und die Nachzucht der letzteren führte sogar zu einer qualitativen und quantitativen Steigerung der Fruchtbarkeit. Woutwarth bemerkt dazu: „Die Inzucht ist also nicht die Ursache der Entartung, sie beeinflusst nur die Trennung der guten Eigenschaften von den schlechten. Es ist also die Aufgabe des verständigen Züchters, erstere stetig auszuwählen und letztere systematisch auszuschalten."

Diese These wird auch von Dr. N. Kramer als mit den Zuchtprinzipien der Bienenzüchter in Einklang stehend erklärt und dahin ergänzt, dass gerade die Inzuchtköniginnen sich vorzüglich bewähren und die Fortzüchtung in reiner Blutlinie die dankbare Aufgabe der Zuchtgenossenschaften sei „Es hat sich somit die allgemeine Ansicht vom Fluche der Inzucht nur da bewahrheitet, wo die Familie oder Blutlinie von Anfang an schwächlich war." —

Es schien mir von Wert zu sein, auf die verschiedenen hier zur Sprache gebrachten Fragen und Tatsachen mit Nachdruck hinzuweisen und auf der einen Seite die Schäden einer unrichtigen Ernährung und der Domestikation ganz besonders hervorzuheben, da diese sehr wichtig und unserer Beeinflussung zugänglich sind; auf der anderen Seite aber sollten die vielfach schweren Bedenken gegenüber der Inzucht gemildert werden durch den Hinweis auf andere dabei mitwirkende Faktoren, die eine schädliche Wirkung der Inzucht vortäuschen. Die Hervorkehrung dieser beiden Seiten unserer Frage nach den primären Krankheitsursachen dürfte gerade in der Gegenwart von nicht geringem praktischen Nutzen sein, wo zahlreiche Experimente mit Schmetterlingen über Transmutation, Vererbung und speziell über die Mendel'schen Gesetze von verschiedenen Forschern vorgenommen werden und deren Resultate in ihrem endgültigen Werte doch ganz wesentlich davon abhängig sind, ob alle oder doch viele, oder aber nur wenige Raupen sich bis zum Falter entwickeln. Treten Krankheiten auf, so können selbst die mühsamsten Versuche zu keinem brauchbaren Ergebnis führen.

Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion.

II. Noch einmal die Geotaxis unserer Mollusken.

Von Dr. W. Baunacke.
I. Assistent am Zoologischen Institut Greifswald.

(Mit 7 Figuren.)

Auf meine erste über das gleiche Kapitel tierischer Sinnesphysiologie in dieser Zeitschrift erschienene Veröffentlichung (1913) hin sprach mir E. Mangold in Erinnerung eigener ähnlicher Versuche an Echinodermen (cf. Ztschr. f. allg. Physiologie 9. Bd., 1909,

p. 112) brieflich den leisen Verdacht aus, die von mir bei *Limax*-, *Arion*- und *Helix*-Arten beobachteten Reaktionen dürften möglicherweise auch bei dekapitierten und damit zugleich ihrer Statocysten beraubten Tieren noch in Erscheinung treten. Mangold selbst hatte gelegentlich eines Aufenthaltes in Neapel beobachtet, dass abgeschnittene und der Armspitzen beraubte Arme von gewissen *Asterina*-Arten (Seesterne) noch negativ-geotaktische Bewegungen ausführten, ja, dass Schlangensterne selbst nach völliger Entfernung der Rückenhaut noch prompt aus Rücken- in Bauchlage umdrehten. Er riet mir deshalb zur Fortsetzung meiner Versuche in der von ihm angedeuteten Richtung, d. h. mit dekapitierten oder ihrer Statocysten beraubten Tieren. Für diese mir wertvolle Anregung, wie überhaupt für das rege Interesse, welches Mangold allen meinen Untersuchungen bisher entgegenbrachte, zu danken, möchte ich auch an dieser Stelle nicht verfehlen. Die in jener Richtung angestellten weiteren Versuche haben nun zu Ergebnissen geführt, die es mir wohl lohnend erscheinen lassen, noch einmal auf jene eigenartigen Orientierungserscheinungen bei den von uns betrachteten heimischen Mollusken zurückzukommen, zumal das ja meine schon am Schlusse der ersten Mitteilung geäußerte Absicht war.

Wir hatten schon damals bei verschiedenen Vertretern unserer Landpulmonaten Reaktionen kennen gelernt, die wir als „statische Reflexe" zu charakterisieren und auf die Wirkung der hier, wie bei so vielen anderen niederen Tieren auch, als „Gleichgewichtssinnesorgane" unverständlichen Statocysten zurückzuführen suchten. Diese Reflexe äußerten sich einmal bei der mit positiver Geotaxis (Kopfsenkung) an der Luft wie unter Wasser Hand in Hand gehenden Aufrichtung der Tiere aus Verkehrtlage (d. h. Rücken- respektiv Seitenlage, wie überhaupt jeder zur Lokomotion ungeeigneten Lage) in Normallage (d. h. Bauch- oder Kriechlage) als sogenannten Umkehrreflex, dann aber auch bei der Flucht der Tiere vor dem Erstickungstode unter Wasser als negativ-geotaktischer Fluchtreflex. Mit Mangold (cf. 1909, p. 140) wollen wir jenen Umkehrreflex besser „Umdrehreflex" (Selbstwendung!) nennen, damit einer Verwechslung dieser die Normallage des Körpers wiederherstellenden Reaktion mit der Umkehrreaktion, die wir als Antwort der Tiere auf jede Wendung der von uns zum Nachweis der negativen Geotaxis benutzten Schaukel (cf. 1913, p. 445) kennen lernten, vorgebeugt wird. Litten aber die damals von uns beschriebenen Versuche unter einem empfindlichen Mangel an Versuchs- und namentlich Vergleichsmaterial, so brachte der Sommer reichlich Gelegenheit, Versäumtes nachzuholen und die damals gewonnenen Resultate zu ergänzen resp. zu erweitern. So wurden die früheren Versuche an einer größeren Individuenzahl von *Helix pomatia* (L.), *Arion hortensis* (Fér.) und *Limax agrestis* (L.) wieder-

