßes keine Gegendrehung macht, sondern mit umgedreht wird und nun in der Rückenlage weiter schwimmt. Inwieweit dabei aber die Stellung des Körpers geändert wird, konnte ich nicht beobachten. Jedenfalls ist die Stellung des Körpers bei der normalen Bauch- und Rückenlage nicht die gleiche. Bei der Bauchlage ist der Körper nicht so stark gekrümmt wie bei der Rückenlage und die 3 hinteren Torakalbeinpaare sind stärker nach oben gestreckt. Bei der Seitenlage wird eine mittlere Krümmung inne gehalten und die Beine werden wie bei der Bauchlage weit nach oben gestreckt. Zwei Wachsmo-  
 delle, von denen man dem einen die bei der Bauchlage beobachtete Stellung gegeben hat, dem andern die der Seitenlage, nehmen beide im Wasser wie im Alkohol die Seitenlage ein. Man kann sich leicht vorstellen, dass dies durch die nach hinten gestreckten Beine bewirkt wird. Die für die Rückenlage beobachtete Stellung hat auch beim Wachsmo-  
 dell die Rückenlage zur Folge. Von einer mechanischen Erhaltung des Gleichgewichts kann ich der Zeit also nur bei der Rücken- und bei der Seitenlage sprechen. Vielleicht werden später wiederholte Photographieversuche auch über die Bauchlage Aufschluss geben.

Versuche an lebenden Tieren in spez. schwereren Medien erklären nichts. Die Tiere krümmen sich stark zusammen, um die Kiemen zu schützen und werden infolge dessen in der Bauchlage (welche in Wasser der Rückenlage entsprechen würde) emporgehoben.

### Fliegende Insekten.

Die Zahl meiner Versuche ist gegenüber den Hunderten von Versuchen, die ich an Schwimmern angestellt habe, so gering, dass ich von ihnen noch durchaus nicht allgemeine Schlüsse auf alle Insekten ziehen will. Außerdem bietet sich der Untersuchung außerordentlich große Schwierigkeiten. So lassen sich z. B. Umkehrversuche an lebenden Tier gar nicht anstellen. Außerdem steht abgesehen von der Luft kein Medium zu gebote, das spez. leichter ist als die im all-  
 gemeinen sehr viel Luft enthaltenden Insekten. Der Hauptgrund für die geringe Anzahl von Versuchen liegt aber darin, dass die warmen Herbsttage im verfloßenen Jahre sehr selten und infolge dessen auch wenig fliegende Insekten zu haben waren.

Ich untersuchte *Pieris brassicae*, 3 Libellen-Arten (*Aeschna juncea*, *Diplax scotica*, *Agrion elegans*), 4 Dipteren-Arten, 3 Hummeln (*Bombus*

*terrestris, muscorum* und *lapidarius*), *Locusta viridis*, *Geotropes*, 2 Stapli-  
liden und *Cassida*.

Ich verfuhr in der Weise, dass ich die Tiere, nachdem sie vor-  
sichtig mit Chloroform betäubt oder getötet waren, mit verschiedenen  
Flügelstellungen, die ihnen natürlich sind, in großen weiten Zylindern  
oder frei im Raum fallen ließ. In welcher Lage ich die Tiere auch  
fallen ließ, immer nahmen sie während des Niederfallens die Bauch-  
lage ein, welche bis zum Boden beibehalten wurde.

Dass hierbei die Gestalt der Tiere von großem Einfluss ist, zeigt  
ein Blick auf das Verhältnis zwischen Flügel und Körper. Dass aber  
auch bei den meisten untersuchten Tieren das Verhältnis von Luft und  
Körpersubstanz einen Einfluss auf die Erhaltung der Bauchlage hat,  
zeigt der Umstand, dass sie mit Ausnahme weniger in derselben Lage  
in spez. schwererem Wasser nach oben getrieben wurden, in der sie  
in Luft zu Boden fielen. Den Japanern muss diese physikalische Er-  
haltung des Gleichgewichts bei Schmetterlingen längst bekannt ge-  
wesen sein. Dies kommt in den Schmetterlingen aus Papier zum  
Ausdruck, welche die Japaner mittels Fächerschlägen in vollkommen  
natürlicher Lage umherschwirren zu lassen verstehen.

