

PSYCHISCHE REAKTIONEN FOSSILER TIERE.

Helminthoiden und Nereiten als Fragen der Fährtenkunde an die Tierpsychologie.

Von

RUD. RICHTER

(Frankfurt am Main).

(Eingelangt am 15. August 1927.)

Inhalt:

I. Die Geführten Mäander: Helminthoiden und Nereiten	225
II. Psychologie und Fährtenkunde	226
III. Geführte Mäander in der Gegenwart	227
IV Einwände gegen unsere Deutung der Helminthoiden	228
1. Tunnel oder oberflächliche Rinnen?	228
A. Die Unterscheidung „Tunnel oder Rinne?“ in ihrer allgemeinen Bedeutung	228
a) Für die Paläogeographie	228
b) Für die Paläobiologie	229
B. Die Unterscheidung „Tunnel oder Rinne?“ bei den Helminthoiden	229
a) Die Helminthoiden als Rinnen erhalten	230
b) Die Helminthoiden als Rinnen entstanden	230
2. Absicht oder Reaktion?	231
V. Die Helminthoiden-Umkehr als Problem. — Homostrophie	233
1. Der 180°-Winkel der Helminthoiden-Umkehr	234
A. Der homostrophische Reflex im Tierversuch	234
B. Die Homostrophie als Erklärung des 180°-Mechanismus der Helminthoiden	236
2. Die Wiederholung der Helminthoiden-Umkehr	236
3. Ergebnis: Wechselwirkung von Thigmotaxis und Homostrophie	239
VI. Ausblick von der psychologischen Fährtenanalyse auf die systematische Stellung des Helminthoiden-Tieres	239
VII. Psychologische Analyse der Nereiten und Ausblicke daraus	240
VIII. Die ökonomische Bedeutung der geführten Mäander	242
IX. Zusammenfassung	243

I. Die Geführten Mäander: Helminthoiden und Nereiten.

Gewisse fossile Gebilde von gewundener Gestalt haben durch ihre mäandrische Regelmäßigkeit die Erklärung erschwert, bis sich 1924 zeigen ließ¹⁾, daß es Kriechspuren sind und daß zwei Ursachen, jede

¹⁾ Senckenbergiana 6, S. 141 ff., Frankfurt a. M. 1924; hierin auch das Schrifttum. Für das Verständnis der Kriechspuren im allgemeinen hatte Nathorst den sicheren Grund gelegt. Das den Mäandern innewohnende Problem hat er jedoch nicht angeschnitten, weshalb sie bis auf den heutigen Tag strittig geblieben sind.

ganz verschieden von der anderen, Spuren von solcher Regelmäßigkeit hervorrufen können: 1. undulatorischer Rhythmus und 2. thigmotaktische Führung.

1. Gewundene Spuren, denen etwa eine Sinuskurve zugrunde liegt, entstehen durch den undulatorischen Rhythmus eines durch Schlängeln kriechenden Tieres. Der Rhythmus liegt im Körperbau und seinen Bewegungswellen begründet, wird also ganz von innen her bestimmt. Diese undulatorischen, unsere „Freien Mäander“, kommen für unser Thema nicht in Betracht.

2. Gewundene Spuren, deren mäandrische (oder spiralige) Windungen aus gleichmittigen, gleichlaufenden und dicht aneinander gedrängten Bögen bestehen, die Helminthoiden und Nereiten (Taf. XXIII), wurden fast durchweg für die eigentlichen Körper von Organismen oder für Kot oder für Laich (EHLERS) oder für Fraßspuren großer Schnecken mit pendelndem Kopf gehalten¹). Nur wenige Forscher, und zwar solche, die das Problematische der Erscheinung nicht sahen, dachten an Kriechspuren (1924, S. 144). Es ließ sich aber 1924 beweisen, daß die Helminthoiden — für die Nereiten soll das hier, S. 240, geschehen — wirklich Kriechspuren sind, und zwar nicht trotz, sondern gerade wegen ihrer problematisch gebliebenen Besonderheiten. Denn ihre wunderliche Regelmäßigkeit wurde als Folge einer thigmotaktischen Führung verständlich: „Geführte Mäander (und Spiralen)“. Wir zogen also zur Erklärung die Psychologie heran.

II. Psychologie und Fährtenkunde.

Die Verbindung von Psychologie und Fährtenkunde wurde 1927²) zum Vorteil beider Gebiete gefordert. Hier begründen wir diese Forderung erneut, veranlaßt durch die seitdem erhobenen Einwände sowie durch die Ausblicke, die uns die Homostrophie zu eröffnen scheint.

Die Fährtenkunde erhält von der Psychologie die Kenntnis der in den Bewegungsvorgängen wirksamen Reaktionen und damit Hilfsmittel zur genetischen Analyse der Spuren; eine Analyse, die sogar auf die systematische Stellung des Urhebers und schließlich auch auf die Bildungs-umstände des betreffenden Schichtgesteins Licht werfen kann.

So blieb — um ein Beispiel zu nennen — die Entscheidung der alten Frage nach der Natur der Chondriten (ob Organismen, also möglicherweise von weither eingeschwemmte Fremdkörper, oder autochthone Lebensspuren, also Anzeichen von Tieren im Sediment selber) dem Nachweis (1927, S. 218) vorbehalten, daß in den Chondriten nicht die Gesetze vegetativen Wachstums walteten, sondern die Regeln psychischer Reaktionen (Phototaxis). Diese Feststellung bedeutete aber weiterhin den Nachweis, daß während der betreffenden Bildungen auf dem Boden, z. B. des Ölschiefer-Meeres im Lias ϵ , benthonisches Leben möglich und reichlich vorhanden war.

Die Psychologie der Bewegungsvorgänge erhält in den Fährten die getreuen Aufzeichnungen von längeren und natürlich entstandenen Bewegungen: Eine willkommene Ergänzung der psychologischen Versuche,

¹) Vgl. 1924. E. O. Ulrich bildet Mäander und prächtige Geführte Spiralen ab (*Gilbertella spiralis*; übrigens auch in der Schichtfläche neben Muscheln liegende *Rhizocorallium* als „*Melophycus curvatum*“) und erklärt sie S. 127 mit Vorbehalt als marine Pflanzen; Vorkommen: die dem Lias zugerechnete Yakutat-Formation von Alaska („Fossils and age of the Yakutat formation“; s. a., s. 1.)

²) Rud. Richter: Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer. — Paläont. Zeitschrift, 9, S. 193—240, Berlin 1927.

die sich (außer wenigen und kurzen Versuchen auf geschwärztem Papier) zumeist auf die unmittelbare Beobachtung des Versuchstieres beschränkt haben. Die Psychologie der fossilen Tiere (Paläopsychologie) hat überhaupt keine anderen Urkunden als deren Lebensspuren. Ja, die fossilen Fährten der Paläontologie können sogar der Allgemeinen Psychologie Probleme und, wie wir meinen, auch Aufschlüsse über den Ablauf und die Empfindlichkeit von Reaktionen geben, die ihr am lebenden Tier noch entgangen sind.

Das zeigte sich bei der Untersuchung (1924) der genannten Helminthoiden. Denn es ergab sich, daß das Tier sich an seiner eigenen Fährte geführt haben mußte. Das heißt, seine Körperflanke war mit so feiner Empfindlichkeit für Berührungsreize ausgestattet, daß sie die Änderung des seitlichen Widerstandes wahrnahm, den das am Fährtenrand verdichtete Sediment verursachte: Dieser Widerstand wurde schon in einem gewissen, immer gleichbleibenden Abstand empfunden; denn der Abstand benachbarter Fährten bleibt immer auffallend gleich. Also hat das Helminthoiden-Tier den Berührungsreiz auch immer in gleicher Stärke gesucht. Diese Hingabe an einen feinsten Berührungsreiz, also eine Thigmotaxis von überraschender Empfindlichkeit, war es, die die Führung des Tieres übernommen hat. Eine Thigmotaxis, die zunächst positiv, nach Erreichung des festen Abstandes aber negativ wirkte.

Dieses psychologische Verhalten eines unbekanntes Tieres der Tertiärzeit ließ sich aus seinen fossilen Spuren mit Sicherheit ablesen, obwohl die Tierpsychologie in der Gegenwart nichts Vergleichbares beobachtet hat. Wohl ist bekannt, daß bei den Würmern allgemein der Berührungssinn eine wichtige Rolle bei der Orientierung des Tieres spielt. Aber bei keinem heute beobachteten Tier sahen wir die Thigmotaxis so weit gehen, daß die eigene Fährte zur Führung genügt.

III. Geführte Mäander in der Gegenwart.

Dennoch zweifelten wir nicht, daß solche Tiere noch irgendwo leben müßten, und forderten die Zoologen zur Fahndung auf. Wir zweifelten daran um so weniger, als uns ein wichtiger biologischer Vorteil solcher Fährtenführung einleuchtete: die lückenlose Weidenutzung der Oberfläche des Sediments, die an Nährstoffen gewöhnlich reicher ist als das Innere. Dieser Vorteil besteht aber heute ebenso wie in der geologischen Vergangenheit, in der wir solche Geführte Mäander vom Kambrium bis ins Tertiär verfolgen konnten.