holt und auf *Arion empiricorum* (Fér.), *Helix hortensis* (Müll.) und *Helix arbustorum* (L.) ausgedehnt, die Resultate blieben bezüglich jener statischen Reflexe bei allen im Prinzip die gleichen, wie wir sie schon damals erkannten. Je nach den sonstigen Lebensgewohnheiten mehr oder minder träge, drehen sowohl der große *Arion empiricorum* (vgl. Abb. 1) als auch die *Helix*-Arten, *H. hortensis* und *H. arbustorum*, in Luft und Wasser prompt aus Verkehrtlage in Normallage um und führen, unter Wasser auf die Schaukel (cf. 1913, p. 445) gebracht, die negativ-geotaktischen Fluchtbewegungen ebenso aus, wie die schon früher daraufhin untersuchten Formen.

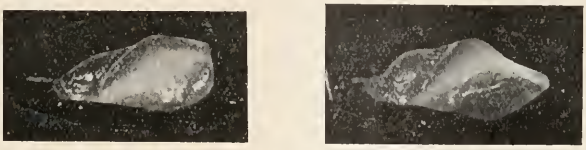

Fig. 1.

Es traten also bei allen der Umdrehreflex (Selbstwendung) (vgl. Abb. 1) und der negativ-geotaktische Fluchtreflex ganz unzweideutig scharf hervor, eine Tatsache, die es zusammen mit den Resultaten weiterer Versuche auch an wasserbewohnenden Mollusken (s. u.) recht wahrscheinlich macht, dass solche und ähnliche, bestimmten Lebensbedürfnissen angepasste Reflexe bei den Mollusken überhaupt eine weite Verbreitung finden. Mögen sie auch bei den einen stärker, bei anderen weniger stark hervortreten, so scheint doch für die Mehrzahl dieser Tiere ein in bestimmter Richtung wohl ausgeprägtes Orientierungsvermögen, das zur Gleichgewichtserhaltung in keiner Beziehung steht, Lebensbedingung zu sein. Am augenfälligsten treten naturgemäß die Reflexe in Erscheinung bei Formen, die mit einer gewissen lokomotorischen Gewandtheit ausgestattet sind, weil hier gewöhnlich die jeweils zu erwartende Reaktion unmittelbar auf den vorhergegangenen Reiz folgt und nicht, wie bei den trägeren Formen, minuten-, ja oft stunden- und tagelang (Bivalven!) auf sich warten lässt. Dies war auch der Grund, weshalb in folgendem alle Untersuchungen allgemeinerer Art vorwiegend an der leichtbeweglichen, lebhaften *Limax agrestis* (L.) ausgeführt, die anderen Formen aber nur vergleichsweise herangezogen wurden.

Zunächst lag mir vor allem daran, meiner Vermutung festere Stützen zu geben, dass die hier bezüglich ihrer biologischen Bedeutung bisher unverstanden gebliebenen, wohlentwickelten Statocysten als Träger des so stark ausgeprägten Orientierungsvermögens dieser Tiere betrachtet werden müssten. Insbesondere kam es mir darauf an, auch weiterhin Tatsachenmaterial zu sammeln, das geeignet sein könnte, den vermutlich engen Zusammenhang zwischen

Statocysten und Umdrehreflex resp. negativ-geotaktischen Fluchtreflex für jene erwähnten Landpulmonaten möglichst klar zu stellen. Zwei Wege stehen hierfür offen. Der kürzere, von Mangold vorgeschlagene, d. h. die Exstirpation der Statocysten vorzunehmen, die den Ausfall jener Reflexe ergeben müsste, wenn deren Auslösung in der Tat von jenen Sinnesorganen ausginge. Dieser Weg ist, so verlockend es seiner Kürze halber auch erscheint, aus später zu erörternden anatomisch-physiologischen Gründen leider ungangbar. Der andere umständlichere, aber immerhin leichter zu begehende Weg ist die Ausschaltung der Wirkungsmöglichkeit aller übrigen Sinne bis auf diejenige der Statocysten, die dann allein für die event noch anhaltenden statischen Reflexe verantwortlich zu machen wären. Versuchen wir es zunächst mit dem zweiten bequemeren Weg, d. h. mit der indirekten Beweisführung und zwar zuerst hinsichtlich des negativ-geotaktischen Fluchtreflexes!

Wir hatten bereits früher, veranlasst durch die Tatsache, dass die damals von uns betrachteten Tiere häufig negativ-heliotaktisch reagieren, also Schattentiere sind, Betrachtungen darüber angestellt, ob nicht vielleicht das Lichtempfinden an der Auslösung jener negativ-geotaktischen Reflexe beteiligt wäre. Indessen kamen wir durch die Beobachtung der Tiere auf der Schaukel, wo sie in gleicher Weise nach dem Lichte hin, wie von ihm weg, stets ihren Weg bergaufwärts nehmen (l. c. p. 445), zu dem Resultate, dass sich „die negative Heliotaxis der Tiere bei deren Orientierung unter Wasser in keiner Weise geltend mache."