Aus dem allen geht hervor, dass die mechanische Erhaltung des  
Gleichgewichts eine große Rolle im Tierreich spielt, wenn sie vielleicht  
auch nicht bei allen untersuchten Tieren die einzige Art der Orien-  
tierung ist.

### Tiere mit Otolithen-Apparaten.

Was nun die Tiere mit Otolithenapparaten oder mit Otolithen-  
apparaten und Canales semicirculares anbetrifft, so schließe ich mich  
auf Grund der Litteratur und eigener Versuche der Ansicht derer an,  
welche diese Apparate als Gleichgewichtsorgane deuten. Ich will  
nicht die Versuche weitläufig beschreiben, sondern nur einige mir  
interessant erscheinende Punkte hervorheben.

Alle mit solchen Apparaten versehenen Tiere haben natürlich  
ebenso wie die bis jetzt durchgenommenen eine ganz bestimmte Gleich-  
gewichtslage, welche durch die Gestalt oder durch ein spez. Ver-  
hältnis bedingt ist (natürlich nur beim freien Fall oder Schweben).

Setzt man einen chloroformierten Frosch in Wasser, so nimmt  
die Schnauze als der die Luft aufnehmende Teil die höchste Lage ein  
und ragt aus dem Wasser empor. Der übrige Teil des Körpers nimmt  
unter dem Wasser eine von der horizontalen etwa um 70° abweichende  
Gleichgewichtslage auf dem Bauch ein. Bringt man das Tier in  
irgend einer Lage unter Wasser, immer steigt es wieder in der eben  
beschriebenen Lage empor. Diese Lage nimmt der lebende Frosch  
nur bei ganz ruhiger Lage im Wasser ein. So wie er schwimmt,  
nimmt er eine horizontale Lage ein.

Von Fischen ist es zur genüge bekannt, dass die meisten Arten, wenn sie nicht balanciren, also wenn sie tot, chloroformirt oder der Flossen beraubt sind, die horizontale Rückenlage einnehmen. Sie erhalten sich also im normalen Zustand durch Balanciren im labilen Gleichgewicht.

Ebenso erhält sich *Mysis* im normalen Zustand im labilen Gleichgewicht. Die abgetötete *Mysis* sinkt in der Rückenlage zu Boden und wird in spez. schwererem Medium in der Bauchlage emporgehoben, was die Gleichmäßigkeit des spez. Gewichts des Tieres beweist.

Labyrinthlose Frösche<sup>1)</sup> und Fische<sup>2)</sup> und otocystenlose *Mysis*<sup>3)</sup> schwimmen nun (abgerechnet die Schwankungen und Drehungen, welche

1) Labyrinthexstirpationen an Fröschen sind hauptsächlich von Schrader, Breuer und Ewald gemacht (Schrader, Pflüger's Arch., 41, S. 75; Breuer, Pflüger's Arch., 48, S. 195; Ewald, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus VIII. Wiesbaden 1892). Wenn Breuer (S. 237 u. 238) schreibt, dass beiderseits operierte Tiere auf dem Rücken schwimmen, wenn man sie in der Rückenlage aufs Wasser legte, und auf dem Bauch, wenn man sie in dieser Lage ins Wasser bringt, so muss ich dem nach meinen Beobachtungen widersprechen. Auch Ewald sagt nichts der Art.

Legt man den operierten Frosch auf dem Rücken ins Wasser, so bleibt er in dieser Lage liegen, wenn er sich nicht bewegt, weil er sich im labilen Gleichgewicht befindet; sowie er aber Schwimmbewegungen macht, so dreht er sich mechanisch (gleich oder nach einigen Stößen) zur Bauchlage um. (Uebrigens werden nach Ewald und nach meinen Beobachtungen die Beine unregelmäßig ausgestoßen, während Breuer gleichzeitiges Anstoßen angibt.)

Breuer hat ferner beobachtet, dass ins Wasser gesetzte, operierte Frösche sich nach einiger Zeit zu Boden sinken ließen und hier häufig auf dem Rücken liegen geblieben sind. Ich habe den Vorgang nie beobachtet, möchte aber glauben, dass es sich dabei um sehr ermüdete Tiere gehandelt hat. Thatsache ist es (Ewald und eigne Beobachtungen), dass muntre Tiere, welche man auf den Rücken gelegt hat, sich immer umdrehen allerdings mit großer Anstrengung. Es ist auch gar kein andres Resultat zu erwarten, da ihnen ja die Orientation durch das Tastgefühl nicht fehlt. Macht man den Versuch mehrmals hintereinander mit demselben Tier, so bleibt es schließlich auf dem Rücken liegen, aber nicht, weil es nicht wüsste, wo unten und oben ist, sondern vor Erschöpfung.