Diese Erwartung hat sich schnell erfüllt. Freilich die Tiere und ihr Gebaren bleiben weiter unbekannt, aber frische Spuren, die an Helminthoiden erinnern, sind — von zwei Paläontologen! — inzwischen gemeldet worden. O. ABEL¹⁾ sah solche Spuren im tropischen Mangroveschlamm von Kuba, und K. GRIPP²⁾ entdeckte am Strand der Ostsee³⁾ Geführte Mäander und Spiralen von helminthoiden-ähnlichem Verlauf.

¹⁾ Paläontol. Zeitschrift, 8, S. 137, Berlin 1926; vgl. 9, S. 209, 236, 238, 1927.

²⁾ Senckenbergiana, 9, S. 93, Frankfurt a. M. 1927.

³⁾ Daß die Ethologie der tropischen Küsten und Binnenseen manche Klärung paläontologischer Rätsel verspricht, haben wir öfter vermutet (1924, 139; 1927, 205). Wir haben aber ebenso betont, daß auch unsere eigenen Meere in dem, was dem Paläontologen wichtig scheint, kaum weniger unbekannt sind.

Nach dem von GRIPP sorgfältig untersuchten Befund seiner fesselnden Entdeckung waren es zweifellos Kriechspuren, und zwar solche eines Wurmes (GRIPP vermutet: eines Nematoden). Damit war unsere Voraussage auch für die fossilen Helminthoiden bestätigt: keine Körper (Laich, Leichen, Pflanzen), sondern Spuren. Und zwar keine Radula-Spur einer fressenden Schnecke, sondern die von einem kriechenden Tierkörper hinterlassene Spur, die sich an ihren früheren Abschnitten führte und dadurch regelmäßige Gleichmittigkeit gewann.

IV. Einwände gegen unsere Deutung der Helminthoiden.

GRIPP'S Spuren waren Tunnel innerhalb des Sediments. Daraus leitet er, bei aller Zustimmung im wesentlichen, zwei Einwände gegen Teilgedanken unserer Erklärung der Helminthoiden her: 1. Es handle sich auch bei jenen Helminthoiden um Tunnel und nicht um offene Rinnen auf der Sedimentoberfläche. 2. Die Tiere hätten sich wohl an ihrer eigenen Fährte geführt, auch hätten sie dies mit dem von uns in Anspruch genommenen „Gefühl der Körperflanke“ getan, und die Ernährung wäre der Sinn der Erscheinung gewesen; aber die Tiere hätten dabei in bewußter Absichtlichkeit „ganz systematisch“ gehandelt. Es erscheint ihm „das in gewissen Abständen erfolgte Spiralschlagen einleuchtend als sorgfältiges Absuchen eines Gebietes auf der Jagd, nicht aber als thigmotaktische, also unter dem Banne eines Reizes bedingte Zwangsbahn“.

Auf diese beiden Einwände müssen wir öffentlich antworten, nachdem wir sie unserem verehrten Herrn Gegner vor dem Druck seiner Arbeit persönlich zu widerlegen versuchten.

1. Tunnel oder oberflächliche Rinnen?

A. Die Unterscheidung „Tunnel oder Rinne“? in ihrer allgemeinen Bedeutung.

Die Unterscheidung von Tunnel und Rinnen ist in mancher Hinsicht unwichtig, z. B. sehr oft für die Systematik. Beide gehen häufig ineinander über, wenn das Tier (wie viele Würmer und Krebse) befähigt ist, bald im Inneren des Sediments, bald auf der Oberfläche zu kriechen. Seit NATHORST ist das immer wieder, mit Nachdruck auch von uns selber (1924, 1927), betont worden.

In anderer Hinsicht scheint uns die Unterscheidung aber auch wichtig werden zu können, namentlich für die Paläogeographie und auch für die Paläobiologie.

a) Für die Paläogeographie:

Wir haben (1927, S. 230) die Kantenschärfe unserer Helminthoiden als Beweis für Auftauchungen erklärt und das Wiederholen solch scharfkantiger Helminthoiden auf dünnsten Schichtblättchen übereinander als ein Anzeichen von Gezeitschichtung. Wären nun diese Helminthoiden, wie GRIPP nach seinen Ostseefunden vermuten möchte, als Tunnel im Sedimentinneren entstanden, so würde die Schärfe ihrer Kanten keine schlechthin sichere Aussage über den Zustand des ursprünglichen Sediments mehr erlauben. Es müßte zuvor ausgeschlossen werden, daß die Schärfe nicht etwa auf einer Auskleidung des Tunnels beruhe oder gar (an den Oberkanten) erst nachträglich durch Zerbrechen des Tunneldaches beim

Aufspalten des Gesteins entstanden sei. Wir legen deshalb Wert auf die sogleich folgende Feststellung (Bb $\alpha-\zeta$), daß die vorliegenden Helminthoiden sämtlich von vornherein als offene Rinnen oberflächlich eingedrückt worden sind.

b) Für die Paläobiologie:

Bei einer Tunnelbohrung in standfester Umgebung stellt die Anlage von Geführten Mäandern nicht genau dieselben Anforderungen an die psychischen Eigenschaften des Urhebers wie auf der freien Fläche. Das Vermeiden gegenseitiger Verletzung ist bei Bohrungen leichter zu erklären. Es genügt, daß der bohrende Körperpol das Dünnerwerden der Wand¹⁾ wahrnimmt und entsprechend ausweicht. Der übrige Körper bedarf keiner richtenden Fähigkeit. Er folgt einfach dem Körperpol (meist dem Kopf), der die standfeste Umgebung allein angreift, und ändert die vorn geschaffene Bahn in Verlauf und Querschnitt nicht.

Das dichte Aneinanderdrängen ergibt sich bei Bohrungen aus der Enge des Raumes. Diese Enge zwingt auch zu Kehren und Windungen. Tunnel sind daher oft eng gewunden aber nicht sehr regelmäßig. Die im Verhältnis größte Regelmäßigkeit unter den Tunneln erreichen die blattminierenden Insektenlarven, was sich durch die Gebundenheit an eine Ebene (das Parenchym) und durch die Vorzeichnung der Umkehrstellen (Blattrand und -rippen, Verschmälerung des Parenchyms) erklärt. Die Ähnlichkeit der Blattminen mit den Helminthoiden, auf die wir 1927, S. 205, aufmerksam machten, ist also nur ungefähr und äußerlich. Die Bedingungen für enge Windung sind bei den Blattminen viel einfacher als bei den Tunneln im unbegrenzten Sediment und bei den Fährten auf der Oberfläche.

Bei Tunnelanlagen in lockerer, verschiebbarer Umgebung können die Verhältnisse den Rinnen ähnlicher liegen. Im frischen Sediment wechselt die Standfestigkeit mit Zusammensetzung und Wassergehalt erheblich. Sie wird mitunter groß genug sein, daß wie bei jenen Bohrungen der Körper des Tieres ohne eigene Orientierung dem vom Kopf angelegten Hohlraum folgt. Oft aber fehlt jede Standfestigkeit, so daß in dem schwimmenden Sediment der Körper selber sich orientieren müßte, wenn etwa Mäander von der Regelmäßigkeit entstehen sollen, wie sie GRIPP an der Ostsee gefunden hat. Bei solchen ist „Führung“ ebenso nötig wie bei Fährten. (Vgl. S. 240.)

Tunnel sind also für die psychologische Beurteilung ihrer Erzeuger nicht so eindeutig wie die oberflächlichen Fährten. Bei solchen Fährten sind wir sicher, daß sie einen Helminthoiden-Verlauf nur annehmen können, wenn die Körperflanke selber zur thigmotaktischen Orientierung befähigt war. Sonst würde auch die regelmäßigste Spur, die der Kopf sich vorn geschaffen hätte, hinten wieder Unregelmäßigkeiten bekommen. Namentlich an den Umbiegungen, sobald die Länge des Tieres größer als sein Durchmesser ist (S. 239).

B. Die Unterscheidung „Tunnel oder Rinne“? bei den Helminthoiden.

Die gegen uns erhobenen Zweifel zielen schließlich auf die Frage: Sind die Geführten Mäander nicht überhaupt als Tunnel zu erklären?

¹⁾ Oft schon durch Erschütterung: Herter's Vibro-Phobotaxis. Vgl. nach Paläont. Zeitschr. 9, 1927, S. 201.

Daß Geführte Mäander tatsächlich als oberflächliche Rinnen entstanden sind, werden wir am Schluß (S. 240) bei den Nereiten beweisen. Wir könnten auch auf die obengenannte Beobachtung ABEL'S verweisen, der ja auf der Oberfläche des Schlammes Spuren gesehen hat, die er mit den eigentlichen Helminthoiden vergleicht.

Da aber GRIPP — wenn er auch unsere Deutung für etwa noch aufzufindende Oberflächenfährten dahinstellen will — gerade unsere Flysch-Helminthoiden, unsere Belegstücke, in ihrer Fährtennatur anzweifelt, so müssen wir diese in erster Linie nachprüfen.

a) Die Helminthoiden als Rinnen erhalten.