Diese Behauptung in der vorstehenden Fassung bedarf aber bezüglich des Verhaltens des damals noch nicht untersuchten *Arion empiricorum* Fér. einer gewissen Einschränkung, die indessen das für uns wesentliche Endresultat in keiner Weise berührt. Werfen wir eine Handvoll *Limax agrestis* oder *Arion hortensis* irgendwo auf den Boden eines großen wassergefüllten Glasaquariums, so kriechen die Tiere nach beliebigen Richtungen hin so lange auf dem Aquariumboden fort, bis sie an eine von dessen vier aufsteigenden Seitenwänden anstoßen. Dann aber geht es ohne weiteres aufwärts und dem Wasserspiegel zu. Die Tiere lassen also von Anfang an den einseitigen Lichteinfall vom Fenster her unberücksichtigt, ja, auch in unmittelbarer Nachbarschaft aufsteigende Flächen üben keinen Einfluss auf die Richtung ihres Weges über den Aquarienboden hin aus, bleiben also unbemerkt. Anders *Arion empiricorum*! Werfen wir von diesen eine Anzahl frisch gefangener Exemplare auf den Aquarienboden, so kriechen sie von der Lichtseite des Gefäßes weg auf dem Boden hin, bis auch sie, an eine der Seitenwände anstoßend, den Weg nach oben finden (Abb. 2).

Daraus geht nun hervor, dass die negative Heliotaxis bei der Orientierung auf indifferenten, d. h. in unserem Falle wagerechten

Flächen, unter Wasser nicht ganz ohne Wirkung auf manche dieser Tiere ist, dass sie alle aber auf ihrem einmal eingeschlagenen Wege nach oben oder auch nur auf ansteigenden Flächen sich in keiner Weise durch den Einfall des Lichtes von dieser oder jener Seite her beirren lassen. Auch in der Dunkelkammer finden die Tiere ihren Weg nach oben ebenso prompt wie bei Tages- oder Lampenlicht. Bezüglich einer event. Beteiligung der Augen aber wissen wir bereits von unseren früheren Versuchen her, dass der negativ-geotaktische Fluchtreflex auch nach deren Amputation noch vollkommen normal erhalten bleibt, ja dass die Ommatophoren unter Wasser überhaupt nie, oder doch nie völlig, d. h. bis zur Entblößung des Auges ausgestülpt werden. Es sind also weder der ohnehin schwach ausgeprägte Gesichtssinn, noch auch ein etwa diesen Tieren eigener dermatoptischer Sinn (vgl. Simroth, III. Bd., p. 206) für deren wohlorientierte Fluchtbewegungen unter Wasser verantwortlich zu machen.

Fig. 2.

Das Licht scheidet somit bezüglich der negativ-geotaktischen Tendenz dieser Tiere unter Wasser in jeder Hinsicht als orientierender Faktor aus.

Wie steht es aber mit dem Tastsinn? Sahen wir nicht eben, dass die Tiere eine aufsteigende Fläche als solche unter Wasser nicht eher erkennen, als bis sie daran anstießen? Sollte die betreffende Fläche nicht von den wohlentwickelten Tastern des Kopfes als aufsteigend erkannt werden?

Wenn wir eine auf dem Aquarienboden in der Richtung auf eine der vier lotrecht aufsteigenden Wände hinkriechende Schnecke (*Limax agrestis*, *Arion empiricorum* oder *Helix pomatia*) beim Übertreten von jenem auf eine lotrechte Wand beobachten, so sehen wir, dass der Übertritt von der horizontalen zur vertikalen Fläche auf zweierlei Weise erfolgen kann. Entweder stößt das Tier mit dem Kopfe oder den nur halb ausgestülpten Tastern an die vertikal aufsteigende Wand an, empfindet sie als ein ihr in den bis dahin horizontal gerichteten Weg tretendes Hindernis, hebt deshalb den Kopf mit dem Vorderkörper hoch empor und betastet das Hindernis, um alsbald daran empor zu kriechen. Dabei wird die Lokomotion

keinen Augenblick unterbrochen, der Winkel zwischen der horizontalen und vertikalen Fläche aber wird übergangen, wie das Fig. 3a zeigt. Im anderen Falle schiebt das Tier unter Nichtbeachtung der sich ihm entgegenstellenden vertikalen Wand den Körper einfach an dieser empor, wobei es den Winkel zwischen beiden Flächen voll

Fig. 3a.

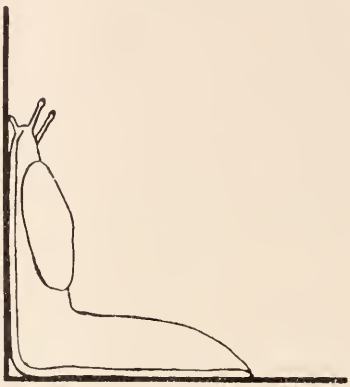

Fig. 3b.

auskriecht (vgl. Fig. 3b). Im ersteren Falle mag das Tier auf seinem horizontalen Wege unter rechtem oder spitzem Winkel auf die senkrecht aufsteigende Aquarienwand stoßen, immer schlägt es

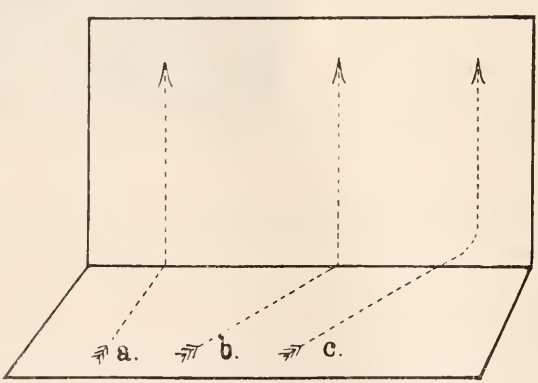

Fig. 4.

an dieser einen sogleich mehr oder minder genau lotrecht gerichteten Weg nach oben ein (vgl. Fig. 4a u. b). Im letzteren Falle aber tut es dies nur, wenn es die aufsteigende Wand unter annähernd rechtem Winkel trifft. Ist der Winkel, unter dem es der vertikal gestellten Fläche begegnet, ein spitzer resp. stumpfer, so wird die vorherige Wegrichtung beim Emporgleiten an der senkrechten Wand erst allmählich, aber doch sehr bald, in die negativ-geotaktische Richtung übergeleitet (vgl. Fig. 4c). Der Tast-

sinn scheint also eine gewisse Rolle bei der Orientierung dieser Tiere im Raume zu spielen, indessen ist seine Beteiligung an der Auslösung der negativ-geotaktischen Reaktionen nur von untergeordneter Bedeutung.

