

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Verzeichnis der anwesenden Mitglieder und Gäste . . . . .	3
Kurze Übersicht über den Verlauf der Versammlung . . . . .	4
Eröffnung der Versammlung und Begrüßungen . . . . .	5
Geschäftsbericht des Schriftführers und Wahl der Revisoren . . . . .	11
Referat des Herrn Prof. Hartmann: Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungs- problem . . . . .	15
Vortrag des Herrn Dr. v. Frisch: Versuche zum Nachweise des Farben- sinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren . . . . .	50
Vortrag des Herrn Dr. Voss: Experimentelle Untersuchungen über den Flügelschlag und den Flug der Insekten . . . . .	59
Vortrag des Herrn Prof. Guenther: Gedanken zur Deszendenztheorie . . . . .	91
Vortrag des Herrn Prof. Plate: Übersicht über zoologische Studien auf Ceylon (nur Titel) . . . . .	112
Demonstration des Herrn Prof. Plate: Ceylonische Vögel . . . . .	113
Demonstration des Herrn Prof. Rhumbler: Trajektorien-Modell . . . . .	113
Wahl eines Delegierten für den Ausschuß für den mathematischen und naturwissenschaftlichen Unterricht . . . . .	120
Wahl des nächsten Versammlungsortes . . . . .	120
Bericht des Herausgebers des „Tierreichs“, Herrn Prof. F. E. Schulze . . . . .	121
Vortrag des Herrn Dr. Schaxel: Reduktion und Wiederauffrischung . . . . .	122
Vortrag des Herrn Dr. Thienemann: Die Notwendigkeit der Begründung eines Instituts für die Hydrobiologie der Binnengewässer . . . . .	145
Vortrag des Herrn Prof. Lohmann: Über die Appendicularien der Tief- see-Expedition . . . . .	157
Vortrag des Herrn Prof. Hoffmann: Die embryonalen Vorgänge bei Strepsipteren . . . . .	192
Vortrag des Herrn Prof. Spemann: Über verzögerte Kernversorgung von Keimteilen . . . . .	216
Vortrag des Herrn Prof. Reibisch: Die Bodenfauna von Nord- und Ostsee Demonstration des Herrn Prof. Spemann: Präparate betr. Linsen- regeneration . . . . .	221
Demonstration des Herrn Prof. Hartmann: Kernteilungszentren bei ver- schiedenen Protisten-Gruppen (nur Titel) . . . . .	235
Demonstration des Herrn Dr. Kühn: Mikrophotogramme von Amöben- teilungen (nur Titel) . . . . .	236
Vortrag des Herrn Prof. Schleip: Die Entwicklung zentrifugierter Clep- sine-Eier . . . . .	236
Bericht der Rechnungsrevisoren . . . . .	253
Vortrag des Herrn Dr. Stendell: Zur Kenntnis der Mormyriden . . . . .	254
Demonstration des Herrn Prof. Woltereck: Erläuterung experimentell ver- änderter Daphnienrassen und einiger Formenreihen und Formextreme bei Cladoceren (nur Titel) . . . . .	261
Vortrag des Herrn Dr. Kühn: Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen . . . . .	262
Vortrag des Herrn Prof. Steinmann: Untersuchungen über die Rheotaxis der Fische . . . . .	278
Vortrag des Herrn Prof. Gerhardt: Über die Ösophaguspapillen von Ichthyococcus ovatus . . . . .	290
Vortrag des Herrn Dr. v. Kemnitz: Untersuchungen über den Stoff- wechsel der Larven von <i>Gastrophilus equi</i> . . . . .	294
Vortrag des Herrn Dr. Becher: Über statische Strukturen und kirstall- optische Eigentümlichkeiten des Echinodermenskeletts . . . . .	307
Vortrag des Herrn Prof. Spengel: Über die Entwicklung des Schildkröten- panzers (nur Titel) . . . . .	327
Statuten der Gesellschaft . . . . .	328
Mitgliederverzeichnis . . . . .	332

In den Eiern, die auf dem Stadium von 6 Zellen zentrifugiert wurden, kommt in den ersten Somatoblasten mehr Polplasma-substanz zu liegen, als in das Makromer 2 D, ersterer wird dadurch absolut plasmareicher und teilt sich tatsächlich nun auch rascher; da dies nur aus einer Reihe von Schnitten zu ersehen ist, muß ich bezüglich der Abbildungen auf die ausführliche Arbeit verweisen.

### 6. Ergebnis.

Wie ich schon aus der normalen Entwicklung des *Clepsine*-Eies geschlossen hatte, beweisen auch die mitgeteilten experimentellen Ergebnisse, daß die morphologisch zum Ausdruck kommende Ei-Struktur, also die Anordnung der sichtbaren Eisubstanzen einen wesentlichen Einfluß auf die Teilungsrichtung, die Teilungsweise bestimmter Zellfolgen und die Teilungsgeschwindigkeit besitzen. Irgend einen Anhaltspunkt für die Annahme, daß eine morphologisch nicht zum Ausdruck kommende Intimstruktur des Eies die Entwicklung beherrscht, fand ich nicht. Die Frage, ob die sichtbaren Eisubstanzen auch die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung der Zellen, in die sie gelangen, determinieren, ob sie also als sogenannte organbildende Stoffe anzusehen sind, wird durch diese Beobachtungen nicht entschieden. Ein näheres Eingehen auf die Literatur, das aber in dieser kurzen Mitteilung nicht zugänglich ist, würde zeigen, daß zwar eine Reihe von Beobachtungen mit meinen Ergebnissen übereinstimmt, aber viele andere, namentlich auf experimentellem Wege gewonnene Resultate mit den meinigen in auffälligem Widerspruch stehen. Ich möchte daher meine Resultate durchaus nicht ohne weiteres verallgemeinern, wie ich auch anerkenne, daß sie noch Lücken offenlassen, die ich durch weitere experimentelle Untersuchungen auszufüllen hoffe.

---

Im Zoologischen Institut waren Präparate zu den Vorträgen der Herren Dr. SCHAXEL, Prof. HOFFMANN, Prof. HARTMANN, Dr. KÜHN ausgestellt.

---

### Fünfte Sitzung.

Donnerstag, den 4. Juni, 9—1 Uhr.

Auf Antrag der Rechnungsrevisoren wird dem Schriftführer Entlastung erteilt.

---

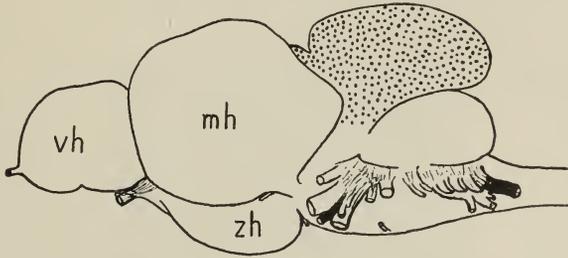
Herr Dr. STENDELL (Frankfurt a. M.):

### Morphologische Studien an Mormyriden.

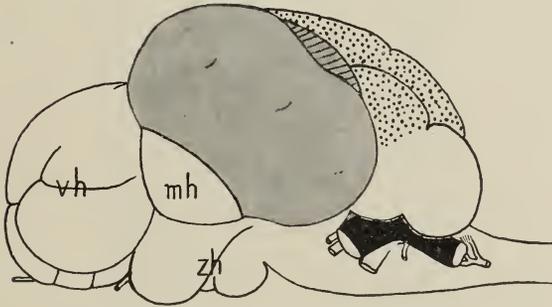
Die Mormyriden sind vor allen anderen Fischen — und Vertebraten überhaupt — durch den Besitz eines eigenartigen Hirnteils ausgezeichnet. Dieser, das Mormyrocerebellum (FRANZ), ist ein gewaltiger Abschnitt des Kleinhirns und überdeckt mehr oder weniger das übrige Gehirn. Bei *Mormyrus*, *Gnathonemus* und *Mormyrops* (Fig. 1c) ist er besonders groß und ragt mit seinem rostralen Ende über das Vorderhirn (vh), kaudalwärts über die Rautengrube hinaus, dabei das normale Fischkleinhirn (Ichthyocerebellum FRANZ) fast völlig umhüllend, während bei *Gymnarchus* (Fig. 1b) das Mormyrocerebellum weniger ausgedehnt, aber bei starker Breitenentwicklung noch ein ansehnlicher Teil des ganzen Gehirns ist. Die in Fig. 1 gegebene Zusammenstellung des gewöhnlichen Knochenfischgehirns eines *Barbus* (1a) und zweier Mormyridengehirne (1b und c) macht den grundlegenden Unterschied leicht klar. Ohne Zweifel ist dieser abweichende Hirntypus eine der merkwürdigsten Erscheinungen der vergleichenden Wirbeltieranatomie, während sich zugleich in einer so tiefgreifenden Sonderstellung im Bau des nervösen Zentrums eine vermutlich recht bedeutende biologische Eigentümlichkeit dokumentiert, die bei den lebend wenig beobachteten Fischen noch nicht ermittelt worden ist. Bei der Lösung des Problems dieser eigenartigen Fischfamilie werden zugleich einige allgemein morphologische Fragen aufgerollt und dank der einseitigen bzw. übertriebenen Bauverhältnisse der betreffenden Mormyridenorgane ihrer Lösung näher gebracht.

Den Anschluß aller übrigen wichtigeren Hirnstationen an das riesige Mormyrocerebellum habe ich früher geschildert und dabei auch bereits die gegenseitige Abhängigkeit der damit Hand in Hand gehenden Hypertrophien im Mormyridengehirn dargetan. Es galt nun die Ursprungsstätte zu finden, von der diese Umbildungen ausgegangen sind. Dabei stand zu vermuten, daß der Anstoß im Verkehr mit der Außenwelt durch die Vermittlung eines besonders spezifizierten Reizes zum Hirn gelangt sei, und daß dort im Anschluß daran die Veränderungen weiter Platz gegriffen haben. Es mußte also ein sensibler Nerv vorhanden sein, der in engem Zusammenhang mit dem hypertrophierten Zentralapparat steht, selbst starke Ausbildung zeigt und eigenartige periphere Endapparate besitzt. In der Tat haben die Mormyriden einen Nerven, der allen diesen Anforderungen entspricht. Ich habe ihn als Nervus lateralis

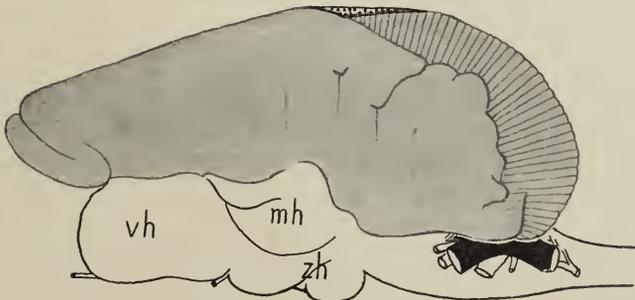
beschrieben, während er von anderen Autoren schlechthin Nervus facialis genannt wurde. Weiter unten soll darauf noch eingegangen werden. Fig. 1 zeigt uns schwarzgetönt diesen Nerven, der bei anderen Knochenfischen (1a) in Form kleiner von den übrigen Hirnnerven schwer unterscheidbarer Stämmchen erscheint, deren vorderes mit dem Facialis-Trigeminus-Komplex, deren hinteres mit dem



a.



b.

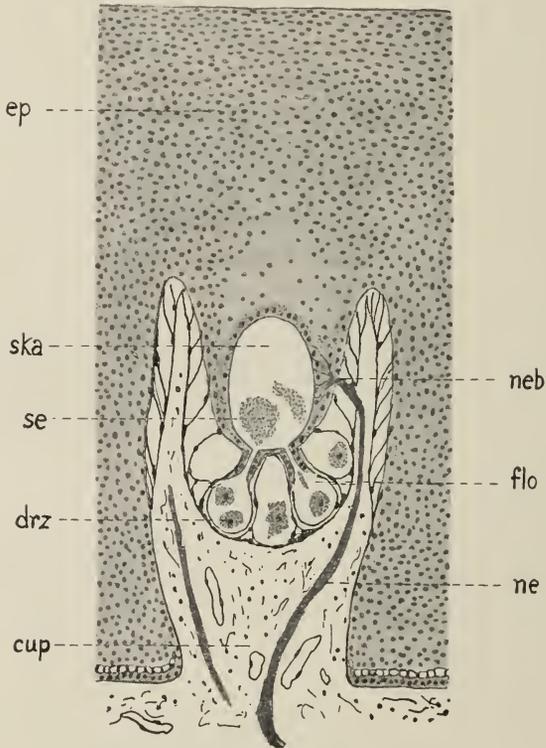


c.

Figur 1.

Gehirne von *Barbus* (a), *Gymnarchus* (b) und *Mormyrops* (c). Grau getönt: Mormyrocerebellum, punktiert: Ichthyocerebellum, schwarz: Nervus lateralis; *vh.* = Vorderhirn, *zh.* = Zwischenhirn, *mh.* = Mittelhirn

Vagussystem das Gehirn verläßt, wogegen bei den Mormyriden (1b und c) sich beide Äste durch Kaliber, gemeinsames Kerngebiet und übereinstimmende Hypertrophie scharf von den anderen Nerven unterscheiden und als Einheit erweisen. Ich habe das früher bereits eingehend gezeigt. Jetzt handelte es sich darum, an den peripheren Endigungen dieses Nerven nach Eigenarten zu suchen. Der hintere Anteil des Nervus lateralis, der nicht einmal der stärker hyper-



Figur 2.

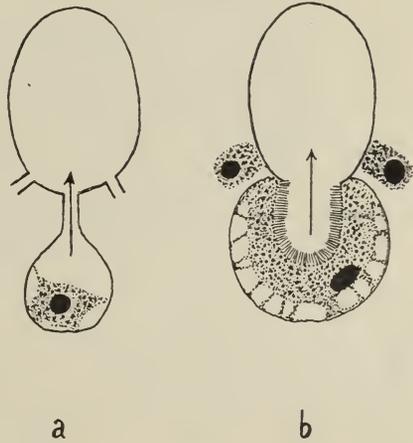
Schnauzenorgan von *Mormyrus caschive*. *cup.* = Cutispapille, *drz.* = Drüsenzelle, *ep.* = Epidermis, *flo.* = flaschenförmiges Organ, *ne.* = Nerv, *neb.* = Nervenendbäumchen, *se.* = Sekret, *ska.* = Sinneskapsel. Zwischen den *flo.* liegen noch Sinneszellen.

trophierte Ast ist, schien mir nicht in erster Linie in Betracht zu kommen, denn die Seitenlinie zeigte nichts Besonderes. Doch wissen wir, daß dieser Ramus posterior Nervi lateralis durchaus nicht allein für die Innervation der Seitenlinie bestimmt ist. Ich richtete daher mein Hauptaugenmerk auf den Vorderast. Es ist auffällig, daß die Schnauzenpartie der Mormyriden in mehr oder weniger starkem Maße ausgebildet ist. In den Lippen und rüsselartigen Verlängerungen aber konnte ich in der Tat eigenartige Organe finden, welche die

Haut dicht durchsetzen (Fig. 4). Die Organe werden kaudalwärts in immer spärlicherer Zahl angetroffen und sind in der Gegend der Augen und der Kehle fast ganz verschwunden.

Bei den verschiedenen Formen sind die Organe im Prinzip übereinstimmend gebaut (s. dazu Fig. 2 und 4). Das eigentliche Organ steckt in der Epidermis (ep) und wird von innen her durch eine hohe Cutispapille (cup) umhüllt. An dem Organ von *Mormyrus* und *Gnathonemus*, bei denen es fast von gleichem Bau ist, können wir unterscheiden: einen von zwiebelschalenartig geordneten Epidermiszellen umschlossenen kapselartigen Hohlkörper (ska) und

nach innen darum geordnete maschenförmige, von gelockertem Epithelgewebe gebildete Räume, welche durch enge Öffnungen mit der Kapsel in Kommunikation stehen. Unter diesen Maschen gibt es einfach gestaltete und kompliziertere von Flaschenform (flo). Beide Formen von Maschen enthalten Drüsenzellen (drz), welche deutlich in die Kapsel hineinsezernieren. Eine Öffnung der Kapsel nach außen scheint nur bei den auf der Stirn gelegenen vorhanden zu sein, den Organen der Lippen dagegen normalerweise zu fehlen. Bei *Gymnarchus* finden sich statt der



Figur 3.

Schemata für die Schnauzenorgane von *Mormyrus* und *Gnathonemus* (a) und *Gymnarchus* (b). Oben Sinneskapsel, unten Drüsenapparat, der Pfeil deutet den Sekretionsstrom an.

maschenförmigen Organe zu einem dichten, die Kapsel rosettenartig umgebenden Epithel geordnete Drüsenzellen, unter denen — wohl den flaschenförmigen Organen (flo) entsprechend — einzelne eigenartig gebaute Riesenzellen auffallen. Diese haben ein der Kapsel zugekehrtes becherförmiges Lumen, welches mit einem Flimmersaum ausgekleidet ist. Fig. 3 zeigt schematisch den Unterschied der Organe von *Mormyrus* und *Gymnarchus*.

Wir haben somit ein drüsiges Organ vor uns, mit welchem allein der Nervus lateralis nichts zu tun haben könnte. Doch lehrt uns die Nervenversorgung der Organe eines anderen. In Fig. 4 sehen wir die reichliche Verzweigung des Lateralis innerhalb der Schnauzenhaut, welche in der Richtung auf die Organe strahlenförmig erfolgt. Silberpräparate aber lassen feine End-

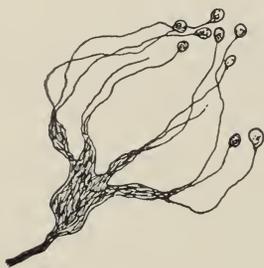
apparate in den Organen selbst erkennen. Die Nervenstämmchen (Fig. 2 ne) ziehen durch die Cutispapille (2 cup) peripheriewärts zum eigentlichen Organ, treten dort an die Kapsel (2 ska) heran und verzweigen sich mit feinen Endbäumchen (2 neb) in der Kapselwand und den Drüsenmaschen. Die Endbäumchen (Fig. 5)



Figur 4.

Verzweigung des Nervus lateralis in der Schnauzenhaut von *Mormyrus caschive*; Teilbild, mit Zeichenapparat gezeichnet. Schwarz: Epidermis.

sind zierlich verzweigt und tragen Endplättchen. Die Kapsel ist also ein echter Sinnesapparat, der mit einem Drüsenystem in Verbindung steht. Zwischen den Drüsenzellen finden sich zudem noch echte Sinneszellen, die in der Fig. 2 nicht hervortreten. Das Ganze stellt daher ein höchst kompliziertes Organ dar.



Figur 5.