Im heutigen Gestein sind die Helminthoiden auf allen Schichtflächen als Rinnen der Oberseite vorhanden. Als Rinnen lassen sie sich Lage für Lage freilegen. Auf die rinnentragende Oberseite und in die Rinnen hinein legt sich unmittelbar die Unterseite der hangenden Schicht. Niemals ist ein Tunneldach oder eine ähnliche Grenze gegen das Hangende erkennbar. Niemals sahen wir bei einem typischen Helminthoid (*H. labyrinthica*) eine nach oben isolierbare Ausfüllung der Rinnen.

b) Die Helminthoiden als Rinnen entstanden.

Schon im Sediment sind die Helminthoiden als Rinnen entstanden. Als Tunnel wären sie nur denkbar, wenn sie sofort nach dem Weiterkriechen des Tieres zusammengefallen und so doch schon alsbald zu Rinnen geworden wären. Aber auch das ist nicht der Fall. Denn:

α) Auch ein sofort zusammenfallender Tunnel müßte, mindestens gelegentlich, Spuren einer fremden Füllmasse (Schleim, Kot usw.) enthalten. Vergleiche Chondriten und Blattminen.

β) Der aufgeworfene Fährtenrand, aus der umgebenden Schichtfläche sanft ansteigend, ist oft noch wohl erhalten. (Urstück zu 1927, Taf. 2, Fig. 1).

γ) Der Querschnitt ist rechteckig mit ausgesprochenen Kanten. Tunnel aber sind vor und nach dem Zusammenbrechen rund.

δ) Das verblüffende Einhalten der Schichtflächen, zumal zwischen papierdünnen Schichtblättern und auf große Flächen, ohne die geringste Abweichung, war dem Tiere nur möglich, solange die Schichtfläche noch Oberfläche war.

ε) Die rinnentragenden Schichtblätter folgen so dicht und so papierdünn übereinander, als daß sie nicht durch irgendwelche Einsenkungen etwaige Tunnel abzeichnen sollten, die darunter eingebrochen wären. Zumal die Dicke der Schichten etwa die ursprüngliche ist, was durch die Erhaltungsweise der Rinnen angezeigt wird. Solche Einsenkungen sind nicht vorhanden. Jedes Schichtblatt ist nur von neuen Systemen kantenscharfer Rinnen bedeckt.

ζ) Die unmittelbar übereinanderliegenden, nur von dünnsten Schichtblättchen getrennten Helminthoiden sind oft sehr verschieden groß (Taf. XXIII, Fig. 1; 1927, Taf. 2, Fig. 1). Sie können also auch nicht als Stockwerke im Tunnelbau desselben Tieres (nach GRIPP'S Schema, Fig. 6) erklärt werden.

Mithin sind die untersuchten Helminthoiden des Flysches als oberflächliche Rinnen entstanden. Wir halten Helminthoiden-Tunnel angesichts des allgemein engen Verhältnisses zwischen Tunnel und Rinne (S. 228) für

möglich. Jedoch sind uns solche Tunnel noch nicht vorgelegt worden. Sie müßten in den Punkten α — ζ die entsprechenden Unterschiede aufweisen.

Solange Tunnel nicht zu beobachten sind (im Gegensatz zu den Nereiten, S. 240), ist anzunehmen, daß die Helminthoiden schwammen und sich erst mit der Flut herantragen ließen, um die frische Sedimentfläche in Massen zu befallen.

2. Absicht oder Reaktion?

GRIPP stellt der von uns herangezogenen thigmotaktischen Führung die Absicht eines mit freiem Willen begabten Tieres gegenüber, das „ganz systematisch“ zur zweckbewußten Pirschjagd Spiralen schlug. Statt der „unter dem Banne eines Reizes bedingte[n] Zwangsbahn“ ergäbe sich, „daß die Tiere der freien Willensbetätigung durchaus mächtig waren. Nur wenn es ihnen paßte, haben sie sich von der eigenen Spur leiten lassen“.

Man sieht, und wir müssen das wiederholen, in allem, was das Tier wirklich getan hat, um die zu erklärenden Fährten zu erzeugen, stimmt uns GRIPP zu unsrer Freude zu: Das Tier führte sich an seiner Fährte, die Führung erfolgte mit dem Gefühl der Körperflanke¹⁾, und den biologischen Sinn der engen Windungen sucht auch GRIPP in der Ernährung.

Wir könnten uns mit dieser Übereinstimmung im gesamten äußeren Geschehen wohl zufrieden geben. Denn der von GRIPP betonte Unterschied zwischen ihm und uns liegt lediglich beschlossen in den Ganglien des Wurmes und gehört ganz der Psychologie an. Dieser Unterschied läuft auf die große Weltanschauungsfrage hinaus: Willensfreiheit oder Reizgebundenheit, Indeterminismus oder Determinismus? Wir zögern, eine solche Frage, in deren Hintergrund sich die beobachtbaren Grenzen verlieren, in der Paläontologie anzuschneiden. Aber vorbeigehen dürfen wir nicht, da wir aus einem Spalt dieses Fragenkreises einen neuen Lichtstrahl auf den kleinen Gegenstand unsrer Helminthoiden-Fährten fallen sehen. Wir meinen die Enträtselung der rhythmischen Umkehr des spiralschlagenden Tieres.

So hat aber doch wohl niemand die Thigmotaxis aufgefaßt, daß sie allein und immer sämtliche Bewegungen des Tieres beherrsche. Sonst müßte es ja ewig hilflos seine Zauberbögen weiterschlagen. Wir selber bildeten schon 1924, Fig. 7 (S. 150, 153), eine Fährte ab, die fast geradlinig ein Mäandersystem durchkreuzt, zu dem sie nach Breite und Tiefe offenbar selber gehört. Also, das Tier konnte selbstverständlich auch geradlinig kriechen. „Wenn es ihm paßte?“ Wir möchten lieber sagen: Wenn die Wollust der widerstandsuchenden Flanke von einem stärkeren Reiz übertroffen wurde.

Das gilt doch für jede „Taxis“ Diese Antwortfähigkeiten liegen stets zu mehreren nebeneinander bereit oder stehen im Kampf miteinander. Nur die jeweils empfindlichere oder stärker getroffene Reizbarkeit regiert und regiert nur solange, bis eine andere stärker beeindruckt worden ist. Das lehren schon einfache Versuche am lebenden

¹⁾ Dahingestellt und für unseren ganzen Gedankengang erst in zweiter Linie von Bedeutung, ob die Flanke außer der Änderung des seitlichen Widerstandes auch chemische Einflüsse als richtend empfinden konnte. Gripp's Hinweis auf chemische Mitwirkung, die ganz im Sinne unserer psychologischen Erklärung durch eine positive Taxis liegt, scheint uns in manchen Fällen recht beachtenswert zu sein.

Tier, bei dem man durch die Farbe und Stärke des Lichts, durch Kälte, durch Hunger, sogar schon durch die Druckstärke der Berührung und durch die Größe des berührenden Gegenstandes die Thigmotaxis beeinflussen, ja in ihr Gegenteil umkehren kann. Vor allem verhindert oft schon die Schnelligkeit der Fortbewegung¹⁾ eine Reaktion, mit der das Tier beim langsamen Kriechen einen äußeren Reiz zwangsmäßig zu beantworten pflegt!

Wenn ein stärkerer Reiz oder Trieb, anziehend oder abstoßend, das Helminthoiden-Tier zu schnellerem Ortswechsel veranlaßte, so bewegte es sich \pm geradlinig: Auf der Sedimentfläche, wenn es etwa aus dem Labyrinth älterer, leergefressener Mäandersysteme herauskommen mußte (1924, Fig. 7), und möglicherweise innerhalb des Sediments, wenn Hunger, Sauerstoffmangel, Furcht, Liebe zum Auf- oder Absteigen trieben. Wirkte aber eine dieser ablenkenden Ursachen nicht mehr ein, durfte das Tier „spazieren gehen“, so trat immer wieder (wie das Vorherrschen der gewundenen Spuren anzeigt) der Richtungssinn der Körperflanke in seine Herrschaft. Der Richtungssinn der Flanke gab der Fährte jenen scheinbar unnatürlichen Gleichlauf um denselben Mittelpunkt. Geradezu kunstvoll wird das Kreuzen früherer Fährten vermieden, solange es die verfügbare Fläche irgend zuläßt. Eng schmiegt sich die Bahn an die zurückgelegte Strecke an und — am merkwürdigsten — hält dabei gegen diese und sogar gegen fremde Fährten immer fast den gleichen Abstand²⁾ ein. Und wo die Fährte an eine Lücke in älteren Bogensystemen gelangt, da wird sie förmlich hineingesogen und stößt mit einem Knick hinein, der sich erst bei den späteren Windungen allmählich abstumpft und ausgleicht (1927, S. 206, Abb. 6, u. Taf. 2, Fig. 1).