2) Von Labyrinthoperationen an Fischen sind nur solche am Haifisch publiziert und zwar von Steiner, Loeb und Sewall (Steiner, Sitzungsberichte der Berliner Akademie, 20. Mai 1886; Loeb, Pflüger Archiv, 49, S. 175 und Bd. 50, S. 66; Sewall, Journal of physiol., Bd. 4, p. 339).

Die meisten ihrer Operationen sind nur einseitig ausgeführt. Bei doppelseitiger Labyrinthexstirpation finden sie Drehungen um die Längsaxe und Purzelbäume. Eine bestimmte Ruhelage beschreiben sie nicht. An Knochenfischen sind, so weit mir bekannt ist, keine Versuche gemacht. — Bei *Perca fluviatilis* ist es bei einiger Uebung nicht schwer das ganze Labyrinth zu exstirpieren. Bei *Esox*, den ich ebenfalls untersuchte, bieten sich etwas mehr Schwierigkeiten. Jedoch ist hier die Operation einzelner Kanäle besonders des hinteren sehr leicht ausführbar. Von den Autoren werden für den Haifisch Gleich-

sich direkt nach der Operation zeigen) in der Lage, welche ihnen durch ihr spez. Verhältnis respektive ihre Gestalt gegeben ist. Nur gewichtsstörungen beim Ausschneiden einzelner Kanäle fast ganz gelehnet. Bei *Perca* sah ich deutliche Gleichgewichtsstörungen eintreten. Ich muss aber von der genaueren Beschreibung der Versuche noch vorläufig abstehe, weil ihre Anzahl noch zu gering ist.

Bei beiderseitiger Exstirpation des ganzen Labyrinths traten die von den Autoren beschriebenen Drehungen um die Longitudinalaxe und auch Purzelbäume ein. Aber schon wenige Stunden nach der Operation schwammen die Tiere fast immer in reiner Rückenlage und nur hin und wieder besonders bei schnellen durch mechanische Reize hervorgernfenen Bewegungen wurden die Drehungen um die Axe wieder aufgenommen. Ließen sich die Tiere zu Boden nieder, so drehten sie sich auf die Bauchseite, was nur beweist, dass das Gehirn oder wenigstens das Zentralorgan des Gleichgewichtssinnes unverletzt war. Auch bei verletztem Mittelhirn wird beim Schwimmen vorzugsweise die Rückenlage eingenommen; aber wenn sich solche Tiere auf den Boden niederlassen, so bleiben sie auf dem Rücken oder auf der Seite liegen und drehen sich nicht um.

3) Ueber die Funktion der Otolithenapparate bei wirbellosen Tieren sind außer der Arbeit Delages, welche die Cephalopoden und Arthropoden behandelt, nur noch zwei Arbeiten von Engelmann und Verworn vorhanden (Engelmann, Ueber die Funktion der Otolithen, Zool. Anz., 1887; Verworn, Gleichgewicht und Otolithenorgan, Pflüger's Arch., 50, S. 423). Beide Gelehrte haben Ctenophoren zu ihren Versuchen benutzt. Besonders die Versuche von Verworn haben bei ihrer großen Zahl und Exaktheit sehr viel Interesse. Er experimentierte hauptsächlich mit *Eucharis multicornis* und *Perca orata* und hatte besonders bei letzterer sehr gute Resultate.