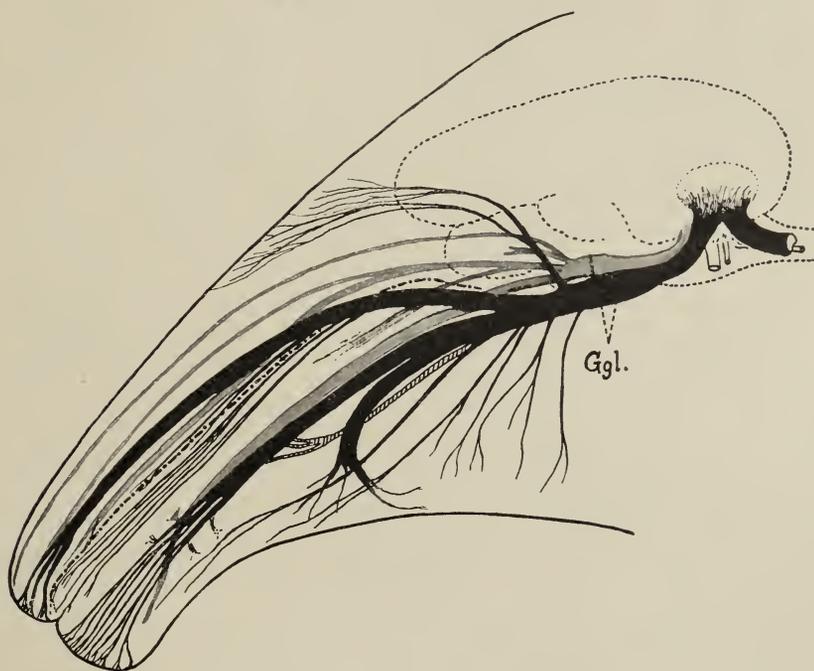
Nervenendbäumchen mit Endplatten aus dem Schnauzenorgan eines *Mormyrus caschive*.

Es ist nun auch verständlich, warum der Ramus anterior Nervi lateralis seine Hauptverzweigungsstellen erst vorn in der Schnauze, außer etwa in der Stirn-gegend, hat (Fig. 6). Durch das Auf- finden der dicht gehäuften, zahlreichen und eigenartigen Endapparate haben wir aber auch eine Erklärung für die Hypertrophie des vorderen Lateralis-astes und damit vielleicht auch zum guten Teil der übrigen Hirnbildungen.

Die Mormyriden, von deren Lebensweise wir leider allzuwenig wissen, haben also in ihren Schnauzen offenbar einen eigentümlichen Sinnesapparat zur Ausbildung gebracht, der sie wohl zu einer noch unbekanntem Reizvermittlung befähigt. Aus der zu vermutenden merkwürdigen Lebensweise mag auch die Bildung des großen Asso-

ziationszentrums, als welches ich das Mormyrocerebellum ansprechen möchte, erklärbar sein. Experimente mit lebenden Tieren und Beobachtungen in der freien Natur müssen hier Klarheit schaffen.

Einen gewissen Fortschritt in allgemein morphologischen Anschauungen bringen uns die Mormyridenuntersuchungen außerdem noch. Der „Nervus lateralis“ ist ein Stiefkind der vergleichenden Hirnmorphologie. Der eine ordnet seinen Ramus anterior zum



Figur 6.

Verteilung des Lateralis-, Fazialis- und Trigeminalsystems im Kopf von *Mormyrus caschive*. Schwarz: Nervus lateralis, Punktstrich: Ramus palatinus superior nervi facialis, schraffiert: zur Zungen- und Mundschleimhaut ziehender Ast, grau: Nervus trigeminus, punktiert: Gehirn, Ggl. = Ganglien des Ramus anterior nervi lateralis, des Nervus facialis und des Nervus trigeminus.

Facialis, der andere zum Trigeminalis, während der hintere zum Vagus gerechnet wird. In der Tat scheinen die Verhältnisse bei vielen Tieren so zu liegen. Andererseits hat man die Bestrebung — und ich schließe mich darin z. T. an —, den Lateralis mit dem Acusticus im Hinblick auf ihre Übereinstimmung und Ähnlichkeiten in den Zentralstationen und in den peripheren Endstätten zusammenzuordnen, wobei man den statoakustischen Apparat von Hautsinnesorganen (Nervenbügeln) ableiten würde. Und tatsächlich liegt auch in den Endolymphräumen des primitiven statischen Organes und den

Seitenschleimkanälen, wie auch den SAVI'schen Bläschen, den Gallert-  
röhren, den LORENZINI'schen Ampullen usw. eine gewisse Überein-  
stimmung. In die Reihe dieser Organe aber stelle ich der Nervenver-  
sorgung nach die Schnauzenorgane der Mormyriden. Daher glaube ich  
auch, daß wir es in der Drüsentätigkeit möglicherweise nur um eine Ab-  
sonderung des in der Sinneskapsel nötigen Schleimes zu tun haben.

Ich erkenne also in gewisser Beziehung ein Akustiko-Lateral-  
system an. Andererseits verkenne ich nicht die Verwandtschaft  
des Lateralis mit dem Trigeminus und speziell die Beziehung zum  
Fazialissystem. Die Zuordnung des Ramus anterior Nervi lateralis  
zum Fazialis erscheint bei vielen Tieren nicht unlogisch, wiewohl  
gerade daran der Unterschied in dem ganzen System der wasser-  
und landlebigen Tiere unverkennbar ist. Ein eigentlicher Fazialis bei  
Fischen ist oft unbedeutend, und das, was man so bezeichnet,  
vom Kopflateralis ebenso leicht lösbar wie der Vagus vom Ramus  
posterior. Die Mormyriden zeigen aber noch mehr. (Siehe hierzu  
Fig. 6, in welcher die Anteile des Lateralis schwarz, die des  
Trigeminus grau getönt sind). Bei *Mormyrus* zieht ein kleiner  
Ast des unteren Kopflateralisanteiles zur Schleimhaut der Zunge,  
um dort Geschmacksknospen zu innervieren. Dieser Ast ist eine  
echte Abzweigung des Lateralis, indem er zentralwärts nirgends  
von ihm abcheidbar ist. Hier sind also im zentralen Gebiet  
„Lateralis“ und „Fazialis“ noch ungetrennt. Dieser Ast entspricht  
gewissermaßen dem Nervus hyoideomandibularis, ist aber jedenfalls  
rein sensorisch. So liegt hier der Fall vor, daß der „Lateralis“  
eine dem „Fazialis“ zukommende Aufgabe übernimmt. Weiter jedoch  
fand ich merkwürdigerweise bei *Mormyrops*, dessen Gehirn samt  
Nervus lateralis dieselben Eigenarten wie andere Mormyridenhirne  
aufweist (Fig. 1 c), in der Schnauzenhaut und am übrigen Kopf  
keine eigentümlichen Mormyridenorgane, sondern einfache End-  
knospen, wie in der Mundschleimhaut. Auch diese Endknospen  
werden vom Lateralis versorgt. Wir sehen also, daß Endapparate,  
wie die Mormyridenorgane, die dem Akustikolateralsystem ange-  
hören, durch ebenso innervierte Endknospen, die gemeinhin zum  
Fazialis gezählt werden, ersetzt werden können, daß also der  
Unterschied zwischen Nervenbügeln (akustikolateral) und End-  
knospen (fazial) nicht wohl durch das Nervengebiet, dem sie unter-  
geordnet sind, ausgedrückt werden sollte. — Ein Ast des ganzen  
Systems allein ist ein echter visceraler Fazialis. Es ist der mit  
Punktstrich wiedergegebene der Figur 6. Er durchzieht das  
große Ganglion (Ggl.) des Lateralisystems, von dem aus rostral-

wärts alle Äste ausgehen. Man muß ihn als Ramus palatinus superior Nervi facialis ansprechen. Er versorgt unter anderem echte Geschmacksknospen in der Mundschleimhaut und ist mit dem Lateralis nirgends vermischt.

Die Beziehungen zwischen „Fazialis“ und „Lateralis“ sind also auch bei den Mormyriden vorhanden. Sollte man nun nicht einfach den Lateralis dem Fazialis unterordnen oder direkt als solchen bezeichnen? Keineswegs, — denn wir verlören damit eine der Klarheit dienende differenzierende Bezeichnung und verfielen wieder in die verwirrende Schematisierung, zu der uns die zwölf Hirnnervennamen geführt haben. Man darf höchstens sagen, daß der Lateralis der Wassertiere gewissermaßen potentiell Teile des Fazialis in sich birgt. Gerade durch ihre hypertrophischen Verhältnisse heben die Mormyriden den Nervus lateralis als einen eignen Nerven hervor, dessen beide Äste nicht getrennt und unter andere Nerven subsumiert werden dürfen. Beide Anteile sind zu einer organischen Einheit verwachsen. Wenn man also den hinteren zur Seitenlinie ziehenden Ast als Lateralnerven anspricht, darf man diese Bezeichnung dem vorderen, die eigenartigen Hautorgane des Kopfes innervierenden nicht versagen, zumal beide typisch allein für wasserlebende Vertebraten sind und sich weder mit einem Vagus, noch einem Fazialis der landlebenden homologisieren lassen. Der Lateralis ist ein bei wasserlebenden Vertebraten spezialisierter, vom Facialis abgetrennter Nerv, welcher besondere, nicht viscerale Hautorgane versorgt.

Eingehende Beschreibungen der verschiedenen Organe werde ich als weitere Beiträge zu meinen Mormyridenstudien anderen Orts erscheinen lassen.

---

Herr Prof. WOLTERECK (Leipzig) gibt Erläuterungen

1. experimentell veränderter Daphnien-Rassen und
2. einiger Formenreihen und Formextreme bei Cladoceren.

Diskussion: Herr Prof. DOFLEIN: Ich mache Kollegen WOLTERECK darauf aufmerksam, daß auch bei höheren Krebsen ähnliche Gewichtskompensationen vorkommen, welche in interessanter Weise den von ihm beschriebenen ähneln. So gibt es Garnelen, bei denen die Weibchen, besonders die eiertragenden, riesige Rostra haben, welche den Männchen fehlen. Ich habe auf solche und ähnliche Dinge in meiner Ostasienfahrt und neuerdings im Tierbau und Tierleben hingewiesen.

---

Herr Dr. A. KÜHN (Freiburg i. Br.):

**Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen.**  
(Mit Demonstration.)

Zahlreiche Tiere befinden sich in Ruhelage und gleichförmiger Bewegung nicht in einem stabilen physikalischen Gleichgewicht, sondern erhalten durch aktive Muskeltätigkeit dauernd ein labiles Gleichgewicht. Dieses „physiologische Gleichgewicht“ der Tiere stellt keineswegs immer eine gleichbleibende Orientierung im Raume dar, bei der etwa dauernd die Unterseite des Tieres dem Erdmittelpunkte zugekehrt wird. Wir können vielmehr bei zahlreichen Tieren viele „Gleichgewichtslagen“ unterscheiden. So schwimmen und fliegen die meisten Arthropoden und Wirbeltiere mit gleichmäßiger Einstellung der Unterseite zur Erdmitte, während oft dieselben Tiere bei Berührung mit festen Körpern ganz andere Ruhelagen einnehmen und in ganz anderen Stellungen zur Erdachse sich regelmäßig und gleichförmig fortbewegen.

In jeder Ruhelage oder andauernden gleichförmigen Bewegung befindet sich der Organismus im physiologischen Gleichgewicht gegenüber den Reizen seiner Umgebung, die während der verschiedenen Tätigkeiten seines Lebens wechseln können. Die Erhaltung des Gleichgewichts durch reflektorische Beantwortung der Umgebungsreize scheint nun ein ganz besonders geeignetes Gebiet, in das Reflexleben der Tiere einzudringen; denn einmal sind die Reize, die das physiologische Gleichgewicht bestimmen, verhältnismäßig einfach übersehbar, und dann pflegen die Antwortreaktionen auf Störungen des Gleichgewichts relativ eintönig zu sein. Ich möchte nun versuchen, die Komponenten der Gleichgewichtserhaltung bei Krebsen aufzuweisen.

Einen besonders auffälligen Anteil an der Erhaltung des Gleichgewichts haben, wie die Untersuchungen von DELAGE, BEER, CLARK, KREIDL, BETHE, LYON, PRENTISS, FRÖHLICH, v. BUDDENBROCK u. a. zeigten, die Statocysten. Daneben kommen als wichtige orientierende Faktoren die Augen in Betracht. Eine eingehende Besprechung der Literatur soll hier nicht gegeben werden. Ich verweise auf die sorgfältige zusammenfassende Darstellung von MANGOLD<sup>1)</sup>, die einen guten Überblick über die älteren Ergebnisse bietet, und auf die schöne neue Untersuchung v. BUDDENBROCKS<sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> MANGOLD, E., Gehörsinn und statischer Sinn, in: Handb. d. Vergleich. Physiol., herausgeg. v. H. WINTERSTEIN, Vol. 4. 1913.

<sup>2)</sup> v. BUDDENBROCK, W., Über die Orientierung der Krebse im Raum, in: Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol., Vol. 34. 1914.

Als Objekt meiner Untersuchung wählte ich zunächst den Flußkrebs, *Astacus fluviatilis*, obwohl dieses vorwiegend bodenbewohnende Tier nach den bisherigen Angaben von BETHE<sup>1)</sup> und BUNTING<sup>2)</sup> nicht sehr günstig für die Analyse der Statocystenfunktionen zu sein schien. Indessen fand ich doch, daß gerade der Flußkrebs bei entsprechender Versuchsanordnung einen sehr guten Einblick in die Funktion der Statocysten und der andern bei der Gleichgewichtserhaltung beteiligten Faktoren gestattet.

BETHE findet den Gang beiderseits „entstateter“ Krebse etwas schwankend; die Tiere sollen häufiger fallen als normale und sich nicht durch Schwanzschläge umzudrehen vermögen. Auch mit den Beinen gelinge es ihnen nur sehr schlecht sich umzudrehen, wenn sie auf dem Rücken liegen. So findet BETHE die Gleichgewichtsstörungen bei *Astacus* nicht groß, aber doch schon beim Gehen wohl erkennbar. Ich war nun zunächst erstaunt, die Wirkung der Statocystenaussschaltung noch geringer als BETHE zu finden: Ganz frische und muntere Krebse unterscheiden sich einige Stunden und stets einige Tage nach der Statocystenentfernung in der Sicherheit des Ganges und der Umdrehreaktion am Boden nicht irgendwie erheblich von normalen Krebsen.

Aber man muß sich zunächst fragen, unter welchen Umständen wir nach unsern Erfahrungen an andern Tieren ein starkes Hervortreten der Statocystenwirkungen überhaupt erwarten dürfen. Ein Vergleich mit Wirbeltieren sei hier gestattet. Wenn man niedere Wirbeltiere, die sich auf der Erde schreitend oder kriechend fortbewegen, wie die meisten Amphibien und Reptilien, ihrer statischen Organe beraubt, so bemerkt man an ihnen keine heftigen Störungen der Ortsbewegung, solange sie sich einfach auf der Erde hinbewegen. Wenn sie klettern oder sich sehr rasch bewegen, zeigt sich manchmal eine gewisse Unsicherheit, aber keine Orientierungsstörung, die die Bewegung unmöglich machte. Ganz anders verhalten sich dieselben Tiere, wenn sie im Wasser schwimmen und der Berührung mit einer festen Unterlage entzogen sind. Im Schwimmen treten bei Fröschen, Eidechsen und Schlangen alsbald lebhaftere Störungen hervor (Schwimmen auf dem Rücken, Rollungen um die Längsachse, Überschlagen).

1) BETHE, A., Über die Erhaltung des Gleichgewichts, in: Biol. Ctrbl., Vol. 14. 1894.

2) BUNTING, MARTHA, Über die Bedeutung der Otolithenorgane für die geotropischen Funktionen von *Astacus fluviatilis*, in: PFLÜGER's Arch. ges. Physiol., Vol. 54. 1893.

So können wir auch beim Flußkrebse erheblichere Statocystenwirkungen erwarten, wenn er nicht auf einer Unterlage kriecht, sondern seiner Gleichgewichtserhaltung eine schwierigere Aufgabe gestellt wird, also besonders bei freiem Schwimmen. Erwachsene Flußkrebse schwimmen verhältnismäßig wenig, indem sie mit einigen kräftigen Schwanzschlägen rückwärts rudern. Erwachsene Krebse zeigen sich hierbei nach Statocystenentfernung nicht sehr stark desorientiert, ihre Stabilität beim Rückwärtsschwimmen ist auch durch die vorwärtsgestreckten Scheren schon physikalisch ziemlich groß. BUNTING hat an jungen Krebsen, die weitere Strecken schwimmend zurücklegen, die Scheren abgeschnitten und gefunden, daß die Krebse bald auf die Seite, bald auf den Rücken fielen und auch längere Strecken in Rückenlage schwammen, ohne dabei einen Versuch zur Lagekorrektion zu machen. Nun ist aber die Fortnahme der Scheren kein ganz einwandfreies Mittel; denn die Scheren stellen offenbar ein Erfolgsorgan der Lagekorrektion dar, und durch ihre Wegnahme wird auch eine etwa von anderen Sinnesorganen ausgehende Lagereaktion beeinträchtigt.

Die Krebse führen nun noch eine andere Bewegung im freien Wasser aus, bei der man deutlich eine aktive Erhaltung der senkrechten Lage der Dorsoventralachse wahrnimmt: wenn sie auf einem steilen Stein angekommen sind und mit Schreitbewegungen nicht mehr weiter kommen können, so sieht man sie häufig „absinken“ oder „abschweben“. Dabei wird der Schwanz steil nach aufwärts gebeugt, die Extremitäten mäßig gespreizt und das Tier kommt stets auf den Gangbeinen in normaler Haltung am Boden an, worauf dann der Schwanz sich wieder senkt. Ein solches Absinken schließt sich auch häufig, besonders bei jüngeren, leichteren Tieren, an die Schwimmbewegung durch Rückstoß an, ganz entsprechend wie dies DOFLEIN<sup>1)</sup> für Garnelen beschrieben hat.

Wenn man einen Krebs im Wasser frei losläßt, kann man dieses Absinken sehr gut beobachten und nun auch sehen, daß das Tier eine Schiefelage, die man ihm zu Anfang der Bewegung erteilt hat, durch aktive Bewegungen seiner Extremitäten korrigiert, so daß es doch in normaler Stellung am Boden anlangt.