Mit dieser Feststellung, von der sich jeder Betrachter typischer Helminthoiden leicht überzeugen kann, ist aber der Begriff der Thigmotaxis vollständig erfüllt. Mag das Tier sich sonst orientieren, wie es will: Solange es jene gleichmittigen Windungen beschreibt, in deren Erklärung das Helminthoiden-Problem ja bestand, solange ist auch die thigmotaktische Führung automatisch bestimmend gewesen. Die zweckbewußte Steuerung eines so schwierigen Kurses durch einen freien Willen würde namentlich mit dem sklavischen Einhalten desselben Abstandes, der für jede Körpergröße fest ist und auch bei jenem angesaugten Eindringen in die Lücken eigener und fremder Systeme beibehalten wird (1927, Abb. 6), in Widerspruch stehen.

Wie wenig bei den Bewegungen solcher Tiere überhaupt von einer „freien Willensbetätigung“ die Rede sein kann, dafür liefern die unten (S. 235) zu nennenden Versuche den deutlichen Beweis.

Nachdem uns 1924 diese Thigmotaxis aus der fossilen Fährte unabweisbar geworden war, haben wir sie 1927 in die Gliederung der tierischen Reaktionen ein-

¹⁾ Wenn ein Diplopod oder eine *Tenebrio*-Larve „is creeping very rapidly. as a result of previous handling or repeated mechanical stimulation, it orients away from the edge of the glass plate instead of toward it“. (W. J. Crozier: Wave length of light and photic inhibition of stereotropism in *Tenebrio* larvae. — Journ. of General Physiology, 6, 647—652, New York 1924.)

²⁾ Dieser Abstand steht in festem Verhältnis zur Breite der Fährte (Taf. XXIII, Fig. 1); er ist also bei kleineren Tieren klein und bei großen groß und bleibt für eine bestimmte Fährte überall derselbe. Im allgemeinen ist der Abstand der Breite etwa gleich; bei größeren Tieren kann der Abstand größer und bei kleineren Tieren geringer werden.

zuordnen gesucht, die Hert er¹⁾ in seinem inzwischen (1925) erschienenen Buch gegeben hat. Man würde sie in dieser Gliederung dem Unterbegriff der Thigmomnemotaxis zuordnen, da die Beibehaltung einer unsymmetrischen Reizverteilung angestrebt wird.

V. Die Helminthoiden-Umkehr als Problem. — Homostrophie.

Eines nur war uns am Verhalten des Helminthoiden-Tieres bisher noch nicht recht verständlich gewesen. Die Gleichmütigkeit, die Gedrängtheit, der gleichbleibende Abstand, alles dies war durch eine Thigmataxis, wenn auch von einer der Psychologie einstweilen noch unbekanntem Empfindlichkeit, lückenlos erklärt. Aber mußte nicht die gleichmäßige Fortwirkung der Thigmataxis ausnahmslos Geführte Spiralen entstehen lassen? Diese fehlen ja fossil nicht²⁾; sie sind aber doch viel seltener als die Mäander mit ihren rhythmisch erscheinenden Umbiegungen. Warum kehrt das Tier nach Zurücklegen einer gewissen Strecke, die der vorigen an Länge oft auffallend ähnlich ist, immer wieder um? Und warum immer um volle 180°, so daß es plötzlich seinen Weg gleichlaufend, aber mit entgegengesetztem Sinn zur bisherigen Richtung einschlägt? So daß der Kopf sich genau dorthin kehrt, wohin der Schwanz noch gerichtet ist? Diese Erscheinung, die wir kurz als „Helminthoiden-Umkehr“ bezeichnen wollen, enthält offenbar einen psychischen Automatismus, der zu erklären ist.

Man denkt zunächst an Wellen der Fortbewegung. Die Helminthoidenwindungen entsprechen aber nicht den wirksamen Wellen der undulatorischen Bewegung, die vielmehr in Gestalt einer Sinuskurve³⁾ verlaufen. Bewegungswellen sind weniger gekrümmt und berühren sich nicht; sie richten ihre Bögen abwechselnd nach beiden Seiten der Bewegungsachse und haben strengere Regelmäßigkeit. Die Helminthoiden-Windungen dagegen sind stärker gekrümmt; ihre Bögen richten sich nach derselben Seite und enthalten in sich die Bewegungsachse; die Länge der Bögen kann sehr schwanken. Ferner sind sie von äußeren Einflüssen deutlich abhängig (von der Länge der vorigen Windung und von Lücken, S. 232; in größeren Systemen werden die Bögen außen größer, S. 237). Endlich zeigen ja die eingedrückten Anhänge der Nereiten (Taf. XXIII, Fig. 2) unmittelbar, daß die Bewegung Geführter Mäander nicht undulatorisch erfolgt ist.

Die Helminthoiden-Umkehr besitzt also nicht die Form und Strenge des von innen her bestimmten Rhythmus der Undulation. Sie ist in Länge und Richtung der Teilstrecken deutlich äußeren Einflüssen unterworfen und bewahrt dennoch ihren eigentümlichen Winkel von 180°. Der äußere Einfluß geht in der Regel von der vorigen Windung aus und wirkt durch Vermittlung der Thigmataxis im Sinne der Beibehaltung des jeweiligen Kurses. Die Erklärung der Umkehr zerlegt sich also in zwei Teilaufgaben: 1. den auf einen bestimmten Winkel eingestellten Drehmechanismus und 2. die nach gewissen Abständen wiederkehrende Außerkräftsetzung des thigmataktischen Außeneinflusses.

¹⁾ K. Hert er: Tastsinn, Strömungssinn und Temperatursinn der Tiere und die diesen Sinnen zugeordneten Reaktionen. — Zool. Bausteine, 1, Heft 1, Berlin (Bornträger) 1925.

²⁾ Vgl. S. 226, Fußnote 1; ferner 1927, Taf. 2, Fig. 2.

³⁾ Vgl. S. 226; ferner 1924, S. 148; 1927, S. 204.

1. Der 180°-Winkel der Helminthoiden-Umkehr.

A. Der homostrophische Reflex im Tierversuch.

Neuere Versuche, die uns jetzt in den Arbeiten von A. R. MOORE und W. J. CROZIER¹⁾ bekannt geworden sind, haben eine merkwürdige Reaktion entdeckt, die Homostrophie.

Lumbricus, das von MOORE zuerst benutzte Versuchstier, zeigte folgendes Verhalten: Verschiebt man das Hinterende eines Regenwurmes, so biegt sich beim Weiterkriechen das Vorderende in einer Richtung, die der aufgezwungenen Richtung des Hinterendes gleichläuft. Dreht man also z. B. das Hinterende nach links, so dreht sich der Kopf nach rechts, und umge-

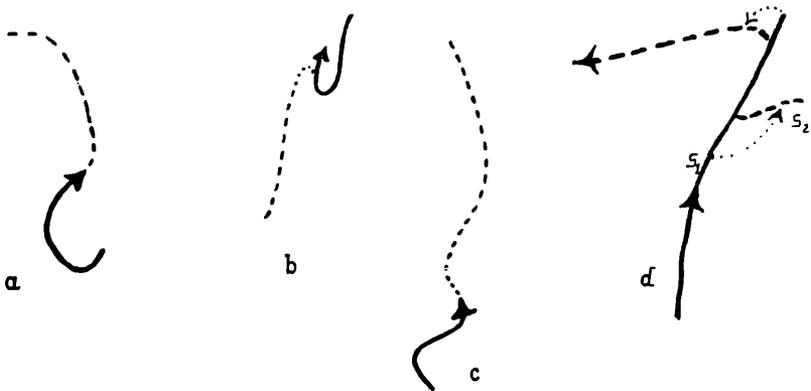


Fig. 1. Homostrophischer Reflex bei *Julus*.

a—c. Ein gekrümmt hingelagtes Tier (volle Linie, Kopf am Pfeil) nimmt die Weiterbewegung (gestrichelte Linie) so auf, daß sich das Vorderende gleichlaufend zur Lage des Schwanzes (aber entgegengesetzt gerichtet) fortbewegt.

d. Einem Tier, das auf seiner (vollgezeichneten) Bahn an das obere Ende gelangt war, wurde der Schwanz nach rechts, von S_1 nach S_2 , gedreht. Darauf bewegte sich das Tier (auf der gestrichelten Bahn) nach links in einer Richtung weiter, die der passiven Lage des Schwanzes gleichläuft.

(Aus Crozier & Moore, 1923, p. 599, fig. 1, p. 600, fig. 2.)

kehrt. „Passive unilateral tension in any region of the worm is followed by reflex bending the head segments.“ (MOORE, 1923, 451.) Passive Dehnung der Muskulatur auf der einen Seite des Körpers verursacht aktive Zusammenziehung auf derselben Seite, vorderhalb der gedehnten Stelle.

Im Versuch hat der Reflex also das Ergebnis, daß sich die Richtung der Weiterbewegung in Übereinstimmung mit der neuen Stellung bringt, die der Schwanz bekommen hat. Diesen Reflex hat MOORE 1923 homostrophisch genannt und hat den Sitz der aufnehmenden, antwortenden und

¹⁾ A. R. Moore: Muscle tension and reflexes in the earthworm. — Journ. of General Physiology, 5, 327—333, New York 1923.