Dieses Tier vermag in größeren Zeiträumen sein spez. Gewicht zu verändern, so dass es einmal schwerer, ein anderes Mal leichter als Seewasser ist. Wodurch dies geschieht sagt er nicht. Vielleicht ist es auf dieselbe Weise zu erklären, auf die er selbst neuerdings das Fallen und Steigen der Radiolarien erklärt hat, nämlich dadurch, dass intracellulär reines Wasser d. h. Seewasser minus Chlornatrium aufgenommen wird. In beiden Fällen konnte er ein bestimmtes spez. Verhältnis am Tier nachweisen. Reizte er ein spezifisch leichteres und ein spez. schwereres Tier, so dass sie die Ruderplättchen einzogen, dann nahm in beiden Fällen der Körper mechanisch aber sehr langsam eine solche Gleichgewichtslage ein, dass der Sinnespol nach unten gerichtet war; es geht daraus hervor, dass der Sinnespol (vielleicht durch den Otolithen) schwerer ist als die übrige Körpersubstanz. Dieselbe Lage nimmt das Tier beim Schwimmen ein, wenn es spez. leichter ist als das umgebende Medium. Drehte er ein in dieser Lage schwimmendes Tier um, so drehte es sich in die alte Lage zurück aber nicht dadurch, dass es sich der mechanischen Umdrehung überließ, sondern durch einseitige (resp. doppelseitig entgegengesetzte) Bewegung der Ruderplättchen. Wenn das Tier jedoch schwerer ist als das Meerwasser, so schwimmt es nicht in dieser Lage, sondern umgekehrt mit dem Sinnespol nach oben, welche Lage, als labile Gleichgewichtslage, nur durch Balancieren mit den Ruderplättchen erreicht wird.

Nachdem er diese Thatsachen festgestellt hatte, setzte er bei einigen Tieren den Otolithenapparat außer Funktion, indem er bei *Eucharis* den Oto-

wenn die Tiere in der ihnen durch ihr spez. Verhältnis gegebenen Gleichgewichtslage nach der Operation schwimmen, ist erwiesen, dass wirklich die Otolithenapparate ein Gleichgewichtsorgan sind.

Es hat nach meiner Meinung nur ganz bedingte Beweiskraft, wenn Delage von der operierten *Mysis* sagt: „Mais même après que la plaie s'est cicatrisée, que les animaux se sont remis à manger et ont repris toutes les apparences d'une santé parfaite, la natation correcte et normale reste impossible“. Uebrigens beschreibt er gar nicht, wie die Tiere eigentlich nach dem Verheilen der Wunde geschwommen sind. Er sagt nur, dass sie sich nach der Operation (er hat ihnen die Augen und die otocystentragenden Schwanzanhänge abgeschnitten) um ihre longitudinale Axe drehten u. s. w. Nach Delage hat das Zerstören der Otocysten allein ohne Abschneiden der Augen gar keinen Erfolg. Ich muss dem durchaus widersprechen.

Bei zwei Exemplaren von *Mysis* schnitt ich die Schwanzanhänge bis zu den Otocysten ab. Sie schwammen nach der Operation vollkommen normal; der einzige Unterschied war der, dass sie sich beim Heraannahen eines Gegenstandes nicht wie sonst durch Schwanzschläge, sondern nur durch Rudern mit den Beinen flüchteten. Denselben Tieren schnitt ich nach 3 Stunden auch noch die Otocysten ab. Drei andern schnitt ich ebenfalls die ganzen Schwanzanhänge ab. 2 Exemplaren zerstörte ich die Otocysten mit Nadelstichen (auch diese machten keinen Gebrauch mehr vom Schwanz), 3 Tieren schnitt ich nur die innern die Otocysten enthaltenden Schwanzanhänge ab, 2 Exemplaren zerdrückte ich die Otocyste mit der Pinzette. Alle diese 12 Exemplare verhielten sich nach der Operation gleich. (Soweit sie noch einen Schwanz hatten, machten sie doch keinen Gebrauch davon). Gleich nach der Operation drehten sich die Tiere einige Minuten lang um die Longitudinaxe und ließen sich dann zu Boden fallen. Bald darauf erhoben sie sich wieder und schwammen nun zuerst unsicher aber bald