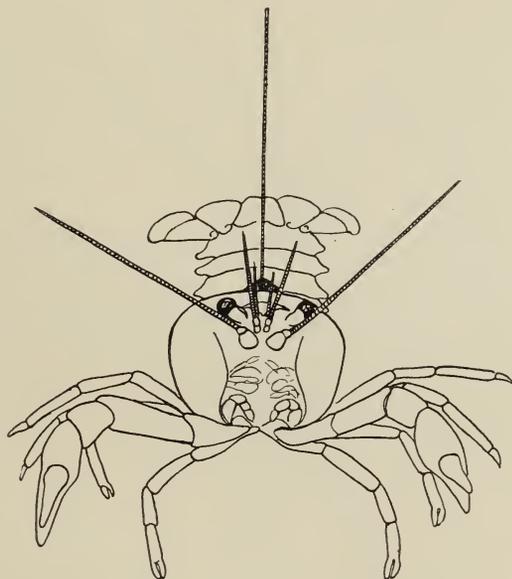
Diese Reaktion erscheint ziemlich unbedeutend und bei ihrem raschen Verlauf nicht sehr geeignet für eine eingehende Analyse der einzelnen sie zusammensetzenden Komponenten. So kam mir

---

<sup>1)</sup> DOFLEIN, F., Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen, in: Festschr. z. 60. Geburtstag R. HERTWIG's, Vol. 3. 1910.

der Wunsch, diese „Schwimm“- oder „Schwebephase“ mit der darin stattfindenden Lageerhaltung dauernd zu machen. Das gelingt nun sehr leicht durch eine einfache Versuchsanordnung: man hängt den Krebs frei an einem Faden auf oder befestigt ihn an einem Stabe, an welchem man ihn frei ins Wasser halten kann. Auf diese Weise kann man ihm freischwebend eine Schiefstellung erteilen und die Reaktion auf diese Lageänderung längere Zeit beobachten.

Hängt man einen normalen Krebs senkrecht im Wasser auf, so führt er meist zuerst einige Schwanzschläge aus, beugt



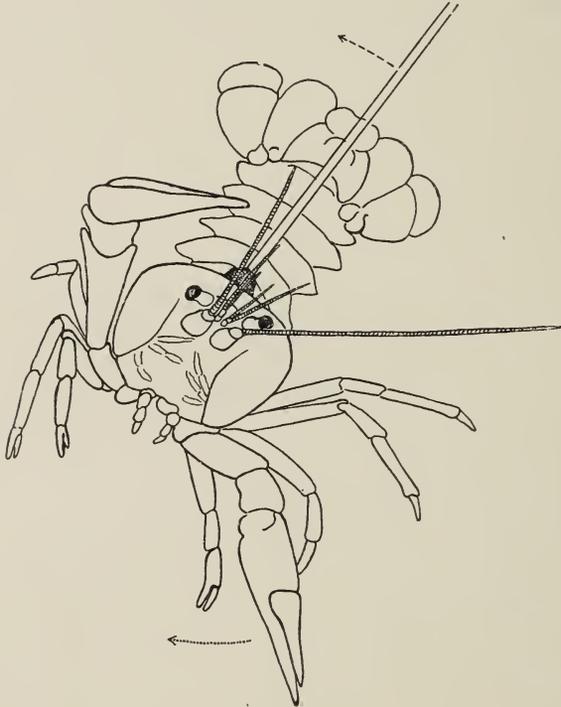
Figur 1.

Normaler Flußkrebs an einem Faden senkrecht im Wasser aufgehängt. Ruhelage, von vorn gesehen.

dann den Schwanz nach oben und spreizt die Beine zum Absinken. Doch bald kommt er zur Ruhe, hält den Schwanz ziemlich gerade und breitet die Beine symmetrisch seitwärts aus (Ruhelage, Fig. 1).

Wenn man den normalen Krebs schiefstellt, findet man eine ganz bestimmte Bewegungsreaktion, die, wie der Vergleich zeigt, auch völlig übereinstimmt mit der Lagekorrektur bei frei absinkenden Krebsen. Ich nenne diese Bewegungsreaktion: die „Lagereaktion“ (Fig. 2). Sie besteht zunächst in einer Kompensationsstellung der Augen: die Augenachsen haben sich der Drehung der Querachse des Körpers entgegengedreht und stehen

wie bei der aufrechten Lage des Körpers annähernd horizontal. Aber auch die Extremitäten des Cephalothorax zeigen ein sehr charakteristisches Verhalten. Die zweite Antenne der hochliegenden Seite ist steif nach vorn gerichtet, während die zweite Antenne der tiefen Seite in horizontaler Ebene nach außen gedreht ist. Die Gangbeine der tiefen Seite führen intensive Ruderbewegungen nach innen und abwärts aus (Fig. 2, punktierter Pfeil), während die Thorakalbeine der hochliegenden Seite ziemlich steif hochgehalten



Figur 2.

Normaler Flußkreb an einem Stabe im Wasser schief nach links geneigt. Lagereflex.

werden. Vor allem fällt die Stellung der großen Schere der höheren Seite auf: sie wird über die Höhe des Körpers emporgehalten und führt nur sehr geringe Schwingungen aus, ihre Endglieder sind dabei meist mäßig gespreizt und gerade nach vorn gewandt. Die große Regelmäßigkeit dieses Verhaltens kann man dadurch feststellen, daß man zahlreiche normale, lebhaftere Krebse in der angegebenen Anheftung nach rechts und links beugt; immer tritt auf der höher- und tieferliegenden Seite das charakteristische Verhalten der Extremitäten und der Augen auf. Es ist ohne weiteres klar, daß die nach innen und abwärts gerichtete Ruderbewegung

der tiefen Beine die Wirkung hat, die Dorsoventralachse des Körpers aufzurichten (Fig. 2, gestrichelter Pfeil).

Ich bezeichne, um einen kurzen Ausdruck zu haben, die Seite, auf der die Extremitäten die Ruderbewegungen ausführen, als „Ruderseite“, die, auf welcher die Extremitäten hochgestellt werden, als „Stellungsseite“. Von dem Verhalten der Abdominalbeine und Mundgliedmaßen können wir hier zunächst absehen.

Es fragt sich nun, ob diese Reaktion auf Schiefelage des Körpers im freien Wasser durch eine Statocystenerregung ausgelöst wird, oder durch andere Sinneserregungen, oder durch ein Zusammen-



Figur 3.

Beiderseits entstateter Flußkreb an einem Stabe im Wasser schief geneigt.

wirken mehrerer Sinnesgebiete. Nach beiderseitiger Zerstörung der Statocysten tritt die Reaktion nicht mehr ein, wenn man in diffusem Licht den Krebs im Wasser schief hält (Fig. 3). Die Augen zeigen keine Kompensationsstellung, sondern bilden beide mit der Querachse des Tieres denselben Winkel. Die Antennen werden beide schräg leicht zur Seite gebeugt gehalten. Die Beine sind mäßig gespreizt und schlaff. Weder „Stellung“ noch „Ruderbewegung“ tritt ein. Also wird tatsächlich die ganze oben als Lage-reaktion bezeichnete Bewegungsreaktion auf Schiefelage des Körpers durch Erregungen ausgelöst, die dem Nervensystem von dem Statocystenapparat zufließen.

Die nächste Frage, die sich erhebt, ist die nach der Verteilung der Reaktionsauslösung auf die beiden statischen Organe. Hier sind drei Möglichkeiten vorhanden: entweder können 1. beide Statocysten in gleichem Sinne wirken und jede auf der jeweils tieferen Seite Ruderbewegung der Extremitäten und Hochdrehung des Auges und auf der höheren Seite die Stellung der Extremitäten und Abwärtsdrehung des Auges auslösen, so daß also eine Statocyste qualitativ denselben Effekt gäbe wie beide zusammen; oder aber 2. die eine Statocyste kann nur auf eine Seite wirken und bei der einen Schiefelage Stellung, bei der entgegengesetzten Schiefelage Ruderbewegung auf der ihr zugeordneten (der gleichen oder gekreuzten) Seite auslösen, dann würde sich die ganze Reaktion auf Schiefelage in zwei Komponenten zerlegen lassen, die von getrennten Statocysten ausgelöst würden; oder 3. bei jeder Schiefelage kommt nur eine Statocyste überhaupt in Tätigkeit und löst dann die ganze Reaktion aus: auf der einen Seite Stellung (gleichseitig oder gekreuzt) und auf der andern Bewegung (gekreuzt oder gleichseitig).

Die Entscheidung hierüber kann durch Beobachtung einseitig „entstateter“ Tiere gefällt werden.

Zunächst ein Wort darüber, was für Erscheinungen überhaupt bei einseitig entstateten Tieren bekannt und auch in unserem Falle von vornherein etwa zu erwarten sind. Bei zahlreichen Wirbeltieren und Wirbellosen hat sich gerade bei einseitig operierten Tieren eine deutliche Veränderung der Ru gehaltung der Tiere gezeigt, die in der von J. R. EWALD<sup>1)</sup> für Wirbeltiere begründeten Theorie der „tonischen Statocystenfunktion“ („Tonuslabyrinth“ EWALD) ihre Erklärung findet. Nach dieser Anschauung wird der Tonus bestimmter Teile der Bewegungsmuskulatur dauernd dadurch reflektorisch erhalten, bzw. gesteigert, daß von den Statocysten dem Nervensystem beständig, auch in der „Ruhelage“ des Körpers, wenn keine kompensatorischen Bewegungen ausgeführt werden, Erregungen zufließen. Diese Tonusfunktion macht sich besonders nach einseitiger Statocystenausschaltung bemerkbar, wenn jede Statocyste nur mit bestimmten Muskeln einer Seite (gleichseitig, halb oder ganz gekreuzt) verbunden ist, da dann die Muskeln, die der fehlenden Statocyste zugeordnet sind, erschlaffen.

In der kompensatorischen Bewegung bei einer Lageveränderung treten zu diesem Dauertonus noch die regulatorischen

<sup>1)</sup> EWALD, J. R., Physiologische Untersuchungen über die Endorgane des *N. octavus*, Wiesbaden 1892.

Reflexe hinzu; und auch an ihnen kommt häufig sehr deutlich die streng einseitige (ungekreuzte, halb oder ganz gekreuzte) Verbindung jeder Statocyste mit ganz bestimmten Muskelgruppen zum Ausdruck. Als Beispiel möchte ich die Statocystenreaktionen der Eidechsen anführen, die in sehr ausgesprochener Weise die Beziehung der einseitigen regulatorischen Lagereflexe auf die Tätigkeit des einzelnen Labyrinthes gestatten<sup>1)</sup>. Die Rollungen der Eidechsen im Wasser und die Reaktionen einseitig entstateter Tiere auf der Drehscheibe zeigen, daß von jedem Labyrinth aus nur nach einer Seite hin Reflexe erhalten werden können. In den Rollbewegungen läuft eine Körperbewegung nach der labyrinthlosen Seite ungehemmt weiter. Reflektorische Hemmung dieser Bewegung, bzw. Gegenbewegung kann also nur von dem gegenüberliegenden Labyrinth, das in diesem Falle fehlt, ausgelöst werden. Die einseitigen kompensatorischen Gegendrehungen und Nachdrehungen bei der Drehung auf der Drehscheibe zeigen ebenfalls, daß Drehungen nur nach der Operationsseite hin ausgeführt werden, daß also nur Lageänderungen nach der gesunden Seite durch kompensatorische Gegendrehung ausgeglichen werden.

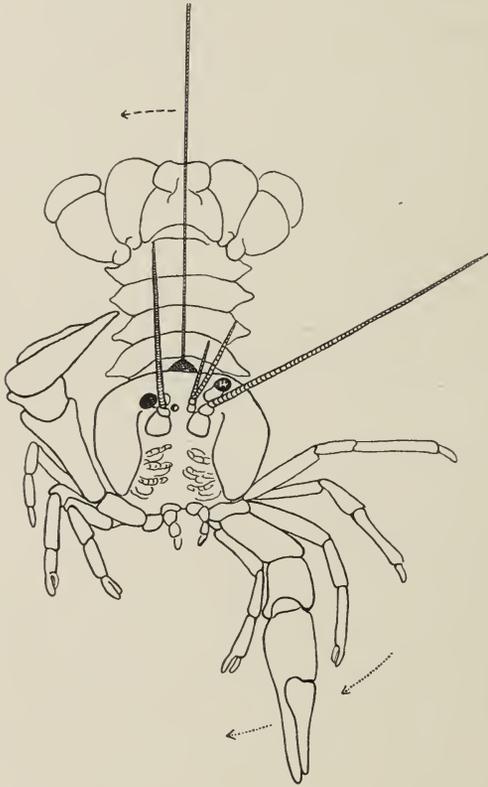
Die Versuche beweisen, daß bei den Eidechsen jedes Labyrinth nur in der Lage ist, Reflexe auszulösen, die eine Lageänderung nach der einen Seite, und zwar nach der Seite des Labyrinthes regulieren. Lageänderungen nach der anderen Seite erregen dieses Labyrinth offenbar überhaupt nicht.

Wenden wir uns nun zu den Ergebnissen am Flußkreb. Im Gehen und Stehen auf dem Boden zeigt ein einseitig entstateter Krebs keine auffallenden Besonderheiten. Sehr deutlich wird aber der Ausfall des einen statischen Organes, wenn man den einseitig entstateten Krebs frei im Wasser aufhängt. Während ein normales Tier bald ruhig und symmetrisch seine Extremitäten hält und einen „reizlosen“ Eindruck macht, beginnt der einseitig entstatete Krebs (Fig. 4) alsbald genau die Bewegung auszuführen, welche ein normaler macht, wenn man ihn in Schiefelage bringt; und zwar verhält sich die normale Seite als Ruderseite, die statocystenlose Seite (die in der Figur durch Fehlen der Antenne gekennzeichnet ist) als Stellungsseite. Es wird also ohne einen „Lagereiz“ die typische „Lagereaktion“ ausgeführt, und zwar

---

<sup>1)</sup> Vgl. TRENDELENBURG, W., u. A. KÜHN, Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie des Ohrlabyrinthes der Reptilien, in: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1908.

in allen Einzelheiten; das Auge auf der Ruderseite wird hochgedreht, wie das bei Tieflage dieser Seite der Fall wäre (vgl. Fig. 2), das Auge der Stellungsseite ist nach unten gedreht. Die zweite Antenne der Ruderseite ist seitwärts gebogen und schlägt langsam von außen nach innen, die zweite Antenne der Stellungsseite schaut gerade aus. Neigt man den Krebs nach der Seite der erhaltenen Statocyste, so wird diese Lagereaktion verstärkt, stellt man ihn



Figur 4.

Rechts entstateter Flußkrebs senkrecht im Wasser aufgehängt. Lagereflex, ausgelöst durch die „Ruheerregung“ der vorhandenen Statocyste.

nach der Gegenseite schief, so tritt keine entsprechende Gegenreaktion ein, sondern die Bewegung dauert wie in senkrechter Stellung fort.

Daraus läßt sich nun schließen: 1. von jeder Statocyste geht auch in der Normallage des Körpers eine dauernde Erregung aus; 2. die Lagereaktion auf Schiefelage nach einer Seite wird nur von einer Statocyste allein, und zwar von der tieferliegenden ausgelöst, die Lagereaktion ist also ein typischer, beiderseitig koordinierter Reflex.

nierter Reflex, welcher der Statocystenerregung zugeordnet ist. Der „adäquate“ Reiz für jede Statocyste ist Schiefelage nach ihrer Seite; auf die „inadäquate“, Schiefelage nach der Gegenseite, spricht sie nicht an<sup>1)</sup>.

Die Folgen der „Ruheerregung“ der Statocyste sind aber beim Flußkrebis sehr eigenartig im Vergleich zu den Folgen der Ruheerregung, die bei Wirbeltieren beschrieben wurden: bei diesen hat das nicht durch eine Körperverschiebung gereizte Labyrinth lediglich eine „Tonusfunktion“; die Erregungen, die dem Nervensystem von den Statocysten zufließen, versetzen bestimmte Muskelgruppen in eine gewisse Spannung. Beim Flußkrebis vermag die „Ruheerregung“ unmittelbar den typischen Reflex auszulösen, der beim normalen Tier infolge Lageveränderung aus dem Erregungszuwachs in der tieferliegenden Statocyste erfolgt. Diese Reflexauslösung hat ein Minimum von Intensität, wenn der Körper in aufrechter Lage sich befindet; sie wird verstärkt, wenn der Körper nach der Seite der Statocyste geneigt wird; sie wird aber nie, auch nicht durch Neigung nach der Gegenseite der Statocyste ganz ausgelöscht.

Beim normalen Krebs halten sich in aufrechter Lage die „Ruheerregungen“ der beiden Statocysten die Wage, bei Schiefneigung führt die einseitige Erregungssteigerung zum regulatorischen Reflex.

In Anbetracht dieser Tatsachen scheint es erstaunlich, daß sich der Statocystenausfall nur durch eine ganz besondere Versuchsanordnung zeigen läßt, und nicht stärker im Leben auf dem Boden zum Ausdruck kommt. Nur an den Augen läßt sich dauernd eine „tonische“ Stellungsänderung bemerken, die im Sinne des Lagereflexes liegt: auch beim Gehen ist das Auge der Statocystenseite deutlich mehr nach oben, das andere mehr nach unten gedreht. Alle anderen von der Statocyste ausgelösten Stücke des Lagereflexes werden offenbar durch andere Reize gehemmt. Das führt uns zu der Frage nach dem Verhalten des Lagereflexes zu anderen Reizgruppen.

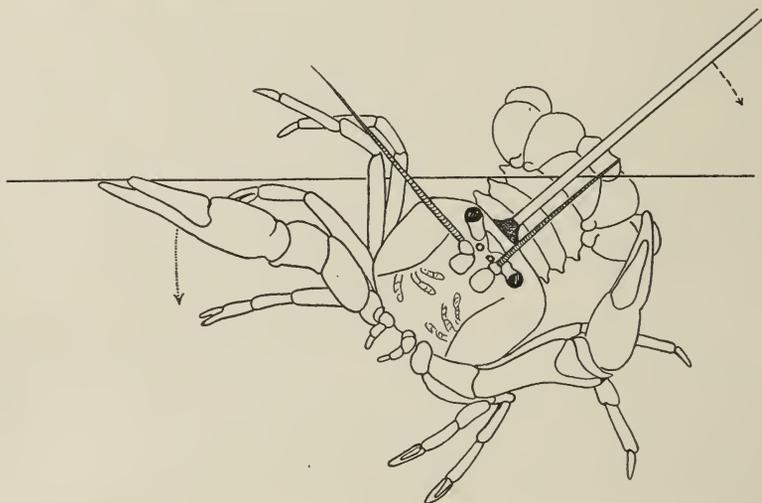
Ist der „Lagereflex“ ein reiner Statocystenreflex, kann er nur durch die Statocyste ausgelöst werden, oder auch durch andere Reize? Das letztere ist in der Tat der Fall; der Lagereflex stellt die Tätigkeit der „letzten gemeinsamen Strecke“ (SHERRINGTON) für

---

<sup>1)</sup> Hierin liegt ein wesentlicher Unterschied gegenüber dem, was v. BUDDENBROCK (l. c.) über *Palaemon* mitteilt: hier wirken bei geringer Neigung beide Statocysten zusammen, während bei stärkerer wie bei *Astacus* in beiden Statocysten gegensinnig wirkende Erregungen entstehen.

die Reaktion auf eine Anzahl verschiedener Sinneserregungen dar. Zunächst ist das sehr leicht für den Tastsinn zu zeigen.