Wir wissen von unseren früheren Versuchen her, dass auch die Amputation der Taster und Ommatophoren nicht das geringste an den negativ-geotaktischen Bewegungen der Tiere ändert. Weiter aber müssten wir uns auch fragen, warum denn auch die Taster unter Wasser nicht, oder doch nicht völlig ausgestreckt werden, wenn gerade sie dem Tiere den Weg zum rettenden Wasserspiegel hin weisen sollen. Vielleicht aber genügt vielmehr schon das feine Tastempfinden, das dem Kopfe und dem vorderen Ende der Kriechsohle dieser Tiere eigen ist, um die Tiere nach oben zu leiten? Soll doch gerade die Berührung des Vorderrandes der Sohle, der nach Simroth (cf. III. Bd., p. 207) im allgemeinen als bevorzugtes Sinneswerkzeug zu gelten hat, die lokomotorischen Wellen auslösen, so dass die Tastempfindung klar hervortritt. Mit dieser Frage aber kommen wir zu Versuchen, die wir mit dekapitierten Tieren angestellt haben.

Zur rechten Beurteilung dieser Versuche bedarf es der Vorbemerkung, dass den Versuchstieren (es handelt sich hier hauptsächlich um *Limax agrestis*, aber auch *Arion empiricorum*) eine außerordentliche Zählebigkeit eigen ist, was schon durch zahlreiche Versuche anderer Autoren, wie beispielsweise auch die von Künkel (1903) beschriebenen erwiesen ist. Auch ihre Widerstandsfähigkeit gegen Schmerz erscheint bedeutend. Ich erinnere nur an die Mitteilung Simroth's, dass es den Nacktschnecken, namentlich den Limaciden, im Vorspiele zur Kopula nichts auszumachen scheint, ob ihnen der Partner mit der Radula große Stücke aus dem Mantel leckt (cf. III. Bd., p. 212), eine Mitteilung, die ich in mancher Hinsicht zu ergänzen vermag. Einen *Arion empiricorum* sammelte ich ein, dem waren große Hautpartien der rechten Körperseite einfach ausgefressen. Trotzdem lebte er wochenlang in der Gefangenschaft und verhielt sich ganz normal. Einen anderen fand ich mit völlig verunstaltetem Kopfe, der augenscheinlich infolge einer Verletzung bei der nachfolgenden Verheilung diese Missgestaltung erfahren hatte. Als ich aber einem Individuum der gleichen Art den Kopf mitsamt seinen Sinnesorganen und dem Oesophagus bis nahe an den Schlundring hin amputiert hatte, lebte das Tier noch über 8 Tage im Terrarium, bis es schließlich von Limaciden aufgefressen wurde. Noch auffälliger war die Zähigkeit der Limaciden. Einem in Lokomotion begriffenen Tier wurde plötzlich mit raschem Schnitt das hintere Körperdrittel amputiert. Es kroch weiter als sei ihm kaum etwas Besonderes geschehen, das amputierte Ende im Stiche lassend, und lebte noch lange Zeit, wie andere normale Tiere, im

Terrarium. Auch alle die von uns beschriebenen Reaktionen wurden von ihm noch in exaktester Weise ausgeführt. Ganz ebenso wie der geköpfte *Arion*, verhalten sich aber auch *Limax*-Exemplare, wenn ihnen der Kopf bis dicht an den Schlundring hinan abgenommen wurde. Die Leistungen solcher Tiere hinsichtlich ihres Orientierungsvermögens wollen wir uns nun etwas genauer ansehen.

Zunächst wollen wir vorausschicken, dass die in vorstehend beschriebener Art und Weise unvollkommen, d. h. unter Belassung des Ganglienringes am Körper, dekapitierten Tiere ihr Lokomotionsvermögen in allen Lagen des Körpers im Raume auf dem Lande in nahezu unvermindertem Maße beibehalten, während es im Wasser etwas beeinträchtigt erscheint[1]). Die Erschwerung der Lokomotion unter Wasser für so behandelte Tiere ist uns ohne weiteres verständlich, wenn wir uns entsinnen, dass wir schon bei unseren früheren Schaukelversuchen den starken Gewichtsverlust, den die Tiere hier erleiden, sowie deren vorzugsweise Benutzung nur der vorderen Kriechsohlenhälfte bei der Lokomotion unter Wasser als sehr störend empfanden. Die weitere Verkürzung gerade dieser vorderen Hälfte der Sohle bringt eben naturgemäß auch eine erhöhte Schwächung der lokomotorischen Gewandtheit mit sich. Trotzdem gelingt die Ausführung der Schaukelversuche auch an unvollkommen dekapitierten, noch lebensfrischen Tieren sehr wohl, wenn man ihnen nur nicht allzugroße Marschleistungen zwischen den einzelnen Schaukelwendungen zumutet.