lithen mittels einer Pipette herauszog, bei *Beroe* den Sinneskörper mit einem glühenden Draht zerstörte, wobei, wie ich glaube annehmen zu dürfen, der Otolith im Tier blieb. Bei beiden Tieren waren die Bewegungen nach der Operation unkoordiniert. Sie schwammen regellos im Wasser umher und nur bei *Beroe* wurde hin und wieder vorübergehend die Gleichgewichtslage eingenommen, welche durch das spez. Verhältnis bedingt ist. Ich möchte daraus, dass dies bei *Eucharis* nicht eintrat, schließen, dass es der Otolith ist, welcher das spez. Verhältnis ausmacht. Verworn nimmt infolge dieser Versuche an, dass thatsächlich der Otolithenapparat die Gleichgewichtslage beim normalen Tier bedingt. Beweisend scheinen mir die Versuche dafür allerdings nicht zu sein, weil die Koordination der Bewegung aufgehoben ist. Trotzdem bezweifle ich nicht, dass auch bei den Ctenophoren der Otolithenapparat wirklich dem Zweck der Gleichgewichtserhaltung dient und ich bin sicher, dass die *Beroe ovata* in der ihr durch das spez. Verhältnis gegebenen Lage schwimmen würde, wenn es gelänge den Apparat außer Funktion zu setzen ohne die Koordination der Bewegungen zu stören.

immer sicherer werdend in der Rückenlage umher. Sowie sie sich aber auf dem Boden niederlassen, tritt das beim Schwimmen unthätige Tastgefühl in sein Recht, sie drehen sich um und kriechen in der Bauchlage umher. (Es wäre interessant zu wissen wie *Mysis* schwimmt, wenn sie eben gehäutet hat, wobei nach Hensen der Otolith mit abgeworfen wird.) *Mysis* kann nach Exstirpation der Otocysten zwar noch hören, aber nur unvollkommen. Wenigstens ist sie auf Geräusche hin bedeutend weniger reflexerregbar wie sonst.

Die Beobachtung Hensen's, dass *Mysis* für tiefe Töne mehr empfänglich ist als für hohe kann ich bestätigen. Ich konnte bei ruhigem, klaren Wetter große Massen von *Mysis* von der kleinen Landungsbrücke in Klampenborg bei Kopenhagen aus beobachten. Setzte ich mit einer Stange das Wasser in gelinde Bewegung so reagierten die Tiere gar nicht. Schlag ich aber mit einem Hammer gelinde an einem Brückenpfeiler, welcher einen tiefen Ton von sich gab, so wechselten die Tiere mit einem heftigen Schwanzschlag den Platz. Beim Anschlagen einer dünnen ins Wasser gestellten Latte von hohem Ton reagierten die Tiere wenig oder gar nicht. (Uebrigens sah ich auch Asseln beim Anschlagen der Pfähle sich flüchten.)

Auch *Astacus fluviatilis* ist nach dem Zerstören der Otocysten lange nicht mehr so empfindlich gegen Geräusche wie sonst. Die Gleichgewichtsstörungen bei ihm sind nicht groß aber doch wohl bemerkbar. Der Gang ist etwas schwankend; die Tiere fallen häufiger um als normale und, was das größte Symptom ist, sie vermögen es nicht sich durch Schwanzschläge umzudrehen, was sonst bei den Krebsen sehr häufig ist. Auch mit Hilfe der Beine gelingt es ihnen nur sehr schlecht sich umzudrehen, wenn sie auf dem Rücken liegen. Für die doppelte Funktion der Otocyste (Hören und Gleichgewichtsorgan) spricht, dass festsitzende oder sich langsam bewegende Tiere (viele Molusken) ausgebildete Otocysten haben.

Es spricht auch dafür, dass *Carcinus Maenas*, der bei seinem überaus stabilen Gleichgewicht eines Gleichgewichtsapparats nicht bedarf, zwar eine große mit sehr vielen und feinen Haaren ausgestattete Otocyste hat, dass in dieser Otocyste aber der Otolith fehlt, der erst im Stande ist das Organ zum Gleichgewichtsorgan zu machen. (Delage scheint das Fehlen des Otolithen bei *Carcinus*, welches Hensen besonders erwähnt, nicht bekannt gewesen zu sein. Sonst würde er wohl nicht versucht haben, das Tier durch Exstirpation der Antennulae aus seinem ruhigen Gleichgewicht zu bringen.) Die Zoöa von *Carcinus* dagegen, welche eines Gleichgewichtsorganes bedarf, hat eine wohl mit Otolithen ausgestattete Otocyste. Ich wüsste nicht wie man dies anders als im angegebenen Sinne deuten könnte.

Danach möchte ich von den beiden von Verworn vorgeschlagenen Bezeichnungen „Statolith“ und „Statoocyte“ nur den ersteren empfehlen, weil mir die Hörfunktion des Organs ziemlich sicher erscheint.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Bethe Albrecht

Artikel/Article: [Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts. 95-114](#)