Wenn man einen statocystenlosen Krebs, der auf Schiefelage frei im Wasser keine Lagereaktionen mehr zeigt (vgl. Fig. 3), mit den Extremitäten der einen Seite einen festen Gegenstand, z. B. die Glaswand des Gefäßes, berühren läßt, so tritt sofort die typische Lagereaktion auf, und zwar wird die Seite, auf welche der Berührungsreiz einwirkt, zur Ruderseite, die andere zur Stellungsseite mit allen Eigentümlichkeiten in Beinbewegung und -haltung, Antennen- und Augenhaltung.

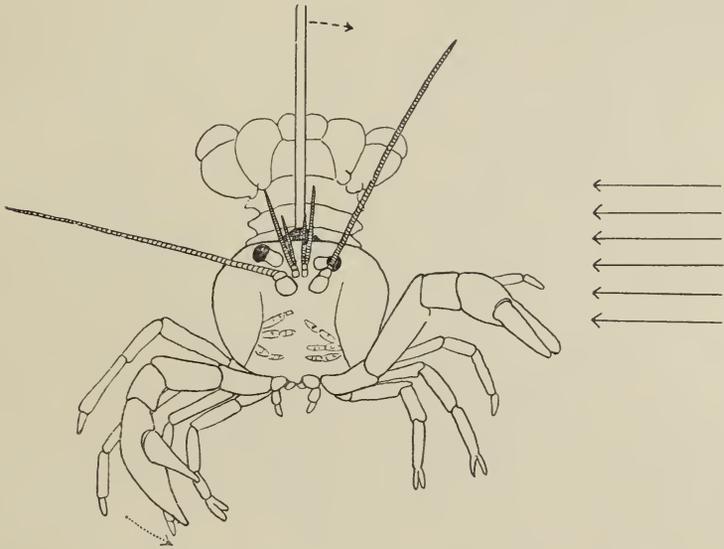


Figur 5.

Beiderseits entstateter Flußkreb an einem Stabe im Wasser gehalten, rechts in Berührung mit der Wasseroberfläche. Lagereflex, ausgelöst durch die Tastreizung.

Besonders scharf tritt dieses Verhalten hervor, wenn man einen sehr schwachen Tastreiz einwirken läßt, nämlich die Berührung mit dem Wasserspiegel (Fig. 5). In diesem Falle wird die reine Auslösung durch den Tastsinn dadurch besonders deutlich, daß alle Teile der Reaktion gerade entgegen der Raumesorientierung auf Statocystenreizung auftreten: die gereizte Seite ist jetzt oben (Fig. 5), nicht wie dort (infolge der Erregung der tiefen Statocyste) unten (Fig. 2); dementsprechend rudert das Tier mit den Extremitäten, die den Wasserspiegel berühren, und dreht das obere Auge steil aufwärts, das untere Auge abwärts, so daß bei einer freien Bewegung ein Umschlagen der Körperachse (im Sinne des gestrichelten Pfeiles in Fig. 5) zustande käme, und daß die Augenachsen von der normalen Horizontalen soweit wie möglich abweichen.

Auch durch einseitige Wirkung optischer Reize kann der Lagereflex ausgelöst werden, aber erheblich schwächer als bei einseitiger Berührung. Eine Einstellung der Augen tritt zwar immer ein; auch Antennenstellung sowie Haltung und Bewegung der Beine kann sich anschließen, aber das letztere geschieht nur bei starken Lichtreizen, besonders hoher Erregbarkeit, oder unter besonderen Hilfsumständen, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll. Der Verlauf der ganzen Lagereaktion auf einseitige Lichtreizung verläuft aber ganz so, daß bei dem normalen Lichteinfall von oben



Figur 6.

Normaler Krebs senkrecht im Wasser aufgehängt und stark von links beleuchtet. Lagereflex, ausgelöst durch einseitige Beleuchtung.

in der freien Natur dadurch eine Erhaltung der aufrechten Lage im Raum zustande kommt: Belichtet man einen Krebs im Dunkelmzimmer von einer Seite (Fig. 6), so wird das Auge der belichteten Seite abwärts gedreht, das der beschatteten aufwärts. Dazu kann dann unter günstigen Umständen noch als Ergänzung zum ganzen Lagereflex kommen, daß die belichtete Seite in die „Stellung“ geht, die andere zu rudern beginnt (Fig. 6, punktierter Pfeil) und sich die Antennen dementsprechend einstellen. Diese Bewegung erteilt der Dorsoventralachse des Tieres eine Neigung nach abwärts zur Lichtquelle hin (gestrichelter Pfeil in Fig. 6), führte also, wenn sie frei weiter ginge, dazu, das Tier mit dem Rücken gegen das Licht hin einzustellen („Lichtrückenreflex“ von BUDDENBROCK). Diese

Reaktion ist bei normalem Lichteinfall von oben her eine regulatorische Reaktion auf Schiefelage des Körpers; denn wenn bei Lichteinfall von oben der Krebs auf eine Seite geneigt wird, so wird die Beleuchtung auf der höheren Seite stärker als auf der tiefen.

So kann also derselbe einseitig wirkende Lagereflex von ganz verschiedenen Sinnesgebieten aus erhalten werden: von der Tätigkeit der Statocyste der einen Seite, durch Tastreizung auf derselben Seite und durch überwiegende Belichtung von der Gegenseite. Die Auslösung des Lagereflexes durch optische Reize soll hier nicht weiter auf die Erregung der einzelnen Teile des Sehapparates zurückgeführt werden. Das Verhältnis von Statocystenerregung und Tasterregung ist besonders beachtenswert: es wirkt beim Flußkrebis die Statocystenerregung qualitativ ganz gleich wie eine Erregung der Tastnerven der gleichen Seite.

Sobald derselbe Reflex, also die Tätigkeit derselben Nervenendstrecken, von verschiedenen Sinnesapparaten her ausgelöst werden kann, ist ohne weiteres die Möglichkeit gegeben, daß mehrere Reize miteinander interferieren können. Was wird geschehen, wenn auf der einen Seite ein Tastreiz, auf der andern eine Statocystenerregung angreift? Wenn man einen normalen Krebs frei schief ins Wasser hält, so wird die tiefere Seite Ruderseite und die obere Stellungsseite (vgl. Fig. 2); wenn man nun aber die höhere Seite mit einer festen Unterlage in Berührung bringt (Fig. 7), so wechselt das Bild: die höhere, berührte Seite rudert, die tiefere wird hochgestellt, und auch die Stellung der Augen fügt sich dem ganzen Reflex ein. Dadurch wird die Dorsoventralachse des Tieres noch stärker schief gestellt (gestrichelte Linie in Fig. 7), und das Tier erreicht mit den Extremitäten beider Seiten den festen Untergrund, der nunmehr zu seiner Schreitfläche wird.

Das Überwiegen der Tasterregung über die Statocystenerregungen zeigt sich sehr ausgesprochen auch darin, daß selbst ein einseitig entstateter Krebs, der in „Lageruhe“ und „inadäquater Schiefelage“ (vgl. oben S. 171) dauernd den Reflex der vorhandenen Statocyste ausführt, doch durch Tasterregung von der entgegengesetzten Seite zur Umkehrung des Reflexes zu veranlassen ist. Daß sowohl beim normalen als auch beim einseitig operierten Krebs ein Einwirken von Tastreizen auf der Seite der Statocystenerregung den Reflex verstärkt, braucht kaum noch hervorgehoben zu werden.

Wenn Lichtreize mit Statocysten- oder Tasterregungen interferieren, zeigt sich die überwiegende Kraft der beiden letztgenannten Reizgruppen.

So sehen wir also bei der Auslösung des „Lagereflexes“ beim Flußkrebis die Tastreize am stärksten wirken, dann die Statocystenreize und am schwächsten die Lichtreize. Das entspricht offenbar der Wichtigkeit der Rolle, die diese Reizgebiete in der Orientierung des im wesentlichen bodenbewohnenden Tieres spielen.

In einer „Gleichgewichtslage“ befindet sich der Krebs dann, wenn die ins Nervensystem einfließenden Erregungen derart sind, daß keine Reflexe ausgelöst werden, welche die Lage verändern.



Figur 7.

Normaler Krebs im Wasser an einem Stabe schiefgehalten, rechts in Berührung mit einer festen Unterlage. Lagereflex, ausgelöst durch die Tastreizung entgegen der Statocystenreizung.

Da einseitige Erregungen der Augen, der Tastsinnesorgane oder der Statocysten einseitig wirkende Reflexe auslösen, so ist ein Gleichgewicht nur verwirklicht, wenn von den Lagereflexe auslösenden Sinnesorganen der beiden Seiten des bilateralsymmetrischen Körpers in der Gesamtheit gleichstarke Erregungen dem Nervensystem zufließen, dieses sich also in einem „Erregungsgleichgewicht“ befindet. Die Rezeptionsstelle dieser Erregungen kann auf den beiden Seiten verschieden sein; es kann z. B. ein Tastreiz von bestimmter Intensität auf der einen Seite einer gewissen Statocysten-erregung der andern Seite die Wage halten und so eine Schief-

stellung von bestimmtem Betrag eine „Gleichgewichtsstellung“ oder „Ruhestellung“ des Tieres werden.

Wenn unter gewissen Bedingungen nur ein Sinnesapparat gereizt wird, müssen natürlich die von ihm kommenden Erregungen das Erregungsgleichgewicht herstellen; das bedeutet bei der freien, senkrechten Aufhängung normaler Tiere (Fig. 1), daß die in den Statocysten selbst auch während der „Ruhelage“ entstehenden Erregungen auf jeder Seite gleich stark sein müssen.

Wodurch werden nun diese Ruherregungen in den Statocysten überhaupt erzeugt? Am nächsten liegt es, hier an dauernde Zug- und Druckwirkungen der Statolithen zu denken. Ein absolutes „Statocystengleichgewicht“ hat also zur Voraussetzung, daß die den Druck ausübenden, von den Krebsen selbst in die Statocysten gebrachten Steinchenkonglomerate in den beiden Statocysten gleich schwer sind (oder es müßte eine spezifische Gewöhnung an die „Erregungsasymmetrie“ eintreten). Das ist aber anscheinend nicht der Fall. Wenn man zahlreiche normale Krebse untersucht, findet man, daß bei einer beträchtlichen Zahl bei senkrechter Aufhängung kein absolutes Gleichgewicht herrscht, sondern daß die Extremitäten der einen Seite eine mehr oder weniger deutliche Neigung zum Rudern zeigen, während die der entgegengesetzten hochgedreht werden. Der Krebs zeigt also in gewissem Maße den einseitig ausgelösten Lagereflex, den ein einseitig entstateter Krebs so ausgesprochen in der aufrechten Symmetrielage seiner Körperachsen erkennen läßt. Solche Krebse können zu einer völlig symmetrischen Ruhelage dadurch gebracht werden, daß man die Dorsoventralachse in einen gewissen, meist sehr kleinen Winkel mit der Senkrechten einstellt, so daß die vorher rudernde Seite etwas höher als die andere gelagert wird. Es kompensiert dann die infolge der Schiefstellung verstärkte Reizung der einen Seite die stärkere „Ruhereizung“ der anderen Seite, die höchstwahrscheinlich dem beträchtlicheren Gewicht der Statolithenmasse ihre Entstehung verdankt. Selten kamen mir auch völlig „astatische“ Krebse vor, die sich bei Schiefstellung völlig verhielten wie beiderseits entstatete Krebse. Daß bei ihnen das Fehlen des Lagereflexes nur auf einen Mangel in der Statocystenrezeption und nicht etwa auf allgemeinen Konstitutionsmängeln der Tiere beruht, geht daraus hervor, daß Berührungs- und Lichtreize regelmäßig die zugehörige Reaktion auslösen. Einmal fand ich auch einen völlig „hemistatischen“, „halbstatischen“ Krebs, der in seinem ganzen Verhalten mit einem einseitig entstateten

Krebs übereinstimmte. Bei ihm war ohne weiteres zu erkennen, daß eine Mißbildung der einen ersten Antenne eine normale Ausbildung bzw. Füllung der einen Statocyste unmöglich machte.

Die Ergebnisse über Erhaltung des Gleichgewichts beim Flußkrebis lassen sich folgendermaßen kurz zusammenfassen: Die Erhaltung und Einstellung der Gleichgewichtslagen findet dadurch statt, daß von den symmetrischen Sinnesorganen der beiden Seiten des Tieres Erregungen ausgehen, die im Nervensystem ein „Erregungsgleichgewicht“ herstellen. Die einseitige Erregung des Seh-, Tast- und Statocystenapparates löst jeweils einen nach einer Seite hin wirkenden, aber aus Bewegungen der Extremitäten beider Seiten koordinierten „Lagereflex“ aus.

Der „adäquate Reiz“ für die Statocyste jeder Seite ist Neigung nach ihrer Seite; der auf diese Reizung ausgelöste Reflex ist geeignet, diese Lageverschiebung zu kompensieren. Eine Neigung des Körpers nach der einer Statocyste entgegengesetzten Seite bleibt wirkungslos auf diese. Von jeder Statocyste geht eine dauernde Erregung aus, die bestimmten Muskelgruppen zufließt. Im normalen Zustand kompensieren sich in aufrechter Lage die antagonistischen Erregungen der beiden Statocysten und bewirken nur eine Erhöhung des Tonus der ihnen zugeordneten Muskelgruppen. Bei adäquater Reizung einer Statocyste verstärkt sich die „Ruheerregung“ und es tritt der dieser Statocyste zugeordnete Lagereflex ein, wenn nicht eine Interferenz mit anderen Reizen (Tastreizen) seine Entfaltung verhindert.

Tasterregungen, ausgelöst durch Berührung der Beine und Antennen einer Seite mit festen Körpern, veranlassen denselben Reflex wie Erregung der Statocyste der gleichen Seite.

Belichtung von einer Seite bewirkt denselben Reflex wie Statocystenerregung oder Tasterregung auf der gegenüberliegenden Seite.

Beim normalen Tier ist der Bewegungserfolg der Statocystenreflexe, die Dorsoventralachse lotrecht einzustellen; die Augenreflexe wenden den Körper mit dem Rücken zum Licht; die Tastreflexe drehen den Körper mit der Bauchseite zur Unterlage.

Wenn Erregungen der verschiedenen Sinnesgebiete miteinander interferieren, wirken Tastreize am stärksten, dann Statocystenreize und am schwächsten Lichtreize.

Diskussion: Herr Dr. ERHARD (Münster).

---

Herr Prof. P. STEINMANN (Aarau):

### Untersuchungen über die Rheotaxis der Fische.

Daß sich viele Fische, speziell die rheophilen Arten nach der Strömung orientieren, indem sie mit flußaufwärts gewandtem Kopf ihre Körperachse parallel zur Stromrichtung stellen und die wegschwemmende Wirkung des Wassers durch Eigenbewegung kompensieren, oder sich sogar allmählich flußaufwärts arbeiten, ist eine längst bekannte Tatsache. Sie läßt sich im Ausflußgebiet der Alpenrandseen z. B. von der Seebrücke in Luzern in ausgezeichneter Weise beobachten, wo *Alburnus lucidus*, rheotaktisch orientiert, in Schwärmen von vielen Hunderten durch „An Ort schwimmen“ der Strömung trotzt. Sie kann aber auch schon in ganz kleinen Gewässern, in sanft fließenden Wassergräben festgestellt werden, wo allerlei Jungfische, besonders schön die Schwärme der kleinen Elritzen Rheotaxis zeigen.

So wenig an der Erscheinung selbst zu zweifeln ist, so unsicher sind die verschiedenen Deutungsversuche. Das Problem hat eine biologische und eine physiologische Seite.

Auf die biologische Bedeutung habe ich in einer vor Jahresfrist erschienenen Arbeit „Über Rheotaxis bei Tieren des fließenden Wassers“, Verhandl. naturf. Ges. Basel XXIV. hingewiesen. Offenbar handelt es sich bei den rheotaktischen Wanderungen der meisten Fische, vorab der aus dem Meer in die Flüsse aufsteigenden um Brutpflegeerscheinungen. Dann kommt in manchen Fällen der Rheotaxis die Aufgabe zu, die verschwemmende Wirkung des fließenden Wassers zu kompensieren. Durch zeitweilige Aufwärtswanderung wird das in der Zwischenzeit verlorene Terrain, die Strecke, um welche der Fisch allmählich flußabwärts gedrängt worden ist, wieder erobert. Ebenfalls zur Behauptung des einmal eingenommenen Platzes dienen die Schwimmbewegungen, die schon oben als Anortschwimmen gekennzeichnet wurden. Daß die Rheotaxis für die Frage der Verbreitung der Fische eine besondere Bedeutung gewinnt, braucht wohl nicht näher ausgeführt zu werden.

Was die physiologische Seite anbetrifft, so muß zunächst betont werden, daß zwischen der Orientierung eines im stehenden Wasser schwimmenden Fisches und der des im fließenden Wasser „stehenden“ ein prinzipieller Unterschied nicht besteht. In beiden Fällen orientiert sich der Fisch über die relative Bewegung des ihn umgebenden Wassers.

Wie die Einstellung in die Strömungsrichtung vor sich geht, welche Reize und Reflexe dabei in Betracht kommen, darüber weiß man z. Z. noch recht wenig. Wohl fehlt es nicht an Erklärungsversuchen, doch sind sie alle nicht erschöpfend. Die hier herrschende Unklarheit wird sich besonders dem aufdrängen, der in Wintersteins „Handbuch der vergleichenden Physiologie“ Bd. IV die einschlägigen Abschnitte durchgeht: Er wird das Problem von drei verschiedenen Autoren behandelt finden: von LOEB in „die Tropismen“, von BAGLIONI in „die niedern Sinne“ und — allerdings nur beiläufig — von MANGOLD in „Gehörsinn und statischer Sinn“. Keiner der drei Bearbeiter scheint zu wissen, daß das gleiche Thema auch von den andern besprochen wird; denn keiner kennt die Literatur, auf die der andere sich stützt, vollständig, und daher ist es nicht verwunderlich, daß die drei Referenten schließlich verschiedene Standpunkte einnehmen. Die Hauptdifferenz in den Auffassungen LOEBES und seiner Gewährsmänner (GARREY<sup>1)</sup> LYON<sup>2), 3), 4)</sup> einerseits und der von BAGLIONI und MANGOLD zitierten Autoren (SCHULTZE<sup>5)</sup>, HOFER<sup>6)</sup> u. a.) andererseits betrifft die Natur des Reizes, auf welchen die Fische durch Einstellung in die Strömungsrichtung antworten. Ohne uns auf die Besprechung der ganzen Literatur hier einzulassen, mag erwähnt werden, daß die eine Gruppe von Autoren, denen sich speziell BAGLIONI anschließt, die Seitenlinie als das Organ betrachtet, das konstante, eine bestimmte Richtung innehaltende Druckreize wahrnimmt und das daher geeignet erscheint, die rheotaktischen Erscheinungen hervorzurufen. Demgegenüber glauben LYON, GARREY und LOEB, daß Wasserströmungen überhaupt nicht als Reize für die Auslösung rheotaktischer Bewegungen in Betracht kommen können, da sich ein Druck der Strömung erst dann fühlbar mache, wenn der Fisch gegen das Wasser schwimme, nicht aber, solange er abwärts getrieben werde. Der für die Rheotaxis verantwortlich gemachte Reiz hätte also Rheotaxis bereits zur Voraussetzung. Die Orien-

1) GARREY, W. E., A sight reflex shown by Sticklebacks. Biol. Bullet., Vol. 8. 1905.