Drei unvollkommen dekapitierte, aber noch sehr bewegliche Exemplare von *Limax agrestis*, gleichzeitig auf das Schaukelbrett unter Wasser gebracht, reagierten prompt durch jedesmalige Änderung ihrer Wegrichtung nach oben hin auf viermalige Wendung des Schaukelbrettes. Dabei legten die Tiere zwischen den einzelnen Wendungen Wegstrecken von 5— 10 cm Länge zurück. Die gleichen Versuche an anderen Exemplaren mehrfach wiederholt, führten zum gleichen Resultat, dass nämlich geköpfte, also aller äußeren Kopfsinnesorgane wie auch des Vorderrandes der Kriechsohle beraubte Tiere, sofern ihnen nur der Schlundring und die unmittelbar mit dessen Ganglien verbundenen Statocysten verblieben, vollkommen normal reagierten. Aber nicht nur auf der Schaukel, auch im wassergefüllten Aquarium auf den Boden geworfen, finden sie aufs exakteste ihren Weg nach oben, und zwar wegen ihres geschwächten Lokomotionsvermögens um so leichter, je kürzer der über die Bodenfläche des Gefäßes zurückzulegende Weg ist.

Also dürfen wir wohl behaupten, dass es weder der als bevorzugtes Sinneswerkzeug in Betracht kommende

1) Künkel, K. (1903), der an zerschnittenen Tieren das Lokomotionsvermögen studierte, berichtet, dass sich bei *Limax tenellus* selbst die kleinsten Teilstücke vorwärts bewegten.

Vorderrand der Kriechsohle, noch die sonstigen äußeren Sinnesorgane des Kopfes sein können, welche jene Orientierung vermitteln.

Wie steht es aber mit dem Tastsinn des reaktionsfähig zurückbleibenden unvollkommen dekapitierten Schneckenkörpers? Soll da nicht die Kriechsohle ein hervorragend feines Tastvermögen besitzen? Und gerade sie kommt doch von allen Körperteilen allein mit dem Boden, den aufsteigenden und abfallenden Flächen in Berührung, deren Lage im Raum zu erkennen so wichtig für das dahinkriechende Tier ist?

Was für Tastreize aber kämen da an der Sohle in Betracht, die eine richtende Wirkung auf dem Wege, den der kriechende Körper einzuschlagen hat, ausüben könnten? Da kommen nur Druck- und Zugempfindungen in Frage. Einmal drückt die Last des Körpers beim Kriechen auf die Unterlage und damit indirekt auf die Sohle, ferner aber zieht die der Unterlage adhärierende Sohle vermittels der bekannten lokomotorischen Wellen im Vorwärtskriechen die Last des Körpers nach sich. Die Intensitäten beider Reizformen würden dann abhängig sein von der Lage, welche die zu bekriechende Fläche im Raume einnimmt. Die Druckempfindung muss naturgemäß am stärksten sein, wenn die Last des Körpers senkrecht auf die Fläche der Sohle wirkt, d. h. also, wenn das Tier auf der Oberseite horizontaler Flächen kriecht, zumal dann Körperschwere und die Adhäsionskraft der Kriechsohle gleichgerichtet sind. Sie wird um so schwächer sein, je mehr sich die vom Tier bekrochene Fläche der Vertikalen nähert, sie wird aber fehlen, wenn das Tier sich an der Unterseite horizontaler Flächen adhärierend fortbewegt. Der Zug hingegen, den die Kriechsohle in ihren einzelnen Teilen erleidet, indem sie die Masse des Körpers fortbewegt, wird am stärksten sein, wenn die Schwere des Körpers der Lokomotionsrichtung entgegengesetzt, am geringsten aber, wenn sie dieser gleichgerichtet ist. Das erstere tritt ein, wenn das Tier an einer lotrecht gestellten Fläche vertikal nach oben kriecht, das letztere im entgegengesetzten Falle an derselben Fläche.

Bei der Fortbewegung unter Wasser lotrecht aufwärts, also der negativ-geotaktischen, würden somit die Druckempfindungen ein Minimum, die Zugempfindungen der Sohle aber ihr Maximum erreichen und schief gelegene Flächen müssen, je mehr sie zur Lotrechten hinneigen, die Zugempfindungen steigern, die Druckempfindungen aber herabmindern.

Da nun aber das Tier an der gleichen geneigten Fläche sowohl auf deren Oberseite als auch an deren Unterseite adhärierend seinen Weg nach oben findet, können wir die Druckempfindungen unmöglich als richtenden Faktor gelten lassen, weil sie das eine Mal wirk-

sam sind, das andere Mal aber fehlen, der in beiden Fällen gleiche Endeffekt, nämlich die negative Geotaxis, also unmöglich von ihnen hervorgerufen werden kann.

Somit bleiben von den verschiedenen Modifikationen des äußerlich wirkenden Tastsinnes nur die Zugempfindungen übrig, die ihr Maximum erreichen zugleich mit der größten Anstrengung, die eben dann nötig ist, wenn das Tier vertikal aufwärts kriecht. Also könnte die Stärke der Zugempfindungen an der Sohle zugleich ein Kriterium dafür sein, ob nicht nur ein Weg überhaupt nach oben führt, sondern auch, ob er mehr oder minder steil ansteigt, d. h. ob er der direkteste dorthin ist. Das Tier würde also, um aus dem Wasser heraus an die Luft zu gelangen, immer den anstrengendsten Weg einzuschlagen haben, somit in der Stärke der Zugempfindungen, welche die Kriechsohle erleidet, ein Orientierungsmittel besitzen, das zwar auf der Horizontalen das Tier indifferent ließe, ihm sonst aber unter Umständen wohl den Weg nach oben weisen müsste. Wir könnten rein theoretisch also den Tastsinn in dieser Form vielleicht wohl für die negative Geotaxis der Tiere unter Wasser verantwortlich machen; wie das mit den Resultaten unserer Versuche harmoniert, das mögen folgende Betrachtungen zeigen.