A. R. Moore: The reaction of *Nereis virens* to unilateral tension of its musculature. — Ibidem, 451—452, 1923.

W. J. Crozier & A. R. Moore: Homostrophic reflex and stereotropism in diplopods. — Ibidem, 597—604, 1923.

W. J. Crozier: On stereotropism in *Tenebrio* larvae. — Ibidem, 6, 531—539, New York 1924.

leitenden Organe experimentell festgestellt. Später wurde der gleiche Reflex auch bei *Nereis*, bei *Julus* und bei *Tenebrio*-Larven nachgewiesen. Wir übernehmen hier die Skizzen über die Versuche an *Julus* (Fig. 1) und weisen besonders auf Fig. 1a hin: Legt man den Körper eines Diplopoden in die Form eines Halbmondes, so dreht sich, sobald die Weiterbewegung beginnt, das Kopfende derart, daß es den Kurs etwa parallel zur Lage des Schwanzes nimmt.

In der Natur spielt der Reflex der Homostrophie nach MOORE eine wichtige Rolle bei der Fortbewegung dieser Tiere. Er bildet die Ergänzung zu den verschiedenen Taxis-Arten (die MOORE „Tropismen“ nennt). Bilden die Taxis-Reaktionen die Antworten des Organismus auf äußere Einwirkungen, so ist der homostrophische Reflex die Reaktion des Tieres auf seine eigenen Muskelspannungen. Infolgedessen bringt jede Wendung des Körpers, die als Antwort auf eine vorübergehende äußere Einwirkung erfolgt, ihre eigne Berichtigung mit sich. Aus diesem Grunde kann eine dauernde Änderung des Weges durch eine taxistische Orientierung nur dann erfolgen, wenn die hervorrufende Ursache dauernd wirksam bleibt. Dadurch entsteht „the appearance of intelligent pursuit of a straight path“ (CROZIER & MOORE, 1923, 600).

Es besteht also eine Beziehung zwischen der Reaktion auf Außenreiz, wozu besonders die Thigmotaxis gehört, und dem „neuromuskularen Mechanismus“ der Homostrophie. Wir dürfen diese Beziehung so formeln: Thigmotaktische Krümmung ruft homostrophische Gegenkrümmung hervor.

Diese Beziehung ist für unsere Betrachtung besonders bedeutungsvoll. Den besten Aufschluß darüber finden wir in CROZIER'S & MOORE'S Versuchen an *Julus*.

Läßt man das Tier zwischen zwei Glasplatten kriechen, die seinen Körper beiderseits mit parallelen Rändern berühren, so setzt es beim Erreichen des freien Raumes seinen Weg geradlinig fort (Fig. 3b). Die Thigmotaxis hat von beiden Seiten gleich stark eingewirkt und hebt ihre Wirkung selber gegenseitig auf.

Anders bei einseitiger Berührung. „During the time a part of the animal's body remains in unilateral contact with a surface, the head will turn in the direction of the region of contact.“ Sobald ein *Julus*, der thigmotaktisch am Rand einer dreieckigen Glasscheibe entlang gekrochen ist (Fig. 2a), die freie Ecke erreicht, so biegt sich der Kopf gegen diejenige Körperseite, die noch in teilweiser Berührung mit dem Glasrand ist (Fig. 2b, 3a). Das heißt, die Thigmotaxis ist einstweilen noch stärker als die Homostrophie, mit der sie jetzt in Wettbewerb tritt. Nimmt man nun die Glasscheibe fort (Fig. 2c), solange der Körper des Tieres noch gekrümmt ist, so tritt folgendes ein: Die thigmotaktisch verursachte und noch bestehende Krümmung erzeugt nach dem Wegfall des thigmotaktischen Reizes automatisch eine Gegenkrümmung des Kopfes, zu der das Tier vorher unfähig gewesen wäre. Dieselbe homostrophische Gegenkrümmung tritt in der Natur ein, wo der berührende Gegenstand zwar nicht fortgenommen wird, aber (etwa bei zu starker Krümmung seines Umrisses¹⁾) seinen Einfluß auf das weitereilende Vorderende schließlich verliert.

¹⁾ Hierüber sprechen sich Crozier & Moore nicht näher aus.

B. Die Homostrophie als Erklärung des 180°-Mechanismus der Helminthoiden.

Den Versuchen der genannten Psychologen entnehmen wir die Tatsache: Infolge der Homostrophie kriecht ein Tier mit dem Vorderleib gleichlaufend und entgegengesetzt zu der Richtung, die der Hinterleib durch menschlichen Eingriff oder durch thigmotaktische Krümmung erhalten hat.

Diese Feststellung bringt uns dem Verständnis der merkwürdigen 180° der Helminthoiden nahe. Das Helminthoiden-Tier, das in gekrümmter Bahn zu kriechen pflegte, befand sich bei Eintritt der Umkehr mit seinem hinteren Körperabschnitt entsprechend gekrümmt, in dieser Krümmung sogar festgehalten durch die Ränder der vertieften Fährte. Der hintere Körperabschnitt bestimmte, wie in jenen Versuchen, das Vorderende zu einer homostrophischen Gegenkrümmung, die hier bis zur Parallelstellung führte (Fig. 4). War das geschehen, so ist alles weitere selbstverständlich: Die andere Körperflanke war jetzt in Fühlung mit der Fährte gekommen, und unter ihrer thigmotaktischen Führung setzte das Tier seinen Weg in entgegengesetztem Sinne fort, bis sich die homostrophische Umkehr wiederholte.

Der einzige Unterschied gegenüber den Versuchen liegt wieder (wie bei der Thigmotaxis, S. 227) im Quantitativen. Soweit wir sehen, hat man die homostrophische Gegenkrümmung bis zu 180° einstweilen noch nicht beobachtet, vielleicht aber auch noch gar nicht daraufhin experimentiert. Es besteht jedoch kein Grund für die Annahme, daß der homostrophische Reflex gerade bei den wenigen Versuchstieren der Gegenwart in seiner höchstmöglichen Leistung angetroffen worden sein sollte. Dürfen wir diese Leistung für das Helminthoiden-Tier stärker annehmen, so ist die 180°-Umkehr erklärt. Eine grundsätzliche Erklärung bieten also bereits die vorliegenden Versuche. Jedenfalls sehen wir außerhalb der Homostrophie überhaupt keinen Ausgangspunkt für das Verständnis des Helminthoiden-Mechanismus.

2. Die Wiederholung der Helminthoiden-Umkehr.

Die Helminthoiden zeigen, daß die Thigmotaxis das Tier an seiner eignen Fährte entlanggleiten ließ, nicht anders als an dem einseitig berührten Rand der Glasplatte in Fig. 2a; daß aber nach einer gewissen Strecke die Thigmotaxis aufgehoben wurde und die homostrophische Gegenkrümmung eintrat.

Der Tierversuch hat gelehrt, daß der homostrophische Reflex mit der Thigmotaxis in Gegnerschaft steht, schwächer ist als diese und erst nach ihrem Nachlassen in Erscheinung tritt.

Daraus erklärt sich in vielen Fällen, warum die Umkehr der Helminthoiden sich wiederholt und warum sie oft in Abständen von so ähnlicher Länge wiederkehrt, daß man an einen Rhythmus des Systems glauben möchte. Am Ende der vorigen Fährte nämlich hört der bisher führende Reiz auf¹⁾. Die Länge der anfänglichen Bogenstrecke kann sich so \pm auf

¹⁾ Genauer: Der Reiz kann am Ende der Windung nur dadurch beibehalten werden, daß das Tier sich viel stärker als bisher krümmt. Zu dieser Krümmung ist der thigmotaktische Reiz in der Regel offenbar nicht stark genug, so daß an seiner Stelle die Homostrophie wirksam werden kann. (Vgl. S. 235, unten.)

die folgenden übertragen und eine gewisse Gleichmäßigkeit des Systems verursachen. In der Tat sieht man oft, wie das Tier das Ende der vorigen Windung etwas zu umgreifen versuchte, ehe es umkehrte. Noch deutlicher wird

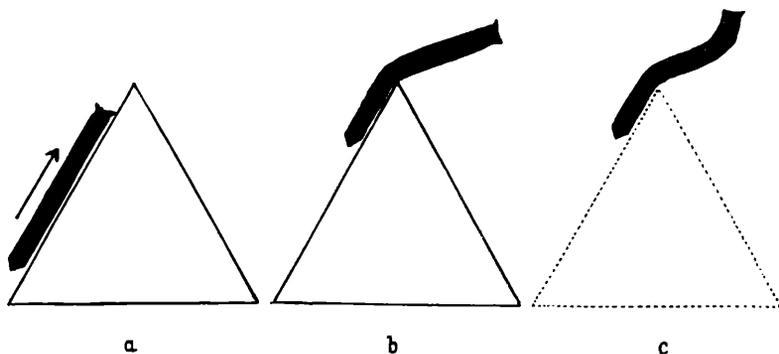


Fig. 2. Thigmotaxis und Homostrophie bei *Julus*.

a. Das Tier hat einseitige Berührung mit einer dreieckigen, dicken Glasplatte. Es kriecht an dieser entlang.

b. Das Vorderende gelangt am Eck der Glasplatte ins Freie. Es krümmt sich thigmotaktisch gegen das noch in Berührung befindliche Hinterende. Die Thigmotaxis verhindert die Homostrophie.

c. Die Glasplatte wurde weggenommen. Damit hört die thigmotaktische Einwirkung auf und sofort tritt der homostrophische Reflex ein: Das Vorderende krümmt sich gleichlaufend zur Lage des Schwanzes.