2) LYON, E. P., On rheotropism I. Amer. Journ. Physiol., Vol. 17. 1906.

3) LYON, E. P., Rheotropism in fishes. Biol. Bullet., Vol. 8. 1905.

4) LYON, E. P., On rheotropism II. Amer. Journ. Physiol., Vol. 24. 1907.

5) SCHULTZE, FR. E., Über die Sinnesorgane der Seitenlinien bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. 6. 1870.

6) HOFER, B., Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. Ber. d. bayr. Biol. Versuchsstat. München. Bd. I. 1907.

tierung gegen den Strom soll nach LYON vielmehr durch optische Reize zustande kommen, durch die Verschiebung des Netzhautbildes beim Flußabwärtstreiben. Auf diesen Reiz antworte der Fisch mit Bewegungen, die bezweckten, das einmal vorhandene Gesichtsfeld beizubehalten. Außerdem sollen taktile Reize: die Reibung der Bauchseite mit der Unterlage im Moment des Verschwemmtwerdens orientierend wirken.

Die Versuche, die LYON zu seiner Auffassung führten, hatten zum Zweck, das Verhalten der Fische gegen optische Reize unter Ausschaltung der Strömungswirkung zu ermitteln: Läßt man eine große Flasche mit Fischen im Wasser treiben, so sammeln sich alle Tiere am flußaufwärts gerichteten Ende des Gefäßes. Steht aber die Flasche im Wasser still, so schwimmen die Fische nach allen Seiten auseinander. Auch auf die Bewegung eines mit senkrechten Strichen bemalten Papierstreifens längs einem ruhigstehenden Aquarium reagierten die Fische, indem sie sich gegen die Richtung, nach welcher das Papier bewegt wurde, einstellten und dem Streifen nachfolgten.

Aus diesen Versuchen schließt LOEB, daß „die bei Fischen als Rheotropismus beschriebene Erscheinung lediglich<sup>1)</sup> durch die Verschiebung der Netzhautbilder infolge der passiven Bewegung des Fisches durch den Strom bedingt“ sei.

Dieser Schluß ist an sich anfechtbar; denn es gibt ja manche Fälle, wo durch verschiedene Reize ein und dieselbe Reaktion ausgelöst wird. Nun ist aber der optische Reiz, die Verschiebung des Netzhautbildes nicht der einzige, der auf einen von der Strömung erfaßten, abwärts treibenden Fisch wirkt. Es kommen noch Gleichgewichtsschwankungen, Reibung mit dem Untergrund und, wie später gezeigt werden soll, auch der Strömungsdruck in Betracht. Es genügt nun auf keinen Fall, nachzuweisen, daß eine dieser Reizarten mit rheotaktischen Bewegungen beantwortet wird, um den Schluß zu ziehen, dieser Reiz sei lediglich an der Rheotaxis schuld. Vorerst muß die Unwirksamkeit der anderen Reize erwiesen werden.

LOEB ist aber nicht nur in dieser Schlußfolgerung anfechtbar. Wenn er aus der Tatsache, daß sich auch der Hummer nach HADLEY<sup>2)</sup> auf optische Bewegungsreize einstellt, schließt, daß der „Rheotropismus“ auch bei andern Tieren entweder optischen, oder, wenn die Tiere am Boden liegen, taktilen Ursprungs sei, so ist damit die Verallgemeinerung viel zu weit getrieben.

<sup>1)</sup> Von mir gesperrt.

<sup>2)</sup> HADLEY, TH. B., The relation of optical stimuli to rheotaxis in the american Lobster (*Hommarus americanus*). Amer. Journ. Physiol., Vol. 17. 1906.

Ich habe in der eingangs erwähnten kleinen Arbeit über Rheotaxis gezeigt, daß zahlreiche, besonders auch wirbellose Tiere ausgesprochen rheotaktisch sind, und daß in vielen dieser Fälle optische und taktile Reize nicht in Betracht kommen, daß vielmehr an direkte Orientierung durch die Strömung selbst zu denken sei. Daher schien es mir nicht unmöglich, daß auch bei den Fischen neben den optischen die Reize des Strömungsdruckes wirksam sein können. In dieser Ansicht wurde ich durch folgende Überlegungen bestärkt: Wenn LYON die Rheotaxis auf das Bestreben des Fisches, das einmal vorhandene Gesichtsfeld beizubehalten, zurückführt, so kann das offenbar nur für die Fische Geltung haben, die rheotaktisch orientiert im Fluß „stehen“, nicht aber für die flußaufwärts wandernden, die doch offenbar auch rheotaktisch sind. Sobald nämlich der Fisch flußaufwärts schwimmt, findet eine Verschiebung seines Gesichtsfeldes statt, und auf diesen Reiz müßte ja nach LYON das Tier durch Umkehr reagieren. Ähnliches gilt auch für einen flußaufwärts wandernden Bodenfisch und die ihn angeblich orientierenden Reibungsreize.

Endlich sind auch die physikalischen Überlegungen, die LYON dazu führten, die direkten Wirkungen der Strömung zu verneinen, die Annahme, daß zwischen einem im Wasser treibenden Fisch und dem ihn begleitenden Wasser keine Reibung bestehen könne, kritikbedürftig.

Ein treibender Körper bietet nur dann dem wegschwemmenden Wasser keinen Widerstand, wenn er ein vollkommener „Stromlinienkörper“ ist, d. h. wenn seine Oberfläche genau den Stromlinien entspricht. Ist dies nicht der Fall, so entsteht irgendwo „totes Wasser“, dem an der gegenüberliegenden Seite erhöhter Druck entspricht. Nun ist zwar der Fischkörper wahrscheinlich ein sehr vollkommener Stromlinienkörper, allein nur, solange seine Körperachse zur Strömungsrichtung parallel steht. Sobald er irgendwie schief orientiert ist, entsteht totes Wasser und Druck. Da nun außerdem kein natürliches Gewässer parallele Stromlinien hat, da ferner der Fisch abwechselnd in bewegte und relativ ruhige Schichten des Flusses gelangt, und da er endlich durch seine Eigenbewegung Unterschiede in den Geschwindigkeiten sowie auch direkte Angriffsflächen schafft, bedeutet tatsächlich das Fließen des umgebenden Wassers einen ständigen Reiz für den Fisch.

Die Sinnesorgane, für welche die Strömung den adäquaten Reiz darstellt, sind nach HOFER und anderen eben die Seitenorgane, nach TULLBERG das Labyrinth.

Ich werde am Schluß des Vortrags auseinandersetzen, wie man sich unter diesen Voraussetzungen etwa das Zustandekommen der Rheotaxis als Antwort auf die Reizung der Seitenorgane zu denken hat.

Zunächst galt es, den verschiedenen Anteil, den die drei in Betracht kommenden Reizarten: die Verschiebung des Gesichtsfeldes, die Reibung mit dem Untergrund und der Druck der der Strömung gegen den Fischkörper, am Zustandekommen der rheotaktischen Bewegungen haben, zu ermitteln, galt es, die drei normalerweise verknüpften Reize experimentell zu trennen.

Hatte LIXON festgestellt, daß es „Rheotaxis“ ohne Strömungsreiz gibt, so galt es für mich, zu zeigen, daß sich die Fische auch ohne optische und taktile Reize gegen die Strömung einstellen.

Die hier zu besprechenden Versuche wurden an folgenden Fischen ausgeführt: *Rhodeus amarus*, *Phoxinus laevis*, *Gobio fluviatilis*, *Acerina cernua*, *Gasterosteus aculeatus*. Von *Phoxinus* und *Gobio* standen junge Exemplare von 5—8 cm zur Verfügung, von *Gobio* außerdem größere von ca. 18 cm Länge; ungefähr die gleiche Größe zeigten auch die *Acerina*-Individuen.

Experiment 1: In ein rundes Glasbecken wird ein zweites, höheres mit kleinerem Durchmesser gestellt und der ringförmige Zwischenraum mit Wasser gefüllt. Meist ist es nötig, das mittlere nur zur Isolierung dienende Gefäß zu beschweren, damit es nicht schwimmt. Ein durch ein Glasrohr eingeleiteter, schräg gegen die Wandung des Gefäßes gerichteter Wasserstrom bewirkt, daß das Wasser zwischen den beiden Gefäßen zirkuliert. Dieser einfache, von DEWITZ<sup>1)</sup> angegebene Apparat funktionierte ausgezeichnet. Alle eingesetzten Fische stellten sich sofort gegen die Strömung ein. Einzelne wurden dann mit stromaufwärts gerichtetem Kopf allen Anstrengungen zum Trotz langsam weggetrieben, andere hielten sich am Ort, und wieder andere schwammen dem Strom entgegen bis in die Nähe des Ausflußrohres, d. h. bis an die Stelle, an welcher ihre Eigenbewegung der verschwemmenden Wirkung des Stromes die Wage hielt. Manche Exemplare konnten ihren Platz mehrere Minuten lang behaupten, andere ermüdeten rascher und ließen sich dann eine Strecke weit treiben, um später neuerdings gegen den Strom zu kämpfen.

<sup>1)</sup> DEWITZ, J., Über den Rheotropismus bei Tieren. Arch. f. Physiol. 1899. Supp. S. 231—244.

Dieser Versuch wurde nun in folgender Weise variiert:

Experiment 2: Rings um das Versuchsbecken wird ein Papierband mit senkrechten schwarzen Tuschestreifen angebracht. Hierdurch wird bewirkt, daß bei gelegentlichen Verschwemmungen der weggetriebene Fisch einen sehr starken optischen Reiz empfängt.

Das Resultat wich nicht von dem des ersten Experimentes ab: Auch hier kamen Verschwemmungen ermüdeten Fische vor.

Experiment 3: Um, unter und über das Versuchsbecken wird weißes Papier gelegt. Hierdurch soll bewirkt werden, daß das Gesichtsfeld bei den Verschiebungen möglichst gleichartig bleibt.

Die Fische orientieren sich genau so deutlich wie im Versuch Nr. 1.

Experiment 4: Wiederholung des ersten Versuches in der Dunkelkammer.

Von Zeit zu Zeit wird die Stellung der Fische durch vorübergehendes Andrehen des elektrischen Lichtes nachgeprüft.

Die Fische sind auch im Dunkeln rheotaktisch. Dies gilt nicht nur für die dem Boden aufsitzenden Arten: *Acerina*, *Gobio fluvialis*, sondern auch für die freischwimmenden Elritzen, Bitterlinge und Stichlinge sowie für Goldfische.

Experiment 5: Dauernde Beobachtung des Rheotaxisphänomens bei Lichtentzug konnte durch Auftragen von Lack auf die Augen zweier Stichlinge ermöglicht werden.

Leider hielt der Lack nicht ordentlich, doch konnten die rheotaktischen Schwimmbewegungen der geblendeten Fischchen mit aller Deutlichkeit festgestellt werden.

Daß einseitig blinde Fische rheotaktisch sind, hat schon LYON gezeigt. Bei ganz blinden Fischen dagegen, sowie bei Dunkelversuchen konnte dieser Autor nur dann Rheotaxis konstatieren, wenn die Fische mit dem Untergrund in Berührung kamen (Reibungsreiz). Bei meinen eigenen Dunkelversuchen kam dieser Reiz höchstens für *Gobio* und *Acerina* in Frage, da die andern Fische sich nicht am Boden niederließen, sondern frei im Wasser schwammen.

Aus dieser ersten Versuchsserie (Exp. 1—5) darf der Schluß gezogen werden, daß zum mindesten neben den optisch-taktilen auch die direkten Reize des Strömungsdruckes für die rheotaktischen Erscheinungen in Betracht kommen.

Eine zweite Reihe von Experimenten hatte zum Ziel, die Ergebnisse LYON's und GARREY's nachzuprüfen und in gewisser Hinsicht zu erweitern.

Experiment 6: Ein um seine Achse drehbarer, senkrecht gestellter Zylinder wird mit hellem Papier überzogen und mit senkrechten schwarzen Streifen versehen. Diese Trommel wird mit Hilfe eines Turbinenapparates in Bewegung gesetzt und dicht an das rechteckige Versuchsaquarium herangebracht.

Versuchsfische: Elritze, Bitterling, *Gobio fluviatilis*<sup>1)</sup> je zwei Exemplare.

Trotzdem der Apparat in ganz verschiedenen Stellungen zum Licht aufgestellt wurde und trotzdem die Drehungsgeschwindigkeit alle möglichen Variationen erfuhr, verhielten sich die Fische der Bewegung der Trommel gegenüber ganz indifferent.

Experiment 7: Ein der Höhe des rechteckigen Aquariums entsprechendes Band mit senkrechten Streifen wird rings um das Aquarium gelegt und in Bewegung gesetzt:

Die Fische reagieren, wiewohl sehr undeutlich; sie verlassen immer wieder von Zeit zu Zeit ihre Schwimmrichtung; immerhin gelingt es, eine Elritze, den Wandungen entlang, die Streifen des Bandes begleitend, rund um das Aquarium zu führen. Später sind die Resultate wieder undeutlicher. Ganz indifferent verhält sich *Gobio*, während *Rhodeus* bisweilen den vorbeiziehenden Streifen folgt.

Experiment 8: Da bei dem vorhergehenden Experiment das Band mit den Streifen rings um das Aquarium bewegt wurde, konnte die Wirkung der Drehung auf der einen Seite durch die rückläufige Bewegung der anderen Seite annulliert werden, und es wurde daher ein Steinblock in der Mitte des Behälters angebracht, durch welchen die eine Seitenwand des Aquariums den Blicken der Fische entzogen wurde.

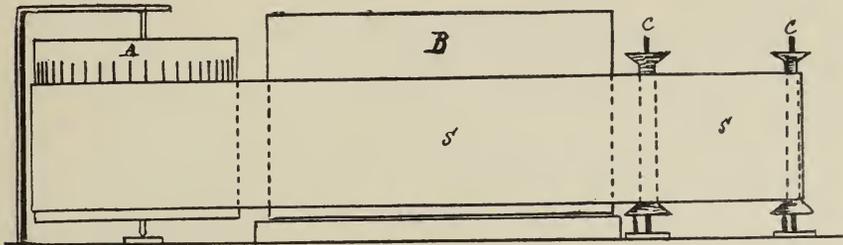
Trotz dieser Vorkehrung war das Resultat des Versuches ziemlich unklar, jedenfalls nicht günstiger als das des 7. Experimentes.

Experiment 9: Das Streifenband der vorigen Versuche wird mit Hilfe der Trommel des 5. Experimentes in Bewegung gesetzt. Da die Trommel selbst mit ähnlichen Streifen versehen ist wie das Band, entsteht an der der Trommel benachbarten Seite des Aquariums eine gleichsinnige Bewegung der Streifen, und zwar ein Zusammenlaufen links und ein Auseinanderlaufen rechts, wenn die Trommel im Sinne des Uhrzeigers gedreht wird (vgl. Fig. 1).

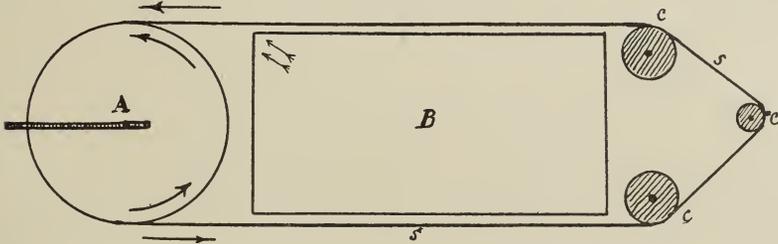
<sup>1)</sup> Dieses und die folgenden Experimente wurden jeweils mit mehreren Spezies gleichzeitig ausgeführt. Da viele schwarmbildende Fische sich nach ihren Artgenossen richten, deren Bewegungen für sie als optische Reize wirken (*Alburnus*-Schwärme in Seen usw.), schien es richtiger, mit einzelnen Exemplaren oder gleichzeitig mit mehreren Arten zu experimentieren.

Auch bei dieser Versuchsanordnung verhielten sich die *Gobio* apathisch, die Bitterlinge folgten bisweilen den Streifen. Die Elritzen dagegen stellten sich wiederholt tänzelnd in die Richtung der zusammenlaufenden Streifen, und kehrten augenblicklich um, sobald der Drehungssinn geändert wurde, um bald sich wieder an der Ecke zu sammeln, in welcher die Streifen zusammenliefen. Das Experiment konnte dreimal mit gleich deutlichem Ergebnis ausgeführt werden.

Ansicht von der Seite.



Ansicht von oben.



Figur 1.

Apparat zum Nachweis der Reaktion der Fische auf das Vorbeiziehen von Gegenständen außerhalb des Aquariums.

*B* Aquarium. *A* Drehbarer Zylinder, mit Streifenband überzogen. *s* Streifenband, das auf der inneren Seite Streifen trägt, durch den Zylinder *A* bewegt wird und über die Rollen *c* läuft. Die größeren Pfeile geben die Bewegungsrichtung des Zylinders und des Streifenbandes, die kleineren die Stellung der Fische im Aquarium an.

Durch die Versuche 6—9 ist die Ansicht LYON's bestätigt worden, daß optische Reize für die Rheotaxis in Betracht kommen können. Immerhin gilt das nicht für alle Fische, mit denen ich experimentiert habe, und auch von denen, bei welchen wirklich eine Reaktion auf die sich bewegenden Streifen erfolgte, zeigten sich nicht alle gleich reizbar. Jedenfalls reicht die Präzision, mit der in der zweiten Versuchsserie die Reaktion erfolgte, in keiner Weise an die bei der ersten Reihe erzielte heran.