Das Umkehren der Tiere auf der Schaukel bei deren Wendung würde dann soviel bedeuten, als dass sie die plötzliche Verminderung der Zugempfindung auf der Sohle, d. h. mit anderen Worten der Anstrengung beim Kriechen, damit beantworten, dass sie jedesmal von neuem den Weg aufsuchen, der der anstrengendste für sie ist und somit den stärksten Zugreiz auf die Sohle ausübt. Ob die Empfindlichkeit der Kriechsohle für Zugwirkungen wirklich so fein sein kann, dass sie das Tier schon auf Anstiegswinkel von 15—20° reagieren lässt, mag dahingestellt bleiben. Jedenfalls müssten dann die Tiere jeden der überhaupt möglichen Wege so weit ausprobieren, dass sie jene Wahl des steilsten unter ihnen treffen könnten. Das geschieht aber bei ihrer Umkehr auf dem Schaukelbrett keineswegs. Niemals suchen sie erst nach dem Wege, sondern erheben entweder sogleich nach der Wendung der Schaukel den Vorderkörper so, als wollten sie ihren Weg in der alten Richtung nach oben fortsetzen, oder sie vollziehen sogleich ohne langes Suchen kriechend die Umkehr in die neue aufsteigende Richtung, sobald nur die Bedingung für die Lokomotion, d. h. der Kontakt zwischen Kriechsohle und Substrat, erfüllt ist. Sie erkennen die neue negativ-geotaktische Lokomotionsrichtung also schon, noch ehe sich die Steilheit des Anstieges durch verstärkte Zugreize auf die Sohle geltend machen konnte. Nur zur Fortbewegung in der neuen Richtung ist also der Sohlenkontakt nötig, nicht aber zum Erkennen derselben. Das zeigt auch schon das oft zu beobachtende häufige

Emporheben des Vorderkörpers unter Wasser kriechender Tiere, so lange ihr Weg nicht zum Wasserspiegel hin gerichtet ist, sondern horizontal verläuft.

Die Anstrengung bei der Lokomotion unter Wasser müsste weiter aber einer Erhöhung resp. Verminderung des Körpergewichts proportional sein, d. h. je größer die Last des Körpers, um so größer müssten die Zugempfindungen an der kriechenden Sohle sein und umgekehrt. Wir dürften also nach unseren Voraussetzungen erwarten, dass eine Erhöhung resp. Verminderung des Körpergewichts zugleich die Exaktheit der negativ-geotaktischen Reaktionen steigert oder aber herabmindert. Bringen wir indessen einige unserer Versuchstiere (*Limax agrestis* oder *Arion hortensis*) in Medien von geringerer, einen anderen Teil aber in solche von fast der gleichen Dichte, als sie ihr eigener Körper besitzt, so erfolgen die negativ-geotaktischen Fluchtbewegungen in genau der gleichen Weise. Die Tiere nehmen, in Erdöl, Paraffinum liquidum (das sich hierzu am besten eignete) oder aber stärkere Lösungen von Magnesiumsulfat, Dextrin oder am besten Zucker versenkt, sofern sie nicht, vom ungewohnten Medium gereizt, sich in einer dichten Schleimhülle verbergen, ihren Weg ebenso prompt nach oben wie im Wasser. Nur ein Unterschied bezüglich der Kriechweise macht sich bei diesen Versuchen bemerkbar: Je geringer die Dichte des umgebenden Mediums, um so mehr wird von der Kriechsohle zur Lokomotion benutzt. Wir haben schon oben gesehen, dass die Tiere im Wasser nur etwa die Hälfte oder die vorderen zwei Drittel der Sohle beim Kriechen nach oben benutzen. Die zuletzt erwähnten Versuche aber zeigen uns, dass sie sich in spezifisch noch schwereren Lösungen sogar nur eben etwa des vorderen Viertels, in spezifisch sehr leichten Medien (Ölen u. a.) aber der ganzen Fläche ihrer Kriechsohle wie bei der Lokomotion zu der Luft bedienen. Das deutet darauf hin, dass die Tiere stets nur ein dem Zuge ihrer Körperlast entsprechendes Quantum lokomotorischer Kraft beim Kriechen überhaupt aufwenden. Somit erscheint ein Einfluss der jeweiligen Körperschwere auf die mehr oder minder genaue Innehaltung der Richtung und auf die Beschleunigung ihrer Bewegung ausgeschlossen, denn die vermehrte Anstrengung beim Aufwärtskriechen im spezifisch leichteren Medium wird, wie wir sahen, wettgemacht durch Verwendung eines größeren Teiles der Kriechsohle und umgekehrt eines geringeren bei verminderter Anstrengung in spezifisch schwerem Medium. Die negative Geotaxis der Tiere wird also dadurch in keiner Weise beeinflusst. Immerhin könnte trotz der Lokalisation der jeweiligen Zugempfindung auf die ganze oder nur auf die vordersten Teile der Kriechsohle der beim Emporkriechen stärkste Zug des Körpers auf die Sohlenfläche orientierende Wirkung ausüben, sofern dieser Reiz nur

überhaupt zur Perzeption gelangt, was indessen ausgeschlossen erscheint.

Aber lassen sich nicht alle die Zugempfindungen, die doch eine direkte Folge der Körperschwere sind, einfach ausschalten dadurch, dass wir die Schwerkraft überhaupt wirkungslos machen? Sehr wohl! Ein Medium von der gleichen Dichte, wie sie dem Schneckenkörper als Ganzem zukommt, muss doch die Wirkung der Schwerkraft auf den Körper und mit ihr alle Zugreize (und zugleich die schon oben erwähnten Druckreize) völlig aufheben. Nur die Reibung der adhärierenden Sohle auf der Unterlage bliebe als solche erhalten. Sie ist aber im betreffenden Medium auf jeder beliebig gerichteten Fläche unter sonst gleichen Umständen die gleiche und für die Orientierung somit belanglos. Auch in einem solchen Medium bleibt aber die negative Geotaxis erhalten. Das zeigen die folgenden Versuche:

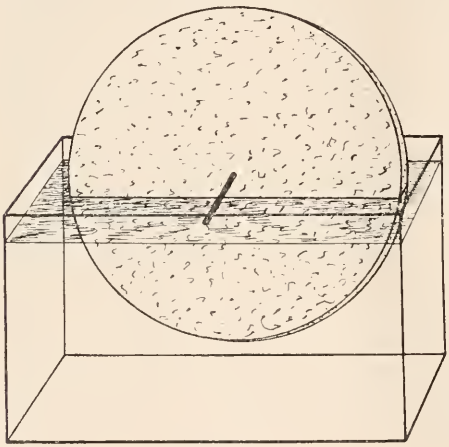

Fig. 5.