(Aus Crozier & Moore, 1923, p. 602 fig. 4.)

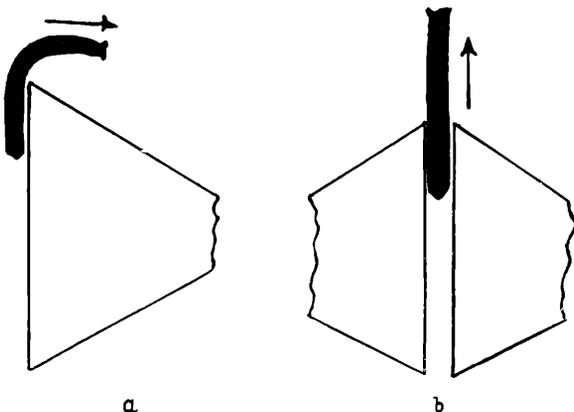


Fig. 3. Einseitige und beiderseitige thigmotaktische Einwirkung bei *Julus*.

a. Einseitige Berührung mit dem Rand der Glasplatte. Sobald das Vorderende ins Freie gelangt, krümmt es sich unter der Wirkung der Thigmotaxis gegen den noch in Berührung befindlichen Körperabschnitt (wie in Fig. 2 b).

b. Beiderseitige Berührung durch die parallelen Ränder zweier Glasplatten. Die Thigmotaxis, auf beiden Seiten gleich stark wirkend, hebt sich auf. Sobald das Tier ins Freie weiterkriecht, verfolgte es eine geradlinige Bahn.

(Aus Crozier & Moore 1923, p. 602, fig. 5.)

die Abhängigkeit der Lage der Umkehrstelle von äußeren Einflüssen bei der Annäherung an die S. 232 erwähnten Lücken früherer Systeme (1927, Taf. 2, Fig. 1; vgl. auch unsere Taf. XXIII, Fig. 1).

Nicht immer findet das Umgreifen des Windungsendes statt. Das Beharrungsvermögen, das auch im Versuche waltet, ließ das Tier ein Stück darüber hinausschießen, ehe der Umkehrreflex wirken konnte. Besonders scheint das Darüberschießen zu erfolgen, wenn die vorige Windung sich vor dem Ende stärker krümmt (Taf. XXIII, Fig. 2).

Andererseits kann die Umkehr schon vor dem Ende eintreten, also vor Ausnützung der letzten Möglichkeit zu weiterer Führung. Das braucht noch nicht auf einen inneren Umkehrrhythmus zu deuten. Die Thigmotaxis, bisher der Homostrophie entgegenstrebend, wurde vielleicht außer Kraft gesetzt — durch sich selber. Die Reaktionsfähigkeit hörte auf. Auch im Tierversuch kennt man solches Erlahmen. Erlahmte der thigmotaktische Widerstand gegen den Umkehrreflex aber nach Zurücklegen von Strecken ähnlicher Länge, so wurde der Einfluß der äußeren Umstände (Führung durch die Fährte) zu einer gewissen Periodizität umgestaltet.

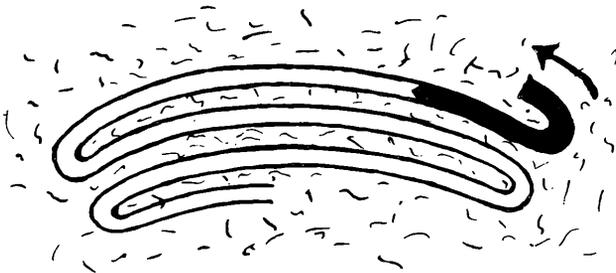


Fig. 4. Der Urheber eines Geführten Mäanders (*Helminthoida* oder *Nereites*) bei der 180°-Umkehr.

Manchmal allerdings bleibt sich die Bogenlänge in einem System so auffallend gleich, daß man Bedenken hat, die Ursache nur in einem der genannten beiden Einflüsse zu suchen. Könnte vielleicht — wenn auch undulatorischer Antrieb ausgeschlossen ist¹⁾ — ein Rest des undulatorischen Umkehrrhythmus schlängelnder Ahnen, also ein innerer Rhythmus, verblieben sein? Wird doch das undulatorische Kriechen seinerseits als ein auf dem Boden verkümmertes „Erbstück ursprünglich schwimmender Lebensweise“ (EISIG) gedeutet. Das wäre im Erfolg die bündigste Annahme. Denn dann hätten wir ja das Uhrwerk, das dem Körper in bestimmten Abständen den Anstoß zur Umkehr erteilte. In der Tat deuten Fährten, deren Windungen den Helminthoiden ähneln, sich aber nicht berühren und nur ungefähr gleichlaufen²⁾, auf solche vererbte Umkehrimpulse eines peristaltisch kriechenden Tieres hin. Möglich, daß wir hier die Stufen einer Entwicklung vor uns sehen, die von einer ursprünglich undulatorisch wirksamen Sinuskurve über diese vermittelnden Windungen zur Helminthoiden-Linie führte. Bei welcher Entwicklung man wohl auch der Homostrophie eine wesentliche Rolle beimessen müßte, indem sie die Umgestaltung der Bögen verständlich macht.

¹⁾ Vgl. S. 226, unter I, 1.

²⁾ Zum Beispiel bei E. O. Ulrich in der oben S. 226, Fußnote 1, genannten Arbeit auf Tafel 16, Fig. 3–5.

Jedoch, wenn wir so auch die Möglichkeit eines Nachklanges von einem vererbten inneren Rhythmus ins Auge fassen und dabei auf die Phylogenie der Erscheinung ausblicken, so bleibt doch die Tatsache bestehen, daß bei den echten Helminthoiden äußere Einflüsse (S. 233, Taf. XXIII, Fig. 1) den Verlauf der Windungen und den Eintritt der Umkehr bestimmen, so daß die Undulation das Wesentliche der vorliegenden Erscheinung nicht zu erklären vermag.

3. Ergebnis: Wechselwirkung von Thigmotaxis und Homostrophie.

Damit scheint uns das psychologische Verhalten des Helminthoiden-Tieres, soweit die heutigen Unterlagen der Tierpsychologie reichen, grundsätzlich erklärt zu sein: Thigmotaxis und Homostrophie wirkten im Wechsel wie die beiden Zügel des Reiters auf das Pferd.

VI. Ausblick von der psychologischen Fährtenanalyse auf die systematische Stellung des Helminthoiden-Tieres.

Als wir 1924 den Nachweis erbracht haben, daß die Helminthoiden wirklich Fährten sind, haben wir uns auch über den Urheber ausgesprochen. Wir sagten, daß solche Geführte Fährten bei verschiedenen Tiergruppen denkbar seien, daß aber alle Wahrscheinlichkeit unter meerischen Verhältnissen für Würmer spräche, und zwar in erster Linie für Anneliden.

Den Versuch Raymonds¹⁾, Windungen einer Fährte als Beweis für Schnecken in Anspruch zu nehmen, wiesen wir zurück.

Inzwischen hat man uns (mündlich) entgegengehalten, daß nur ein kurzes Tier eine so schmale Fährte, zumal an der Innenseite der engen Kehren, ohne Verletzung der Ränder durch den nachgeschleppten Hinterleib erzeugen könne. Ein solches Tier dürfte dann allerdings kaum länger als breit gewesen sein. Ein langes Tier hat aber keine Schwierigkeit, wenn sein Leib von allen Segmenten oder doch von vielen, kleinen peristaltischen Wellen getragen wurde. Ja, unsere psychologische Analyse scheint uns ein langes Tier geradezu zu fordern, um einerseits die besondere Thigmotaxis²⁾ der Flanke und andererseits die Homostrophie zu erklären. Denn der homostrophische Reflex, obwohl in Ausklängen noch bei Wirbeltieren wahrnehmbar, hat sich von seinen Entdeckern nur bei langgestreckten, also „wurmartigen“ Tieren nachweisen lassen: bei Käferlarven, Diplopoden und namentlich bei Anneliden, darunter dem meerischen Annelid *Nereis*. Dagegen blieben die Versuche schon an Krebsen erfolglos, da diese zu ausgedehnten seitlichen Bewegungen nicht genügend befähigt sind.

In der Zurückführung der Geführten Mäander auf Würmer stimmt uns GRIPP zu. Er möchte aber statt an Anneliden an Nematoden denken. Wir haben unsererseits keine Veranlassung, den Nematoden die entsprechende Fähigkeit abzusprechen, wenn sogar Insektenlarven und Diplopoden dazu imstande sind. Einstweilen darf man nur nicht vergessen, daß die nötigen Reaktionen gerade bei den Anneliden und nicht bei den Nematoden festgestellt worden sind. Jedenfalls sind wundervolle Geführte Mäander durch kräftig segmentierte Tiere erzeugt worden, wie wir sogleich an den Nereiten zeigen wollen.