Kombination der Versuchsbedingungen der ersten und zweiten Serie:

## Experiment 10: Versuchstiere zwei Elritzen.

In einer runden Schale wurde wie in Versuch 1 ein Kreisstrom erzeugt, gegen den die Elritzen tapfer ankämpften. Gleichzeitig wurde um das Gefäß herum ein Streifenband so bewegt, daß die Drehungsrichtung und -geschwindigkeit mit der Richtung und Geschwindigkeit der Strömung übereinstimmten.

Reagierten die Tiere auf Strömungsdruck, so mußten sie sich trotz den an ihren Augen vorbeibewegten Streifen gegen den Strom einstellen.

Reagierten sie dagegen auf die Verschiebung des Gesichtsfeldes, so mußten sie den Streifen folgen, d. h. sich von der Strömung treiben lassen.

Resultat: Die Fischchen schwimmen sehr deutlich und ausdauernd gegen die Strömung, ohne von der Bewegung des Streifenbandes Notiz zu nehmen. Nur zweimal ließ sich eine Elritze eine kurze Strecke weit treiben, stellte sich aber dann sofort wieder rheotaktisch ein. Dieser Unterbruch kann ebensowohl durch Ermüdung als durch Reaktion auf das Streifenband erklärt werden (vgl. Versuch Nr. 1).

Experiment 11: Anordnung wie im 9. Objekte: *Gasterosteus aculeatus*.

Besondere Besprechung verdient das Verhalten der Stichlinge, das schon von GARREY<sup>1)</sup> studiert worden ist, ohne daß die Resultate dieses Autors das Problem völlig zu klären vermochten. Im Gegensatz zu den Elritzen und den von LYON benutzten Versuchsfischen reagieren die Stichlinge auf langsame Bewegung eines Streifenbandes, indem sie den Kopf den sich nähernden Streifen entgegenwenden und bisweilen sogar in entgegengesetztem Sinne schwimmen als das Band bewegt wird. Auch ich konnte diesen Reflex mehrfach hervorrufen, doch gelang es, durch konstantes Drehen die Fische jeweilen zur Umkehr zu bewegen, und das Endresultat war, daß die Stichlinge genau wie die Elritzen an der Ecke des Aquariums mit dem Kopf an der Scheibe tanzten, an welcher die Streifen zusammenliefen. Ein Stichling kümmerte sich im Gegensatz zu seinen 5 Genossen um die vorbeibewegten Streifen in keiner Weise. Dieses Tier wurde isoliert und in der Schale mit dem Kreisstrom auf seine Rheotaxis geprüft. Es reagierte prompt auf die Strömung, trotzdem es sich später wie vorher den optischen

<sup>1)</sup> GARREY, W. E., A Sight Reflex Shown by Sticklebackes. In: Biological Bulletin. Bd. VIII. 1904. S. 79.

Reizen gegenüber indifferent verhielt. Ein durch Lack geblendeter Fisch benahm sich ebenso.

Eine dritte Serie von Experimenten ist noch nicht abgeschlossen; doch sollen die Resultate, soweit sie für unsere Untersuchung direkt in Betracht kommen, hier vorläufig mitgeteilt werden.

Es handelt sich um Versuche, die den Anteil des Reibungsreizes an der Unterlage klarlegen sollen, die aber weiterhin für das ganze Problem der Rheotaxis wichtige Aufschlüsse zu geben versprechen.

Das Ziel, aus dem sich die Versuchsanordnung ergab, war zunächst, Fische, die sich gewöhnlich nicht, oder nur ausnahmsweise vom Boden erheben, der Wirkung schwacher Strömungen auszusetzen, deren Kraft nicht ausreichte, die Fische vom Ort zu bewegen. Meine Versuche decken sich teilweise mit den von HOFER (l. c.) ausgeführten, die das Ziel hatten, die Bedeutung der Seitenlinie aufzuklären.

HOFER hat gezeigt, daß man mit feinen, durch enge Röhrchen applizierten Wasserströmen, die man gegen die Flanke eines Fisches richtet, das Tier dazu bringen kann, eine Reaktionsstellung einzunehmen. Der Hecht z. B. reagiert durch Spreizen der Rückenflosse und bei andauerndem Reiz durch Verlassen des Ortes. Ob hier wirklich allein die Seitenorgane oder vielleicht zum Teil auch das Labyrinth gereizt wird, das ja nach TULLBERG zur Wahrnehmung der Wasserbewegungen gegen den Fischkörper und nicht zur Empfindung des Gleichgewichts dienen soll, das ist für unsere Zwecke hier ohne Belang. Tatsache bleibt, daß der Hecht und verschiedene andere Fische imstande sind, Strömungen wahrzunehmen, die sie weder in ihrer Gleichgewichtslage stören, noch sie irgendwie vom Ort bewegen können. Ich kann diesen Befund für meine Versuchsfische durchaus bestätigen.

Experiment 12: *Acerina cernua* wird von der Seite mit einem feinen Wasserstrahl bespritzt. Auf die Bewegung des Röhrchens und der Hände des Experimentierenden reagiert der Fisch in keiner Weise. Dagegen senkt er auf den Reiz des Druckes sofort die hintere Rückenflosse etwas gegen die gereizte Seite und dreht den Schwanz in die gleiche Richtung. Diese Reaktionsstellung konnte wiederholt nach beiden Seiten hin hervorgerufen werden, doch war sie nicht immer gleich deutlich.

Experiment 13: *Gobio fluviatilis* nahm ebenfalls auf den Reiz hin eine Reaktionsstellung ein, die jedoch von der vorigen abwich. Dieser Fisch hob und spreizte die Rückenflosse wie die Schwanzflosse,

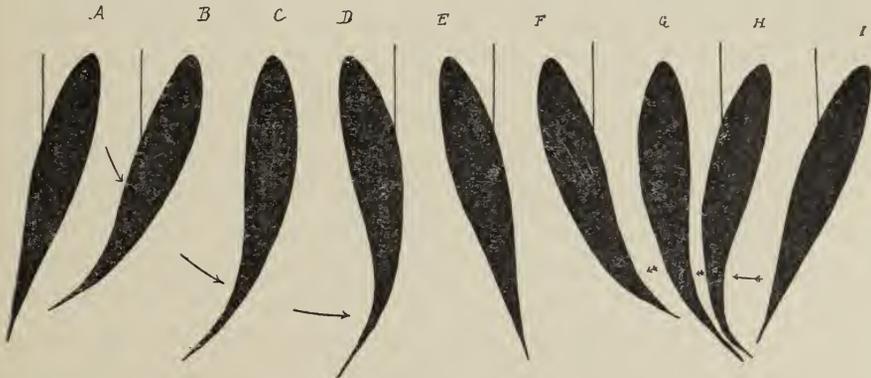
ohne den Schwanz zu drehen. Dauerte der Reiz an, so pflegte *Acerina* ihren Standort zu verlassen, während *Gobio* ruhig sitzen blieb. Wie HOFER beim Hecht, so konnte ich beim Kaulbarsch feststellen, daß sich der Fisch in der Regel mit dem Kopf gegen die Strömung einstellte. Aus den HOFER'schen und meinen eigenen Versuchen geht, wie mir scheint, klar hervor, daß die Fische feine Strömungen wahrnehmen können, und durch charakteristische Reaktionsstellungen beantworten. Da durch solche Wasserbewegungen weder optische noch taktile Reize durch Reibung am Untergrund erzeugt werden, darf auch aus diesen Experimenten geschlossen werden, daß bei der Rheotaxis der direkte Strömungsreiz eine Rolle spielt.

Ich habe mir die Frage vorgelegt, was die Reaktionsstellungen biologisch für eine Bedeutung haben könnten, und habe daher das Gemeinsame dieser Bewegungen herausgesucht. Soweit sich nach den wenigen bisher ausgeführten Experimenten schließen läßt, handelt es sich dabei um eine Vergrößerung der Steuerfläche am Hinterende. Was dadurch eventuell erreicht werden kann, mögen die folgenden hypothetischen Ausführungen zeigen, die sich durchaus noch nicht auf strenge wissenschaftliche Analyse stützen können.

Ich denke mir einstweilen das Zustandekommen der Rheotaxis folgendermaßen:

Ein am Boden eines strömenden Gewässers ruhender Fisch wird, wie schon weiter oben auseinandergesetzt wurde, an der flußaufwärts gerichteten Flanke stärker gereizt als an der andern. Auf diesen einseitigen, durch die Seitenorgane rezipierten Druckreiz reagiert der Fisch durch Kontraktion der entsprechenden Seitenmuskulatur, durch Eindrehen des Schwanzes oder doch durch Spreizen der Schwanz- und (hinteren) Rückenflosse, also im ganzen durch Vergrößerung der Steuerfläche am Hinterende. Diese reflektorischen Bewegungen haben zur Folge, daß der Fisch passiv gedreht wird (vgl. Fig. 2 B, C), bis seine Körperachse zur Strömungsrichtung parallel steht, ja sogar bis diese Lage etwas überschritten ist (D). Sobald dies aber der Fall ist, macht sich der erhöhte Druck auf der andern Seite geltend, und es erfolgt ein Umschlag der Reaktionsbewegung (D, E, F), indem die den nunmehr gereizten Seitenorganen dieser Flanke zugeordneten Muskeln und Muskelgruppen in Aktion treten. So ist der Fisch imstande, durch pendelnde Bewegungen eine Stellung zur Strömung einzunehmen, in welcher symmetrische Teile der Flanke und speziell der Seitenorgane eventuell des Labyrinthes unter gleichen Winkeln und gleichstark von der Strömung getroffen werden. Dies gilt zunächst für

einen Fisch, der am Boden eines sehr schwach fließenden Gewässers liegt und weder optische noch taktile Reize durch Verschwemmung erhält. Komplizierter liegen die Verhältnisse, wenn zu dieser rheotaktischen Einstellung noch die Propagationsbewegungen und damit Gleichgewichtsempfindungen und entsprechende Reflexbewegungen hinzukommen. Ich kann mir aber denken, daß das Schwimmen eben durch dieses antagonistische Reflexsystem geregelt wird, daß durch die abwechselnde Reizung der beiden Seiten die jeweiligen Ausschläge des Schwanzes und die durch Spreizung der Flossen variierte Ruderfläche nach beiden Seiten hin ausge-



Figur 2.

Schematische Darstellung der rheotaktischen Einstellung eines Fisches in die Strömungsrichtung.

A Anfangsstellung: der Fisch „steht“, schief zur Strömung; seine linke Flanke wird stärker gereizt als die rechte; daraus ergibt sich B die Reaktionsstellung auf linksseitigen Reizüberschuß. Diese Stellung bedingt eine Drehung im Sinne der Pfeile; bei C sind beide Flanken gleich stark gereizt, doch geht die Drehung, da die Reaktionsstellung noch beibehalten wird, weiter, bis D die rechte Flanke stärker gereizt und daher der Schwanz axial (E) eingestellt wird und dann die Reaktionsstellung (F) auf rechtsseitigen Reizüberschuß einnimmt. Nun wird der Fisch passiv wieder im Sinne der Pfeile zurückgedreht (G, H) bis auf den Reiz der linken Seite wieder die Anfangsstellung (I, A) und die Reaktionsstellung B erfolgt.

glichen und dadurch das gerichtete Schwimmen gegen den Strom ermöglicht wird. Damit aber könnten wir die Rheotaxis nur als einen speziellen Fall des geradlinigen Schwimmens auffassen: Ein im stehenden Wasser vorwärtsschwimmender Fisch empfindet die ruhenden Wassermassen an seinen Flanken ebensowohl als Strömung wie der im Fluß „stehende“ Fisch das vorbeiziehende Wasser. Stellt sich ein solches Tier schief zu seiner Fortbewegungsrichtung, so wird an der einen Flanke der Anprall der Strömung heftiger sein als an der andern. Vergrößert er auf diesen einseitigen Reiz hin die an seinem Hinterende gelegene Steuerfläche, so wird er

passiv wieder in die Fortbewegungsrichtung zurückgedrängt: Er bewegt sich geradlinig fort.

Sind nun wirklich die Seitenorgane als Richtungssinne aufzufassen, was natürlich durch weitere Experimente im einzelnen nachzuprüfen wäre, Richtungssinne nicht nur des „stehenden“ Fisches gegenüber dem sich bewegenden Wasser, sondern auch des sich bewegenden Fisches gegenüber dem ruhenden Wasser, so scheinen sie mir für diese Rolle eine sehr günstige Lage einzunehmen. Ihre streng symmetrische Anordnung und ihre Lage an den exponiertesten Stellen der Flanke, ferner ihre engen Beziehungen zu dem für statische und propagatorische Bewegungen hervorragend wichtigen Labyrinthsystem (vgl. TULLBERG<sup>1)</sup>) machen sie ohne Zweifel für eine solche Funktion besonders geeignet. Ich denke, daß es eine sehr dankbare Aufgabe wäre, die einzelnen Ausbildungsformen und Eigentümlichkeiten der verschiedenen Seitenorgane von diesem Gesichtspunkte aus zu betrachten und durch einseitige und beidseitige Ausschaltexperimente die Rolle des Labyrinthes, des Nervus lateralis und deren Zusammenwirken zu studieren.

Diskussion: Herr Prof. DOFLEIN, STEINMANN, HERTWIG, STELLWAG.

---

Herr Prof. GERHARDT (Breslau):

#### Über die Ösophaguspapillen von *Ichthyococcus ovatus*.

Die Aufmerksamkeit des Breslauer Zoologischen Instituts wurde durch einen besonderen Umstand auf die Struktur der Ösophaguswand des zur Familie der Sternoptychiden gehörigen Leuchtfisches *Ichthyococcus ovatus* BON. gelenkt. Herr Hofrat STEINDACHNER in Wien sandte Herrn Prof. KÜKENTHAL im Juli vorigen Jahres einige Exemplare dieses Fisches, aus deren Mundöffnung ein mit weißen Papillen besetzter konischer, schwarzer Zapfen hervorragte. Von diesen Papillen ließen sich größere, die in schrägen Reihen gestellt waren, unterscheiden und kleinere, die in ziemlich regelmäßiger Anordnung die großen umgaben. Diese trugen auf ihrer etwa konischen Oberfläche wiederum feine spitze Zäpfchen. Die Herren vom Wiener Hofmuseum hatten mit diesem Gebilde nichts anzufangen gewußt und baten um Aufklärung des Befundes. Anfangs wurde an ein ausstülpbares Sinnesorgan, ein Leuchtorgan oder an einen Fang-

<sup>1)</sup> TULLBERG, T., Das Labyrinth der Fische, ein Organ zur Empfindung der Wasserbewegungen. Svenska Vet. akad. Handlingar. Bd. 28 Afd. IV. 1903.

apparat für Planktontiere gedacht; die Betrachtung einer Querschnittsserie ergab derartig verwirrende Bilder, daß kein sicheres Resultat zutage gefördert wurde. Herr Prof. KÜKENTHAL überließ mir später freundlichst das Objekt zur Untersuchung. Ich behalte mir vor, anderen Ortes eine genaue Schilderung, insbesondere der zum Teil sehr komplizierten histologischen Struktur zu geben und möchte hier nur einige Präparate demonstrieren, zu deren Verständnis mir einige Worte nötig scheinen.

Die Durchsicht der Querschnittsserien des ausgestülpten Zapfens zeigte bei näherer Betrachtung, daß zwei zylindrische Rohre ineinandergesteckt sind, die beide pigmentiert sein können, das äußere ist es immer. Zwischen den beiden Röhren fanden sich nun die verschiedensten Organe der Bauchhöhle, so daß daraus der Schluß gezogen wurde, daß es sich um eine abnorme Organverlagerung handeln müsse. Das ging auch daraus hervor, daß in den immerhin ziemlich zahlreichen Schilderungen dieses Fisches von keinem Beobachter ein solcher Zapfen erwähnt worden ist. Ich bat Herrn Hofrat STEINDACHNER um Kontrollmaterial in Gestalt solcher Exemplare der Art, die diese Ausstülpung nicht zeigten, und meiner Bitte wurde auf das liebenswürdigste entsprochen. Es war anzunehmen, daß diese normalen Exemplare die Erklärung für den abnormen Befund geben würden, und das war auch der Fall. Es zeigte sich, daß der schwarze Zapfen mit den weißen Papillen den mit seiner Schleimhautfläche nach außen gestülpten Ösophagus darstellte.

Es ist bei *Ichthyococcus*, wie bei vielen Fischen schwierig, an dem auf den ektodermalen Kiemendarm folgenden Vorderdarm einen Ösophagus von einem Magen scharf zu unterscheiden. Unmittelbar kaudal vom Kiemendarm beginnt der weite, sackförmige Ösophagus, zieht geradeswegs kaudalwärts, biegt dann oralwärts als Magenschlinge um und geht distal von den Appendices pyloricae in den Mitteldarm über. Der ganze (kaudal gerichtete) ösophageale Teil und auch der Anfang der oral gerichteten Pars pylorica des Vorderdarms ist intensiv schwarz pigmentiert<sup>1)</sup>, und diese Pigmentierung verliert sich erst am Beginn des Mitteldarmes allmählich. Schneidet man den Ösophagus auf, so findet man auf seiner Innenfläche das, was bei den Exemplaren mit ausgestülptem „Zapfen“ auf dessen

<sup>1)</sup> Herr Professor BRAUER wies in einer Diskussionsbemerkung darauf hin, daß alle Stomiatiden schwarze Mägen besitzen. Ich bin Herrn Professor BRAUER für diese Mitteilung sehr dankbar und möchte hier noch betonen, daß ich in der Literatur auch bei nochmaliger nachträglicher Durchsicht keine Angaben über diesen Punkt finden konnte.

Oberfläche zu sehen war, nämlich auf schwarzem Grunde die zahlreichen weißen Papillen.

Ich erlaube mir, deshalb Präparate dieses Ösophagus zu demonstrieren, weil sich meines Erachtens einige unbeantwortete Fragen daran knüpfen. Zunächst ist die Frage zu erörtern, ob es sich bei der Ausstülpung der Speiseröhre etwa um einen physiologischen, von der Willkür des Tieres abhängigen Vorgang handle, und wenn nicht, wodurch die Umstülpung bewirkt worden sei. Der erste Teil der Frage ist wohl zu verneinen, vor allem wegen des gänzlichen Fehlens von Retraktionsorganen. Wodurch die Ausstülpung bedingt wird, ist schwer zu entscheiden. Eine Schwimmblase, durch deren Ausdehnung intraabdominale Organe nach außen gedrückt werden könnten, fehlt bei *Ichthyococcus*. Doch kommt auch bei einzelnen Exemplaren von *Scyllium* (Kursmaterial des Breslauer Zoologischen Instituts) eine Invagination des Darmes in sich selbst vor, so daß der Magenfundus mit der Milz in den Mundteil des Darmes zu liegen kommt. Vielleicht ist es am wahrscheinlichsten, daß während der Agonie des Tieres durch krampfhaftes Preßbewegungen der Mitteldarm in den Vorderdarm hineingestülpt und das Ganze so weit hervorgedrängt wird, wie es Länge und Befestigungsart des Darmes erlauben.