Ein Glasaquarium wurde etwa zur Hälfte mit so starker Zuckerlösung gefüllt, dass hineingeworfene Tiere (*Limax agrestis*), weil spezifisch leichter, sogleich obenan schwammen. Dann ward allmählich so viel Wasser zugesetzt, bis die Tiere inmitten der Flüssigkeit, die sie, wie schon erwähnt, im Gegensatz zu Dextrin-, Gummi-, Kochsalz- oder Ammoniumsulfatlösung ausgezeichnet vertragen, schwebten, d. h. bis das spezifische Gewicht der Lösung gleich ihrem eigenen war. Hierbei musste auch der größere oder geringere Luftvorrat in der Atemhöhle der Tiere mit in Betracht gezogen werden. Um den sehr störenden Schwierigkeiten zu begegnen, welche hier der Gewichtsverlust dem Tiere beim Kriechen (vgl. oben!) bereitet, wurde statt der Schaukel hierbei eine kreisrund geschnittene Torfscheibe benutzt, die, um eine ihr Zentrum durchbohrende Stahlachse drehbar, so am Aquarium angebracht war, dass ihre ganze untere Hälfte in die Flüssigkeit eintauchte, also etwa so, wie das obenstehende Figur (Fig. 5) zeigt. Die Drehscheibe stand somit vertikal in der Flüssigkeit, ihre Achse horizontal über dem Aquarium. Nun wurden *Limax*-Exemplare außerhalb der Flüssigkeit an der Scheibenfläche so zum Haften gebracht, dass sie, in Lokomotion begriffen, durch langsames Umdrehen der Scheibe allmählich völlig in die Flüssigkeit eingetaucht, Kopf unten an der

Scheibe saßen. Sie kehrten, nur fast das vorderste Viertel der Sohle zum Kriechen benützend, immer prompt nach oben um. So oft man sie auch durch immer neues Nachdrehen der Scheibe vom direkten Wege nach oben abzubringen versucht, immer wieder von neuem schlagen sie die Richtung dorthin ein. Dasselbe tun auch die in oben beschriebener Weise unvollkommen dekapitierten Tiere unter denselben Bedingungen. Machen wir dann den gleichen Versuch, aber unter Benutzung einer Zuckerlösung von spezifisch größerer Schwere als der des Versuchstieres, so zeigt auch hierin das Tier seine negativ-geotaktische Tendenz sehr deutlich, so lange ihm der starke Auftrieb, dem es hier unterliegt, das Anhaften an der Scheibe nur irgend gestattet. Also nicht nur, wenn wir die Schwerkraft, d. h. den Zug nach unten, ausschalten, nein, selbst dann noch, wenn wir an deren Stelle starken Auftrieb, also einen Zug nach oben, setzen, bleibt die negative Geotaxis der Versuchstiere erhalten. Das gilt von unvollkommen dekapitierten Tieren ebensowohl wie von heilen. Auch sie lassen sich durch das Drehen der Scheibe nicht von der negativ-geotaktischen Richtung ablenken.

Das Tastempfinden der Sohle kommt also auch nicht als unmittelbare Ursache für die negative Geotaxis der Tiere in Frage.

Die bisher von uns berücksichtigten Tastempfindungen waren lediglich äußere und wir haben somit noch jene inneren bezüglich der Möglichkeit ihrer Mitwirkung bei der Orientierung zu betrachten, deren Sitz die tiefer gelegenen Teile des Körpers sind. Wie also steht es mit diesen, d. h. mit dem sogen. Muskelsinn jener Modifikation des Tastsinnes, deren adäquate Reize repräsentiert werden von denjenigen Zug- und Druckwirkungen, welche die einzelnen Teile des Körpers in Ruhe und Bewegung aufeinander ausüben, hinsichtlich der negativen Geotaxis unserer Versuchstiere?

Wir wissen, dass die Empfindung der Zugwirkung gehobener Körperteile sehr wohl die Unterscheidung von oben und unten gewährleistet. Das ist aber nur möglich, so lange die Schwere des gehobenen Körperteils solche Zugempfindung bewirkt. Schalten wir jene, wie das schon oben geschah, aus, so würde damit zwar die Orientierung über die Lage der einzelnen Körperteile zueinander, d. h. ihre jeweilige Krümmung resp. Streckung, nicht gestört, über die Lage des Körpers und seiner einzelnen Teile im Raume wird aber jede Orientierung unmöglich. Dieser innere Tastsinn, oder der „Muskelsinn", würde also niemals eine Orientierung im Raume vermitteln können, wenn nicht die Schwerkraft auf den Körper und alle seine Teile wirkte. Wir sahen aber, dass der negativ-geotaktische Fluchtreflex auch in Medien erhalten blieb, welche die gleiche Dichte besitzen wie der Schneckenkörper selbst. D. h. also,

auch die Aufhebung der Körperschwere beeinträchtigt das Orientierungsvermögen der Tiere unter Wasser in keiner Weise.

Damit scheidet aber zugleich auch der Muskelsinn aus der Reihe der für die negativ-geotaktische Orientierung dieser Tiere unter Wasser überhaupt in Betracht kommenden Faktoren aus.

Weder äußere noch innere Tastreize leiten also die Tiere auf ihrer Flucht aus dem Wasser nach oben. Vielleicht wäre aber hier noch an die Verminderung des hydrostatischen Druckes in negativ-geotaktischer Richtung als richtende Kraft zu denken.