¹⁾ P. E. Raymond: Seaside Notes. — Americ. Journ. Sci., 3, 108—114, New Haven 1922.

²⁾ Vgl. die geringere Regelmäßigkeit der nur vom Vorderpol des Körpers geführten Bohrgänge von Käfern, *Teredo* usw.; S. 229.

VII. Psychologische Analyse der Nereiten und Ausblicke daraus.

Wie unsere Beispiele (Taf. XXIII, Fig. 2) zeigen, finden sich bei den Nereiten alle Besonderheiten wieder, die bei den Helminthoiden Wesen und Problem dargestellt hatten und dort soeben durch die abwechselnde Zügelwirkung von Thigmotaxis und Homostrophie verständlich geworden sind: Gleichmütigkeit, Gedrängtheit, sich wiederholende 180°-Umkehr. Kein Zweifel, daß auch die Nereiten echte Geführte Mäander darstellen und daß wir ihren Urhebern dieselben psychischen Eigenschaften zusprechen müssen wie den Helminthoiden.

Die gleichmütige Aufwicklung in oft fast gleichlangen Windungen war ja der Grund, weshalb bisher niemand die Nereiten als Fährten gelten lassen wollte außer solchen Forschern, die wieder (wie bei den Helminthoiden, S. 226) das Problematische gar nicht erfaßt hatten. Man hielt sie für Körper, und zwar — daher den Namen *Nereites* wählend — für die Leichen von *Nereis*-artigen Anneliden, bis der hervorragende Helminthologe EHLERS¹⁾ mit der Deutung als Laichschnüre die Lösung gefunden zu haben schien. Nunmehr beweist die psychologische Analyse, wie sie oben für die Helminthoiden durchgeführt wurde, daß auch die Nereiten Fährten sind.

Es scheint — was an größerem Stoff nachzuprüfen wäre —, daß am Ende der Nereiten manchmal die Tunnelpforte erkennbar ist, aus der das Tier entweder aus der Tiefe des Schlamms an die nahrungsreiche Oberfläche gestiegen ist, um hier bei ungestörter Weide sich den Reaktionen hinzugeben, die ihm die Natur zu unbewußtem Nutzen verliehen hat; oder das Loch bedeutet den Abstieg nach unten. Bei dem vielbogigen System auf Taf. XXIII, Fig. 2 (rechts) liegt ein solches Gebilde im Mittelpunkt der Bögen, dem zweifellosen Anfang der oberflächlichen Fährte, der also dann den Aufstieg des Tieres darstellen würde. Bei dem gestreckten System, das darunter nur unvollständig sichtbar wird, könnte die Pforte (oben) ebensogut das Ende der Fährte, also das Verschwinden des Tieres anzeigen.

Hier erfolgt also nachweislich das, wofür Gripp den Beweis gefordert hat: Ein Tier legt auf der Oberfläche des Sediments eine offene Fährte in Geführten Mäandern an. Jene Helminthoiden stehen in ihrem Innehalten einer jeweiligen Oberfläche (S. 230) also nicht allein. Umgekehrt dürfen wir natürlich von unserem Standpunkt jenen Zweifel nicht mit Zweifel vergelten: Wenn Tunnel und Fährten gegenseitige Fortsetzungen sind (S. 228), warum sollen nicht auch Tunnel in ähnlichen Windungen angelegt werden können? (Vgl. S. 242, Fußnote 2.) Aber dieses ist dabei zu beachten, daß die fossilen Geführten Mäander in ihrer bezeichnenden Ausbildung und in allen von uns ausgewerteten Exemplaren, sowohl die Helminthoiden wie die Nereiten, nachweislich Fährten auf der Oberfläche sind, während sie als Tunnel zwar zu erwarten, aber fossil noch nicht nachgewiesen wurden. Solche Tunnel würden natürlich nicht die Anhangseindrücke der Nereiten besitzen.

Nun hat man aber die Schärfe des Gepräges bei Nereiten und anderen Gebilden als unvereinbar mit Fährten erklärt. Namentlich die Schärfe der seitlichen Eindrücke, die offenbar von Segmentanhängen herühren und die den einzigen wichtigen Unterschied gegenüber den Helminthoiden darstellen, wird als Beweis für die Körpernatur der Nereiten (Laich oder Leichen) angeführt. Denn an der Fährte eines vielgliedrigen Tieres, so schließt man, müßten sich die Eindrücke der Anhänge gegenseitig verwischen.

¹⁾ Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 18, S. 438, 1868.

Unsere Nereiten (ja schon unsere Fig. 2, Taf. XXIII) genügen, um das Gegenteil zu beweisen. Denn es sind Fährten, und zwar Fährten eines langen Tieres (wegen seiner empfindlichen Thigmotaxis), und dennoch sind alle Eindrücke mit außerordentlicher Schärfe eingepägt. Jeder der blattförmigen Eindrücke ist nach außen scharf begrenzt und zeigt auch auf seiner Fläche (wovon unsere verkleinerte Aufnahme nur eine ungenügende Vorstellung gibt) ein feines, gestreiftes Muster.

Wie das möglich ist, zeigt ein Trupp Straßenfeger, die hintereinander fehen: Jeder Besen arbeitet für sich, ohne Rücksicht auf den andern. Aber der letzte in der Reihe löscht die Eindrücke aller Vordermänner aus und so bleibt auf der gefegten Bahn das scharfe Bild eines einzigen arbeitenden Besens, scharf mit allen seinen Reiseren. Das letzte Werkzeug entscheidet. Die hinterste Bewegung, wenn sie umfassend genug ist, kann das Bild des Ganzen bestimmen. Was wir bereits in anderem Zusammenhang¹⁾ behauptet haben, können wir hier an *Nereites* beweisen. Die Schärfe der Zeichnung spricht nicht gegen eine Fährte und noch keineswegs für einen Körper (Laich oder Leichen).

Was die Urheber der Nereitenfährten anlangt, so hat NATHORST an Krebse gedacht, was FRAIPONT sogar als endgültig bewiesen ansieht, weil die Anhänge auf beiden Seiten gleichmäßig eingedrückt seien. In der Tat erinnern hierin gewisse Krebsfährten der Gegenwart einigermaßen an die Nereiten, so daß auch wir 1924 diesen Vergleich für den wahrscheinlichsten hielten. Wir kennen jedoch noch nicht genügend heutige Fährten, um sicher zu sein, daß die blattartigen Eindrücke der Nereiten mit ihrer feinen Streifung nicht die Fegstellen der beborsteten Parapodien von Anneliden sein könnten.

Auf Anneliden deutet nämlich nunmehr das Gesamtbild und die daraus abzulesende Psychologie. Die zum Vergleich herangezogenen Krebsfährten der Gegenwart sind strack oder regellos krumm; regelmäßig gewundene sind nicht bekannt und auch nicht zu erwarten. Denn eine derart empfindliche Thigmotaxis und Homostrophie, wie wir sie aus den Windungen der Nereitenfährte schließen müssen, müßte bei Krebsen, deren seitliche Beweglichkeit ja in den Versuchen als zu ungenügend befunden wurde (S. 239), den Tierpsychologen sehr überraschen. Dagegen sind diese beiden psychischen Eigenschaften, namentlich die Homostrophie, gerade bei Anneliden hochentwickelt und auch bei Meereswürmern, wie *Nereis*, nachgewiesen worden.

Wann wird uns die Zoologie durch die Entdeckung lebender Nereiten-Erzeuger die Entscheidung bringen?

Noch in anderer Hinsicht geben die Nereiten mehr zu denken als die Helminthoiden. Mitunter — auch bei den schmälern Fährten unserer Fig. 2, Taf. XXIII, — entfernen sich die äußeren Windungen (unten) etwas weiter voneinander und werden lockerer. Sie haben die unmittelbare Fühlung verloren oder aufgegeben. Nun sieht man, wie sie an solchen Stellen förmlich zittrig werden und wie sofort eine unverkennbare Unregelmäßigkeit an die Stelle der mathematischen Gleichmütigkeit tritt. War unsere Erklärung aller dieser Fährten richtig, so konnte ja die Gleichmütigkeit nur

¹⁾ Senckenbergiana, 8, 224, 1926; Paläontol. Zeitschr., 9, 198, 238, 1927.

möglich sein, solange die enge thigmotaktische Führung vorhanden war. Tritt nun hier der Verlust von Gleichmütigkeit und enger Berührung gleichzeitig ein, so wird damit unsere Behauptung von der inneren Verbindung beider Erscheinungen¹⁾ auch e contrario bewiesen.