Von theoretischer Bedeutung ist das Vorkommen ektodermaler Bildungen im Magendarm der Fische; im Ösophagus von *Acipenser* wurden durch MACALLUM<sup>1)</sup> Geschmacksorgan nachgewiesen, also an einem Ort, für den im allgemeinen, im Gegensatz zum Kiemendarm, entodermale Herkunft angenommen wird. Auch sonst kommen von JACOBSHAGEN<sup>2)</sup> eingehend bearbeitete Papillenbildungen im Ösophagus mancher Fische vor, die einen anscheinend ektodermalen Charakter tragen. Zur Erklärung dieser Tatsachen hat man zwei Theorien aufgestellt: während GEGENBAUR geneigt ist, eine nachträgliche Einwanderung ektodermaler Elemente vom Stomodaeum her anzunehmen, hält JACOBSHAGEN eine ektodermale Entstehung des Mitteldarmes nicht für unmöglich. Von Bildungen, die als ektodermal angesprochen werden könnten, finden sich in unserem Falle vor allem eigentümliche sinnesorganähnliche Zellanordnungen in den feinsten Ausläufern der Papillen und dann das schwarze Pigment, das als Hautpigment gedeutet werden könnte. Doch scheint mir im übrigen der Bau der Ösophagusschleimhaut

<sup>1)</sup> A. B. MACALLUM, The alimentary canal and pancreas of *Acipenser*, *Amia*, and *Lepidosteus*. Journ. Anat. Physiol. Vol. 20, 1885. S. 604.

<sup>2)</sup> E. JACOBSHAGEN, Untersuchungen über das Darmsystem der Fische. Jenaische Ztschr. Bd. 47, 1911, S. 529 und Bd. 49, 1913, S. 373.

mit der des postpylorischen Darmabschnittes in vielen Punkten so sehr übereinzustimmen, daß dringend Vorsicht geboten scheint bei der Annahme verschiedener morphologischer Herkunft beider Darmabschnitte. Geschmacksknospen, wie sie MACALLUM bei *Acipenser* abbildet, habe ich nicht gefunden.

Das Pigment des Ösophagus liegt als kontinuierlicher schwarzer Mantel zwischen zwei Schichten der Submucosa, nach außen von den Basen der Papillen. Was diese Umhüllung der Papillen mit Pigment biologisch zu bedeuten hat, darüber lassen sich kaum Vermutungen aufstellen. Jedenfalls ist die Tatsache erstaunlich, daß sich bei einem Tier mit relativ wenig Hautpigment eine solche Massenanhäufung schwarzen Farbstoffes im Vorderdarm findet, an einem Ort, für den man sich eine solche Pigmentierung kaum als besonders vorteilhaft für den Organismus wird vorstellen können. Und doch ist es wohl recht unwahrscheinlich, daß diese Pigmentierung keine funktionelle Bedeutung haben sollte, wenn diese uns auch noch dunkel ist. Wenn es sich lediglich um verlagertes Hautpigment handeln sollte, was keineswegs erwiesen ist, so wäre ein weiterer Anhaltspunkt gegeben für die Annahme einer Beteiligung ektodermaler Komponenten beim Aufbau des Vorderdarmes der Fische.

Die Papillen des Ösophagus selbst möchte ich nach dem Bau des Epithels, das reichlich Becherzellen enthält, und wegen des massenhaft zwischen den Papillen in dem durch sie stark eingegengten Ösophaguslumen vorhandenen Schleimes, in dem zahlreiche Mikroplanktonorganismen eingehüllt sind, im wesentlichen für sekretorische Organe halten, wobei mir aber eine daneben von ihnen auszuübende Sinnesfunktion nicht unmöglich scheint. Die großen konischen Papillen enthalten im Innern zahlreiche weite, durch bindegewebige Scheidewände voneinander getrennte Hohlräume, die den Eindruck der Schwellbarkeit machen. Es ist hervorzuheben, daß das Verbreitungsgebiet der Papillen mit dem der Pigmentierung des Ösophagus ziemlich genau übereinstimmt, was wohl auf eine Beziehung zwischen beiden schließen lassen dürfte.

Wieweit tatsächlich das Ektoderm am Aufbau dieser so auffallend kompliziert gebauten Darmstrecke beteiligt ist, läßt sich natürlich nur durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen genau feststellen, die wegen der Seltenheit des Materials schwer anzustellen sind. Immerhin lassen sich auch aus dem Studium des erwachsenen Tieres einige, wenn auch nur dürftige Fingerzeige nach dieser Richtung gewinnen.

Diskussion: HEIT Prof. BRAUER, DOFLEIN, GERHARDT.

HErr Dr. v. KEMNITZ (München):

**Untersuchungen über Stoffbestand und Stoffwechsel der Larven von *Gastrophilus equi*.**

Meine Herren! Ich möchte Ihnen im folgenden einige kurze Mitteilungen machen über Untersuchungen, die bereits seit einem Jahr abgeschlossen sind, zu deren Veröffentlichung ich aber bisher noch nicht gekommen bin. Es handelt sich um eine Untersuchung über Stoffbestand und Stoffwechsel der Larven von *Gastrophilus equi*. Zum besseren Verständnis des Folgenden schicke ich einige Bemerkungen über die Biologie der Tiere voraus, wobei ich mich an die Darstellung in F. BRAUER'S Monographie der Östriden (62) halte. Die Imagines der Gastrophiliden fliegen in der Zeit von Mitte Juli bis Anfang September. Nach der Begattung setzt das Weibchen in der Hals- und Brustgegend der Pferde eine größere Anzahl Eier ab, aus denen nach etwa 10—12 Tagen junge Lärven hervorkriechen, deren Bewegungen das Pferd veranlaßt, sie mit der Zunge abzulecken. Auf diese Weise gelangen die Larven in den Magen des Pferdes, wo sie sich mit Hilfe ihrer nach Art eines Rostellums wirkenden Mundstacheln in der Magenwandung festhaken und hier neun Monate lang verbleiben.

Eröffnet man nun eine Larve, so fällt sofort ein am hinteren Ende des Fettkörpers lagernder rot gefärbter zweilappiger Körper auf, der aus großen Zellen besteht, die mit einem feinen Tracheengeäßer durchsetzt sind. Der Bau dieser Tracheenzellen hat von ENDERLEIN (99), PRENANT (00) und VANEY (02) eine eingehendere Darstellung gefunden. Die Tracheenkapillaren der einzelnen Zellen vereinigen sich zu größeren Stämmen und münden schließlich beiderseits mit je einem großen Hauptstamm in die an das Analstigma sich unmittelbar anschließende „Luftkammer“. Daß das ganze Organ in irgendeiner Weise respiratorische Funktion hat, wird durch die anatomischen und zellulären Befunde bereits äußerst wahrscheinlich gemacht. Merkwürdigerweise wurde nun dem in den Tracheenzellen befindlichen roten Farbstoff von den bisherigen Untersuchern mit Ausnahme von VANEY (02) keine Aufmerksamkeit geschenkt. Nur letzterer hat mit dem Farbstoff einige Reaktionen angestellt, die es ihm wahrscheinlich machen, daß es sich um Hämoglobin handelt, eine Auffassung, die, wie wir gleich sehen werden, durchaus zu Recht besteht. Bei meinen Untersuchungen, die ich zunächst ohne Kenntnis der an schwer zugänglichem Ort erschienenen Arbeit VANEYS unternahm, handelte es sich anfangs vor allem darum, näheren Aufschluß über die Natur

jenes roten Farbstoffs zu erlangen. — Bringt man eine größere Anzahl „Trachealkörper“ in destilliertes Wasser, läßt sie einige Zeitlang stehen und fügt zur Vermeidung von Fäulnis einen Tropfen Toluol zu, so erhält man nach einigen Stunden eine schön rot gefärbte Lösung, die nach Filtration zu spektroskopischer Untersuchung geeignet ist. Eine solche Lösung zeigt die für das Wirbeltier-Oxyhämoglobin charakteristischen beiden Absorptionsstreifen zwischen den Linien D und E. Nach Zusatz von Schwefelammonium oder Стоке'schem Reagens erscheint der breite Streifen des reduzierten Hämoglobins. Leitet man einige Zeit in eine *Gastrophilus*-Farbstofflösung Leuchtgas ein, so erscheinen im spektroskopischen Bild die für das Kohlenoxydhämoglobin charakteristischen beiden Streifen zwischen D und E. Soweit also völlige Kongruenz mit dem Wirbeltierhämoglobin. — Die erste Abweichung zeigte der Farbstoff bei Untersuchung in alkalischer Lösung. Setzt man einer *Gastrophilus*-Farbstofflösung Lauge zu und kocht, so erhält man bei spektroskopischer Untersuchung den Streifen des alkalischen Hämatins zwischen D und E. Bleibt die Lösung indessen einige Zeit stehen, und wird nun neuerdings spektroskopisch untersucht, so ist in der Mehrzahl der Fälle der Streifen des alkalischen Hämatins verschwunden, und an seiner Stelle sind die für das Hämochromogen charakteristischen beiden Absorptionsbanden erschienen. Sie ähneln denen des Oxyhämoglobins, sind aber nach dem violetten Ende des Spektrums hin verschoben. Diese Erscheinung ist vom Wirbeltierhämoglobin nicht bekannt. Nun steht das Hämochromogen zum alkalischen Hämatin in demselben Verhältnis wie das reduzierte Hämoglobin zum Oxyhämoglobin. Wenn daher der *Gastrophilus*-Farbstoff Hämoglobin ist, so müssen die in der alkalischen Lösung allmählich erscheinenden beiden Streifen, die denen des Hämochromogens entsprechen, durch Reduktion des alkalischen Hämatins entstanden sein. Es muß also in der Lösung ein reduzierendes Agens enthalten sein. Der zunächst auftauchende Gedanke, es möge sich vielleicht um ein etwa nach Art eines Peroxyds wirkendes Ferment handeln, muß sofort fallen, angesichts der Tatsache, daß ein laugekochbeständiges Ferment nicht bekannt ist. Das merkwürdige Verhalten jener alkalischen *Gastrophilus*-Farbstofflösungen wurde erst geklärt, als weitere Untersuchungen an den Larven zeigten, daß diese und besonders die „Trachealkörper“ sehr reich an Glykogen sind. So lehrte eine Analyse herauspräparierter „Trachealkörper“, daß diese 8,8 % bezogen auf frische Substanz, d. h. ungefähr  $\frac{1}{3}$  bezogen auf trockene Substanz an Glykogen

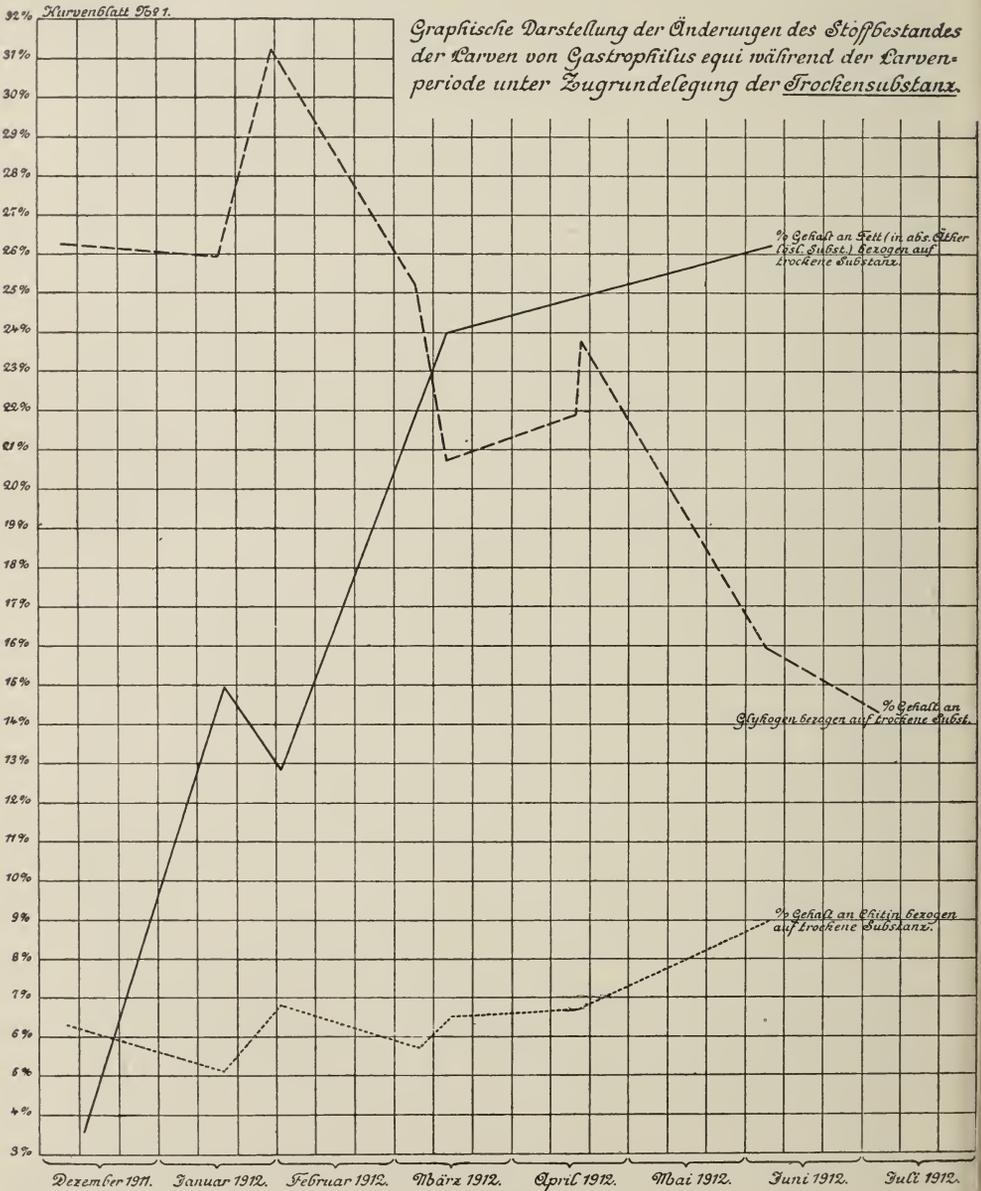
enthielten. Es war also klar, daß in die Farbstofflösungen, die aus den „Trachealkörpern“ gewonnen waren, beträchtliche Mengen von Glykogen eingegangen sein mußte. Dem Glykogen selbst aber kommt reduzierende Eigenschaft nicht zu, wohl aber den aus ihm zu gewinnenden Monosachariden. Die weitere Untersuchung zeigte nun, daß in der Leibeshöhlenflüssigkeit der Larven ein ungemein kräftiges diastatisches Ferment enthalten ist, das z. B. mit Jod blau gefärbten zähflüssigen Stärkekleister bei Zimmertemperatur in wenigen Minuten entfärbt. Eine solche Lösung gibt nach Fällung der Eiweißstoffe in schwach essigsaurer Lösung die TROMMER'sche Probe, ein Beweis dafür, daß die Stärke durch die Diastase invertiert worden ist. Es liegt also auf der Hand, daß das aus den „Trachealkörpern“ zusammen mit dem roten Farbstoff in Lösung gegangene Glykogen durch die den „Trachealkörpern“ stets anhaftende Diastase der Leibeshöhlenflüssigkeit rasch invertiert wird und die Lösung nunmehr sehr reich an Monosachariden ist. Die reduzierenden Eigenschaften der Monosacharide aber sind ja hinlänglich bekannt. Es fragt sich nun nur noch, ob Monosacharide in der Tat alkalisches Hämatin zu Hämochromogen reduzieren können. Um dieser Frage näher zu treten, wurde einer Pferdeblut-Hämoglobininlösung etwas Dextrose zugesetzt und nun mit Lauge gekocht. Die spektroskopische Untersuchung ergab zunächst, wie zu erwarten, den Streifen des alkalischen Hämatins. Nach einiger Zeit aber traten, ganz wie bei den *Gastrophilus*-Farbstofflösungen, die beiden Streifen des Hämochromogens auf. Wie bei den *Gastrophilus*-Farbstofflösungen läßt sich hingegen durch Schütteln oder Kochen der für das alkalische Hämatin charakteristische Streifen wieder hervorbringen. Zum Überfluß läßt sich zeigen, daß eine alkalische Pferdebluthämatinlösung nach Zusatz von Reduktionsmitteln wie Schwefelammonium und STOKES'schem Reagens, die für das Hämochromogen charakteristischen und mit denen der *Gastrophilus*-Farbstofflösungen übereinstimmenden beiden Absorptionsstreifen zwischen D und E gibt. Die spektroskopische Untersuchung des *Gastrophilus*-Farbstoffs lehrt demnach, daß dieser sich genau wie Wirbeltierhämoglobin verhält. — Um in diesem Punkt aber völlige Sicherheit zu schaffen, habe ich noch einige weitere Reaktionen vorgenommen. Zunächst die TEICHMANN'sche Hämprobe. Ein Tropfen möglichst konzentrierter *Gastrophilus*-Hämoglobininlösung — denn so dürfen wir jetzt schon sagen — mit etwas Kochsalz und Essigsäure auf einem Objektträger erhitzt, ergibt nach dem Erkalten die charakteristischen Häminkristalle. Um auch

über das Schwermetall des *Gastrophilus*-Farbstoffes etwas zu erfahren, habe ich versucht, quantitative Eisenbestimmungen durchzuführen, indessen ohne Erfolg. Wohl aber gelingt leicht der qualitative Nachweis des Eisens auf folgendem Wege: Einige „Trachealkörper“ im Platintiegel verascht, werden mit etwas Wasser und Salzsäure aufgenommen und mit einigen Tropfen einer Rhodanzalzlösung versetzt. Man erhält die schöne blutrote Färbung des Eisenrhodanids, die bei Ausschütteln der Lösung mit Äther in diesen übergeht. Damit ist der Beweis erbracht, daß das Metall im Hämoglobinmolekül der Gastrophiliden, wie wohl auch kaum anders zu erwarten, in der Tat Eisen ist. Wir sind somit berechtigt, den roten Farbstoff der *Gastrophilus*-Larven, soweit er wenigstens die eisenhaltige Komponente betrifft, mit dem Hämoglobin der Wirbeltiere zu identifizieren.