Bringen wir eine Anzahl heiler oder auch unvollkommen dekapitierter *Limax*-Exemplare so unter Wasser, dass dieses nur eben ihre Körper bedeckt, so reagieren sie dennoch, wie sonst, negativ-geotaktisch und klettern alsbald aus dem gefahrbringenden Medium heraus. „Ein konstanter Druck wirkt im allgemeinen nur bei seiner Entstehung und seinem Verschwinden als Reiz, und zwar um so stärker, je rascher er pro Zeiteinheit ansteigt und je größer die Deformation ist, die er bewirkt“ (Pütter, 1911, p. 587). Sollte also der in solch seichtem Wasser doch so geringe hydrostatische Druck schon hinreichend sein, genügend starke Deformationen an inneren oder äußeren Organen des Tastsinnes (d. h. hier des Drucksinnes) zu bewirken, sollte seine gemäß dem Lokomotionstempo der Tiere doch recht langsam fortschreitende Verminderung in der Richtung nach oben sich rasch genug vollziehen, um einen adäquaten Reiz für die rezipierenden Organe des Tastsinnes abgeben zu können? Wir wissen von unseren früheren Untersuchungen her, dass *Limax* auf der Schaukel unter Wasser auf einen Neigungswinkel von 15—20° bei Kippung des Schaukelbrettes auch dann prompt durch Umkehr reagiert, wenn sie mitten über dem Drehungspunkte des Brettes sich befand, also in der gleichen Wassertiefe und unter demselben hydrostatischen Drucke verblieb. Wenn unter solchen Umständen der hydrostatische Druck dennoch als richtender Reiz betrachtet werden soll, müsste vom Versuchstier im vorliegenden Falle die Druckdifferenz zwischen vorderem und hinterem Körperende empfunden werden und diese verschieden starken Druckempfindungen müssten die negativ-geotaktischen Bewegungen bewirken. Diese Druckdifferenz, die in Anbetracht der geringen Länge des Versuchstieres und des Neigungswinkels, den das Schaukelbrett einnahm, schon bei jenem Versuche nicht groß sein kann, verringern wir auf ein Minimum, wenn wir unter sonst gleichen Bedingungen, das Tier anstatt, wie eben, in der Längsrichtung, quer auf das Schaukelbrett, also genau über dessen Drehungsachse setzen. So wird jene Druckdifferenz nur durch die geringe Breite des Tieres bedingt, den gleichen Neigungswinkel vorausgesetzt. Sie kann sich also auch nur an den Seiten des Tieres geltend machen und ist in

der Tat minimal. Trotzdem reagiert auch in solcher Lage das Tier negativ-geotaktisch, indem es die ansteigende Richtung einschlägt. Ferner aber haben wir gesehen, dass auch Tiere jene Reaktionen beibehalten, denen wir die ganze hintere Körperhälfte amputiert hatten. Auch sie reagierten über dem Angelpunkt der Schaukel auf jede Kippung prompt durch Umkehr nach oben. Also keine Spur von einem Ausfall der negativ-geotaktischen Tendenz, weder bei Verminderung der Reizintensität auf ein Minimum, noch bei Verkürzung des Tieres um eine halbe Körperlänge, auch nicht bei unvollkommener Dekapitation. Schon hier aber will ich erwähnen, dass sich die Tiere nicht nur in Flüssigkeiten, sondern auch in gewissen Gasen negativ-geotaktisch zeigen, eine Tatsache, die deutlich genug beweist, dass die Druckverminderung im Wasser nach der Oberfläche hin keine oder eine nur sehr nebensächliche Rolle bei jener Art der Orientierung spielen kann.

Somit können wir auch wohl behaupten, dass weder der hydrostatische Druck, noch Druck- und Tastreize überhaupt zu der negativ-geotaktischen Tendenz der Tiere irgendwie in engerer Beziehung stehen.

(Schluss folgt.)

Rasseverwandtschaft und Eiweifsdifferenzierung.

Von **Heinrich Glock** aus Antwerpen.

Aus dem zootechn. Institut der Universität Bern. Vorstand: Prof. Dr. U. Duerst.

Einleitendes.

Verschiedene Gruppen innerhalb einer domestizierten Tierspezies nennt man Rassen. Die Rasse kann sich in verschiedene Typen weiterspalten, die sich, wenn einigermaßen ausgeglichen, als Schläge darstellen und sich allmählich selbst zu Rassen (Tochterrassen) festigen können. Die Schwierigkeit der Durchführung dieser Nomenklatur liegt in dem Fehlen eines Maßstabes, wo der Schlag aufhört und die vollwertige Rasse anfängt. Schon beim Definieren des Rassebegriffes drängt sich eine gewisse Willkür und ein subjektives Moment ein: es mangelt eines scharfen Kriteriums. Weitere Komplikationen entstehen beim Versuch eines Anschlusses an die zoologische Systematik. Theoretisch und rein schematisch müsste man fordern, dass die Tierzüchtung eine Fortsetzung der zoologischen Einteilung in der Richtung nach unten anstrebt, d. h. dass der kleinste zoologische Ordnungsbegriff, die Spezies, der größte des Züchters ist, dass er quasi seiner ganzen Tätigkeit nach damit beschäftigt ist, die Art aufzulösen. Diese Auffassung schafft auf dem Papier Ordnung, sie gewährt aber keinen Einblick in die eigentlichen Beziehungen, sie gebiert keine Erkenntnisse. Über den Umfang und die Entfernung der Verwandtschaft unter den Tieren bleibt ein recht weites und tiefes Dunkel gebreitet.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Baunacke W.

Artikel/Article: Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion. II. Noch einmal die Geotaxis unserer Mollusken. 371-385