Dazu kommt etwas anderes. Man hat oft den Eindruck, daß auch die abgerrten und führerlos gewordenen Fahrtenabschnitte, so zittrig sie werden können, doch noch wenigstens ungefähr in der Richtung verlaufen, die sie bei engem Anschluß in tadellosem Bogen verfolgt hätten. (Beachte auch hier S. 238 unten.) Es scheint, daß hier das Erinnerungsvermögen mitwirkte, dessen Einfluß auf die Bewegung man bei Versuchen an mancherlei lebenden Tieren beobachtet hat (S. 233, Fußnote 1): Die Thigmo-Mnemotaxis, d. h. die Führung durch einen früher empfangenen Reiz, der zur Zeit der Reaktion nicht mehr einwirkte, und schließlich durch eine Gewohnheit. Vermöge der Thigmo-Mnemotaxis, die natürlich nur ungefähr die Richtung vermitteln konnte, findet das *Nereites*-Tier häufig den Anschluß an das verlorene Bogensystem wieder und beschreibt dann alsbald wieder ebenso regelmäßige Bögen wie vor der Abirring.

VIII. Die ökonomische Bedeutung der Geführten Mäander.

Haben die Erzeuger der Geführten Mäander einen Nutzen davon, daß ihre Reaktionen Thigmotaxis und Homostrophie über die gewöhnlichen, heute experimentell beobachteten Grade zu höchster Empfindlichkeit gesteigert sind?

Die biologische Wirkung der Homostrophie ist dabei jedenfalls eine andere geworden. Bewirkt sie bei *Julus* nach CROZIER & MOORE die möglichst gerade Einhaltung der ursprünglichen Bahn (S. 235), so bewirkt sie bei den Helminthoiden ständiges Wenden und dadurch eine flächenhafte Ausbreitung der Fahrte.

Wir haben dies als einen ernährungsbiologischen Vorteil gedeutet²⁾ indem wir auf den Nahrungsreichtum der Sedimentoberfläche und darauf aufmerksam machten, wie Fahrten überhaupt auf allerlei Weisen ein rationelles Abweiden dieser Oberfläche erreichen. Darauf hat man uns (mündlich) eingeworfen, daß das Einzeltier in den Geführten Mäandern keinen Vorteil gegenüber regellosem Weidegang habe und daß eine Rücksicht auf andere natürlich nicht in Frage komme.

Sehr einleuchtend wäre natürlich ein Vorteil der Mäander, wenn sie in Verbindung mit einer unterirdischen Dauerwohnung gestanden hätten. In

¹⁾ Man hüte sich vor Verwechslung mit Dingen wie „*Palaeochorda marina* (Emmons)“ Geinitz, die (z. B. im Kulm-Schiefer von Wurzbach den *Nereites loomisi* Emmons begleitend) auf den Abbildungen von Geinitz (Nov. Acta, 33, Taf. 6, 1866) und in der Natur als äußerlich ähnliches Gebilde erscheinen kann, nämlich als lockere, ziemlich regellose Windungen. Diese Ähnlichkeit ist nur scheinbar. Denn *Palaeochorda* ist kein lineares Gebilde, sondern der Querbruch durch den fossilen Körper *Dictyodora liebeana* Weiß. Wenn diese Bruchlinie eine gewisse Regelmäßigkeit und das Streben zum Zusammenbleiben zeigt, so eben nur deshalb, weil der zugehörige Körper selber in sich zusammenhängt und einen gefalteten Kegelmantel darstellt. E. Zimmermann hat den so schwer verständlichen Bau von *Dictyodora* (Jahresber. d. Ges. v. Freunden d. Naturw. Gera, S. 17, 1892; Naturw. Wochenschrift, 8, 155, 1893) mit meisterhafter Klarheit aufgedeckt, wovon wir uns an seinen Urstücken und an Stoff des Senckenberg-Museums überzeugen konnten.

²⁾ S. 227; ferner 1924, S. 155. — Ist das Innere eines Sediments reich an Nährstoffen oder scheut ein Tier das Licht, so werden auf ähnliche Weise auch Tunnel entstehen können (S. 229, 240). Insofern gilt unsere psychologische Beurteilung auch für Gripps Ostsee-Funde.

deren Nähe hätten sie dann die weidenden Tiere gehalten. Aber solche Dauerwohnungen sind nicht wahrscheinlich, solange bei den Helminthoiden sogar von unausgekleideten Tunneln jegliche Spur fehlt (S. 231).

Betrachtet man aber Flyschschichten im ganzen, so sieht man, daß sie oft dicht mit Helminthoiden bedeckt sind (oft sind auf großen Flächen kaum einige Quadratcentimeter frei davon (Taf. XXIII, Fig. 1); und daß trotz dieser Dichte jedes Tier seinen eigenen Weideplatz findet — vermöge jener psychischen Eigenschaften. Schon das einzelne Tier hat von seinen Reaktionen unmittelbaren Vorteil (S. 232), indem es so am sichersten den eigenen, leergefressenen Fährten aus dem Wege geht und am schnellsten den Raum zum lohnenden Pendelweiden findet. Für die Gesamtheit der Tiere könnte man aber kaum ein wirksameres System ersinnen, wenn man die Aufgabe zu lösen hätte, die oberflächliche Nährschicht auf eine möglichst große Zahl von Tieren gleichmäßig zu verteilen.

Gewiß verständlich also, wenn man die Anordnung der Geführten Mäander (z. B. wie die Helminthoiden auf Taf. XXIII, Fig. 1) der intelligenten Absicht eines systematisch arbeitenden freien Willens zuschreiben will (S. 231). Und dennoch ist gerade diese Anordnung für uns das Ergebnis und der Beweis eines unbewußten Triebwerks automatischer Reaktionen.

IX. Zusammenfassung.

1. Die Fährtenkunde bedarf der Erfahrungen der Psychologie.
2. Die Psychologie erhält von der Untersuchung der Fährten — sogar der fossilen — Aufgaben und Aufschlüsse, die ihr das lebende Tier noch versagt hat.
3. Diese beiden, bereits früher entworfenen Sätze werden durch eine vertiefte Untersuchung der Geführten Mäander (Helminthoiden und Nereiten) dargetan.
4. Beide Sätze gelten für denjenigen, der sich der hier vorgetragenen Deutung der Geführten Mäander anschließt. Sie müssen noch mehr für denjenigen gelten, der eine andere Deutung versuchen wollte. Jedenfalls werden alle Deutungen, die ohne Hilfe der Psychologie unternommen werden, in Zukunft ebenso fehlschlagen wie die bisherigen.
5. Die Geführten Mäander lassen sich bei dem heutigen Stand der Psychologie nur durch Wechselwirkung von Thigmotaxis und Homostrophie erklären.
6. Die beiden aus den Geführten Mäandern abzulesenden Reaktionen, Thigmotaxis und Homostrophie, waren empfindlicher, als sie bei einem heutigen Tier bisher bekannt geworden sind.
7. Die Helminthoiden, Fährten auf der Sedimentoberfläche, sind auf Würmer zurückzuführen; und zwar, soweit Analogien bekannt sind, vermutlich auf Anneliden.
8. Die Nereiten sind Fährten auf der Sedimentoberfläche. Die Schärfe der Eindrücke erklärt sich durch die „letzte Bewegung“. Die aus den Windungen abzulesenden psychischen Eigenschaften ihrer Urheber sprechen für Würmer, und zwar wegen der Anhänge für Anneliden.
9. Die Wechselwirkung von Thigmotaxis und Homostrophie, wie sie aus den Geführten Mäandern abzulesen ist, dient der Ernährung, indem dadurch die wirtschaftlichste Bewegungsweise weidender Tiere erzeugt wird.
10. Die Zoologie, und im besonderen die Tierpsychologie, hat die Aufgabe, die sicherlich auch heute noch lebenden Tiere, welche Helminthoiden- und Nereitenfährten erzeugen, festzustellen und ihre systematische Stellung sowie ihr psychisches Verhalten auf die hier vorausgesagten Eigenschaften nachzuprüfen.

Tafel XXIII.**Geführte Mäander.**

Fig. 1. *Helminthoida labyrinthica* Heer. 1/2. Fährten mehrerer Personen, z. T. auf verschiedenen Schichtblättern übereinander. Eocän, Flysch. Bregenzer Wald (Senckenberg-Museum, XXX 16 b). Vgl. S. 230.

Der „bezeichnende Abstand“ jeder Fährte ist streng von ihrer Breite, also von der Größe des Tieres, abhängig (S. 232). In der Mitte ist eine Umbiegung offener als die üblichen 180° (S. 239): weil sie in das thigmotaktische Anziehungsfeld anderer Fährten geraten ist. In der Länge und im Verlauf der Windungen, mithin in der Lage der Umkehrstellen, herrschen deutlich äußere Einflüsse (S. 233).

Fig. 2. *Nereites loomisi* Emm., Geinitz. Knapp 1/2 (schräg von oben). Fährten mehrerer Personen auf derselben Schichtfläche. Mitteldevon, Dachschiefer. Haselbach, Thüringen (Senckenberg-Museum, XXX, 110a).

Am inneren Ende (Anfang) des streng geführten Systems (rechts oben) sowie am linken oberen Ende des gestreckten Systems (rechts unten) erscheint die Tunnelpforte (S. 240). Der Mäander des kleineren Tieres (links) verliert streckenweis die Führung und wird dann sofort unregelmäßig gekrümmt und zittrig (S. 242).



1



A. Schwarz, phot.

2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Richter Rudolf

Artikel/Article: [Psychische Reaktionen fossiler Tiere. 225-244](#)