Ich bin nun im weiteren bemüht gewesen, Aufschluß zu erlangen zunächst über den Stoffbestand und weiterhin auch über den Stoffwechsel der Larven. Die Untersuchungen über den Stoffbestand wurden am Querschnitt durchgeführt, d. h. in der Weise, daß, je nachdem mir Material vom Schlachthof geliefert wurde, der Gehalt an Glykogen, an Chitin und an Fett (in absolutem Äther lösliche Substanz)<sup>1)</sup> bestimmt wurde. Auf diese Weise erhielt ich ein Bild über die Stoffzusammensetzung der Larven während ihres neunmonatlichen Aufenthalts im Pferdemagen. Die Glykogenbestimmungen wurden nach dem Verfahren von BRÜCKE-KÜLZ ausgeführt und ergaben Werte, die zwischen 5,8 % (Anfang Dezember 1911), 8,8 % (Anfang Februar 1912) und 5,1 % (Anfang Juli 1912) schwankten. Diese Werte beziehen sich auf frische Substanz. Etwas anders gestalten sich die Werte, wenn man den Prozentgehalt an Glykogen auf trockene Substanz bezieht. Die zugehörigen Werte sind dann 26,2 %, 31,1 % und 14,4 %. Auf diese Weise wurden im ganzen 14 Glykogenbestimmungen vorgenommen, von denen aber in der beifolgenden Kurve nur 9 in das Jahr 1911/12 fallende verwertet wurden. Die restierenden sind Kontrollbestimmungen aus dem Jahre 1913. Der höchst erhaltene Wert von 31,1 % Glykogen bezogen auf trockene Substanz nähert sich, ja übertrifft die bisher höchst gefundenen Werte, die WEINLAND (01) bei so extremen Parasiten wie Spul- und Bandwürmer beobachtete. Bei Insekten wurden derartig hohe Werte von STRAUSS (11) bei

<sup>1)</sup> Im folgenden ist unter „Fett“ stets die in absolutem Äther lösliche Substanz verstanden.

Bienenlarven gefunden. Bei Larven, die 6 Tage alt waren, fand STRAUSS 6,6—7,9 % Glykogen bezogen auf frische Substanz, was 28,7—30,8 % bezogen auf trockene Substanz entspricht. — Das aus den Gastrophiliden gewonnene Glykogen zeigt die für das Wirbeltier-Glykogen charakteristische Drehung. Der Stickstoffgehalt beträgt nach KJELDAHL-Bestimmungen nur 0,059 %, so daß es sich also um ein sehr reines Produkt handelt.



Verfolgen wir nun die Schwankungen des Glykogengehalts während der Larvenzeit, so sehen wir zunächst ein Ansteigen bis Anfang Februar (vgl. beistehende Kurven), alsdann sinkt der Glykogengehalt bis in die Mitte des Monats März, um nach einem kurzen Anstieg, der bis in die Mitte des April hineinreicht, konstant abzunehmen bis zu den letzterhaltenen Tieren Anfang Juli, wo der Glykogengehalt nur noch 5,1 % bzw. 14,4 % beträgt. Dieser schließliche kontinuierliche Abfall weist deutlich darauf hin, daß das Glykogen seinem definitiven Verbrauch während der Larven- und Puppenzeit entgegengeht. Es ist mir zwar leider nicht gelungen, trotz vielfältiger, später noch zu besprechender Züchtungsversuche die Larven zur Ver-

Kurvenblatt %<sup>o</sup>o.

Graphische Darstellung der Änderungen des Stoffbestandes der Larven von *Gastrophilus equi* während der Larvenperiode unter Zugrundelegung der frischen Substanz.



puppung zu bringen. Ich zweifle indessen nicht, daß nach Analogie besonders mit den Bienen die Imagines kein Glykogen mehr enthalten werden, dieses vielmehr spätestens gegen Ende der Puppenruhe verbraucht worden ist. In welcher Weise werden wir später noch sehen.

Bezüglich des Chitingehalts sei auf die beiden Kurven verwiesen. Zur Bestimmung des Chitins wurden die bei den Glykogenbestimmungen übrigbleibenden Chitinhüllen verwandt, nachdem sie durch längeres Kochen mit verdünnter Lauge und darauffolgendes Kochen mit destilliertem Wasser, das so lange gewechselt wurde, bis die alkalische Reaktion verschwunden war, gereinigt worden waren. Die Wägung erfolgte nach Entwässerung mit ab-

soludem Alkohol und Äther nach Trocknen bei 100°. Wie die Kurven zeigen, steigt der prozentuale Chitingehalt von etwa 1,4%, bezogen auf frische Substanz und 6,3% bezogen auf trockene Substanz Anfang Dezember 1911, auf 1,9% bzw. 6,8% Anfang Februar 1912. Nach einem schwachen Abfall finden wir Mitte März 2,2% bzw. 6,5% Chitin, das bis Anfang Juni auf 3,1% bzw. 9,0% steigt. Die beiden Knickungen, die die Chitinkurven aufweisen, bringe ich mit den zwei nach BRAUER (64) im Pferdema gen erfolgenden Häutungen in Zusammenhang.

Die Fettbestimmungen am Querschnitt wurden nach dem SOXLETH'schen Verfahren ausgeführt und bei der Wägung die in absolutem Äther lösliche Substanz zugrunde gelegt. Obzwar die so erhaltenen Werte keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit machen können, habe ich doch davon Abstand genommen, wie sonst üblich, die in Petroläther lösliche Substanz zugrunde zu legen, da, wie hier nicht näher auszuführen ist, letzteres Verfahren sich bei den *Gastrophilus*-Larven als durchaus unzuverlässig erwiesen hat. Bei Betrachtung der Fettkurve fällt vor allem ins Auge der ununterbrochene rapide Anstieg von Anfang Dezember 1911 bis Anfang Juni 1912. Wie die Kurve lehrt, beträgt der anfängliche prozentuale Fettgehalt nur 0,8% bezogen auf frische, und 3,5% bezogen auf trockene Substanz, um Anfang Juni Werte von 9% bzw. 26% zu erreichen. Auf welche Weise dieser beträchtliche Zuwachs von Fett vor sich geht, werden die später zu besprechenden Stoffwechselfersuche zeigen. Aber bereits jetzt schon können wir eine gewisse Gesetzmäßigkeit zwischen den drei bisher besprochenen Stoffbestandteilen erkennen. Die drei Kurven zeigen deutlich, daß in dem Maße, wie der Chitin- und besonders der Fettgehalt zunimmt, das Glykogen abnimmt. Schon dieser Umstand weist darauf hin, daß eine Umwandlung des Kohlehydrats in Chitin und Fett vor sich gehen muß. Die Bildung von Chitin aus Kohlehydrat ist ohnedies ein Vorgang, der vom physiologisch-chemischen Gesichtspunkt aus dem Verständnis keinerlei Schwierigkeiten bereitet. Im übrigen konnte WEINLAND (07) bei *Calliphora* diesen Prozeß im Stoffwechselfersuch genauer verfolgen. In welcher Weise die Zunahme des Fettgehalts mit der Abnahme an Glykogen in Zusammenhang steht, werden die später zu besprechenden Stoffwechseluntersuchungen zeigen. — Werfen wir nun noch einen Blick auf die Stoffbilanz der *Gastrophilus*-Larven. Am 1. Februar bzw. 15. März bzw. 7. Juni verhielten sich die Stoffmengen wie folgt:

	1. II. 12.	15. III. 12.	7. VI. 12.
Fett . . . . .	12,7 %	23,8 %	26,0 %
Chitin . . . . .	6,8 %	6,5 %	9,0 %
Glykogen . . . . .	31,1 %	20,7 %	16,0 %
	<hr/>	<hr/>	<hr/>
	50,6 %	51,0 %	51,0 %

Von den restlichen rund 49 % entfallen auf Eiweiß, wie Stickstoffbestimmungen nach KJELDAHL lehrten, rund 45 %, so daß von der gesamten Trockensubstanz 96 % gefunden wurden. Die restierenden 4 % müssen auf den nicht mitbestimmten Zucker und Aschebestandteile verrechnet werden. Die Stoffzusammensetzung der Larven ist somit in befriedigender Weise geklärt.

Bevor ich zur Besprechung der eigentlichen Stoffwechselversuche übergehe, möchte ich einiger Zuchtversuche, die ich mit den Larven angestellt habe, Erwähnung tun. Wie bereits oben erwähnt, habe ich viel Mühe darauf verwandt, die Larven auf den verschiedensten Nährböden außerhalb des Pferdema-gens zu züchten und schließlich zur Verpuppung zu bringen. Letzteres indessen ohne Erfolg. Dagegen gelang die Züchtung der Larven auf Nährböden bis zu 2 Monaten. Es zeigte sich dabei, daß die Larven nur auf sauren Nährboden gedeihen können. Agar, Pepton-Gelatine, Pferdeblut-Agar und dergleichen werden als Nährböden gut vertragen, aber nur bei durch etwa 0,4 % Salzsäure bewirkter saurer Reaktion. Es zeigte sich indessen, daß ohne Ausnahme nach einigen Tagen die Säure des Nährbodens durch die Stoffwechsellätigkeit der Larven neutralisiert worden war, was durch Lackmuspapier leicht nachweisbar war. Wie sich durch den Geruch ermitteln ließ, erfolgte die Neutralisation der Säure auf eiweißhaltigen Nährböden durch Ammoniak, ein für spätere Betrachtungen wichtiger Befund. Ich muß indessen bereits an dieser Stelle darauf hinweisen, daß Versuche im Hungerstoffwechsel eine Ammoniakabgabe der Larven auf quantitativem Wege zu ermitteln resultatlos waren, die Ammoniakbildung vielmehr ausschließlich auf eiweißhaltigen Nährböden erfolgte. — Um zu ermitteln, ob die Larven in einem sauerstofffreien Medium nach Art anderer Parasiten gedeihen können, habe ich in einigen Versuchen die Tiere unter Zugabe von entsprechendem Nährboden in WULFF-schen Flaschen in einer reinen Kohlensäureatmosphäre gehalten. Es zeigte sich dabei, daß die Tiere diese von Sauerstoff freie Kohlenatmosphäre sehr gut vertragen, ja sogar in einer solchen Atmosphäre beträchtlich länger leben können als in Luft. So be-

trug die äußerste Lebensdauer bei Kohlensäurerespiration in zwei Versuchen 28 bzw. 57 Tage. Nachdem sich so gezeigt hatte, daß die Larven zum mindesten auf eine sehr beträchtliche Zeitspanne hinaus des Sauerstoffs völlig entbehren können, lag es nahe, im Gaswechselversuch die spezielleren Verhältnisse dieser Anoxybiose, denn um eine solche muß es sich natürlich handeln, einer eingehenderen Analyse zu unterwerfen. Indessen wurden Gas- und Stoffwechselversuche auch bei oxybiotischer Versuchsanordnung durchgeführt. Bei den Versuchen wurde folgendermaßen verfahren: Vor jedem Versuch wurden die zur Verfügung stehenden Tiere in zwei Portionen geteilt. In der ersten Hälfte A wurde bestimmt:

1. der Gehalt der Glykogen,
2. der Gehalt an freien Fettsäuren nach KUMAGAWA.

Die zweite Portion B wurde ohne Nährboden in eine WULFF'sche Flasche gebracht und bei 37° gehalten. Die WULFF'sche Flasche war durch den einen Hahn mit einer Barytlauge enthaltenden PETTENKOFER'schen Röhre verbunden, durch die Luft bzw. im anoxybiotischen Versuch Wasserstoff zugeleitet wurde. Der andere Hahn der WULFF'schen Flasche war mit 2 hintereinander geschalteten PETTENKOFER'schen Röhren, die eine genau dosierte Menge Barytlauge von bekanntem Titer enthielten, verbunden. Von der zweiten Barytröhre führte ein Schlauch zur Wasserstrahlpumpe. Etwa alle 15—20 Stunden wurde durch Ansaugen mit der Wasserstrahlpumpe die in dem Recipienten von den Larven gebildete Kohlensäure in die vorgeschalteten beiden Barytröhren gesaugt und gleichzeitig Luft bzw. Wasserstoff nachströmen lassen.

Die von den Larven gebildete Kohlensäure wurde so durch die Barytlauge völlig absorbiert, und durch Titration der noch verbleibenden Barytlauge mit Schwefelsäure der nicht durch Kohlensäure neutralisierte Anteil gefunden. Dieser Anteil von der verwandten Menge Barytlauge abgezogen ergibt die durch Kohlensäure neutralisierte Barytlauge und damit die Menge der insgesamt während der Versuchsdauer von den Tieren ausgeschiedene Kohlensäure. Nach Abschluß des Versuchs wurde die Portion B., bei der also die Kohlensäureabgabe bestimmt worden war, abermals in zwei Teile geteilt und in dem einen der Glykogengehalt, in dem andern der Gehalt an Fettsäuren nach KUMAGAWA bestimmt. — Am leichtesten zu verstehen sind bei diesen Gaswechselversuchen diejenigen mit rein anoxybiotischer Versuchsanordnung (Wasserstoffrespiration). Um für einen Fall konkrete Zahlen zu nennen, betrug der Glykogengehalt in Portion A: 8,6 %. Nach 3 Tagen Hunger bei

Wasserstoffrespiration hingegen nur noch 6,6 %, mithin ein Verlust von 2 %. Der Fettgehalt betrug bei Beginn des Versuchs 6,8 %, nach Schluß hingegen 7,2 %, mithin ein Gewinn von 0,4 %! Die Kohlensäureausscheidungen berechnet auf 100 g Tiere in der gleichen Zeit rund 0,8 %. Wir haben demnach:

2 gr Glykogen = 0,4 gr Fett + 0,8 gr Kohlensäure. Es ist klar, daß bei dieser Versuchsanordnung die gebildete Kohlensäure nicht durch regelrechte Verbrennung entstanden sein kann, da ja kein Sauerstoff zur Verfügung stand. Es muß sich vielmehr um einen ähnlichen Vorgang handeln, wie ihn zuerst WEINLAND (01) für *Ascaris lumbricoides* festgestellt hat. Hier werden aus rund 0,7 gr Glykogen, 0,4 gr Kohlensäure und 0,3 gr Valeriansäure bei anoxybiotischer Versuchsanordnung gebildet. Während aber bei den Ascariden eine niedere Fettsäure entsteht, die vom Körper nicht weiter verwertet werden kann, und ausgeschieden wird, verläuft der Prozeß bei den *Gastrophilus*-Larven in viel ökonomischerer Weise, indem nicht niedrige sondern höhere Fettsäuren gebildet werden, die mit Glycerin verkoppelt im Organismus als Neutralfett abgelagert werden und später bei günstigerer Sauerstoffversorgung einer regelrechten Verbrennung unterliegen können. Wie indessen ein Blick auf die obige Gleichung lehrt, halten sich rechte und linke Hälfte nicht ganz das Gleichgewicht, wie in der WEINLAND'schen Gleichung für die Kohlenhydratzersetzung bei *Ascaris*. Der Grund liegt einmal darin, daß bei den Fettbestimmungen nach KUMAGAWA nur die freien Fettsäuren, nicht aber das Glycerin bestimmt werden, was indessen nur sehr wenig (etwa 5 %) ausmacht. Stärker ins Gewicht fällt die mit der Fettbildung aus Kohlenhydrat verbundene Wasserbildung. Nach den Berechnungen von BLEIBTREU und HANRIOT entfällt bei der anoxybiotischen Fettbildung aus Dextrose auf 1 gr Kohlensäure etwa  $\frac{1}{2}$  gr Wasser, so daß also in obige Gleichung auf der rechten Seite noch ungefähr 0,4 gr Wasser einzusetzen wären, womit allerdings das Gleichgewicht immer noch nicht völlig hergestellt ist. Vermutlich werden die nicht gefundenen ca. 0,4 gr auf Rechnung von Dextrose zu setzen sein, die aus dem Glykogen bereits entstanden, aber noch nicht in Fett, Kohlensäure und Wasser umgewandelt worden war. Viel größere Schwierigkeiten bieten dem Verständnis die Versuche mit Luftrespiration. Um einen konkreten Fall zu wählen, betrug der Glykogengehalt vor dem Versuch 8,6 %, nach viertägigem Hungern bei Luftrespiration nur noch 3,5 %, also ein Verlust von 5,1 %. Der Fettgehalt hingegen vor dem Versuch 6,8 %, nach Schluß des Versuches 7,4 %, also

ein Gewinn von 0,6 %. Die Kohlensäureausscheidung betrug für 100 gr. Tiere in der gleichen Zeit ca. 2 %. Wir hätten demnach: 5,1 gr Glykogen + x gr O<sub>2</sub> = 0,6 gr Fett + 2,0 gr CO<sub>2</sub>. Eine völlige Anoxybiose kann hier natürlich nicht vorliegen, da die verbrauchte Glykogenmenge viel zu groß ist im Verhältnis zu dem Plus an Fett und der ausgeschiedenen Kohlensäuremenge. Aber auch keine völlige Oxybiose kann vorliegen, da hierfür wiederum die gebildete Kohlensäuremenge zu gering ist. Außerdem der Zuwachs an Fett dabei unverständlich bliebe. — Von den fünf im ganzen quantitativ angestellten Gas- und Stoffwechselversuchen habe ich hier nur zwei herausgegriffen, um einmal zu zeigen, daß die *Gastrophilus*-Larven ebenso wie die Ascariden bei völligem Sauerstoffmangel zu leben vermögen, dann aber, um die Gesetzmäßigkeit zu illustrieren, die bezüglich der Zunahme an Fett trotz Hungers bei allen Versuchen übereinstimmend beobachtet wurde. Dieses zunächst sehr paradox erscheinende Resultat findet seine Erklärung, wenn wir die oben erwähnten Untersuchungen von WEINLAND heranziehen. Wie bereits betont, unterscheidet sich die Kohlehydratzerersetzung bei den *Gastrophilus*-Larven von der der Ascariden nur durch die größere Ökonomie, indem anstatt einer nicht weiter verwertbaren zur Ausscheidung gelangenden niederen Fettsäure solche Fettsäuren gebildet werden, die der Organismus noch verwerten kann und die er daher aufspeichert. Es ist ja auch verständlich, daß ein Organismus, der nicht dauernd im Überfluß von Nahrung wie die Ascariden lebt, danach trachten muß, seinen Chemismus möglichst sparsam zu gestalten. — Werfen wir nun noch einen Blick auf die oben näher betrachteten Glykogen- und Fettkurven während der Larvenperiode, so werden wir ohne weiteres erkennen, daß die ursprünglich ungeheuren Vorräte an Glykogen, die im Laufe der Entwicklung langsam schwinden, zur Bildung von im Fettkörper abgelagerten Neutralfett verwandt werden, das die Imagines später ohne Schwierigkeit glatt verbrennen können. — Man mag vielleicht einwerfen, daß die Bildung von Fett aus Kohlehydraten ja eine jedem Züchter geläufige Tatsache ist. Ich erinnere nur an die Kohlehydratmast der Gänse und Schweine. Der fundamentale Unterschied gegenüber jenen Prozessen besteht aber darin, daß das höhere Tier es niemals vermag, aus den bei der anoxiobiotischen Fettbildung frei werdenden, relativ jedenfalls sehr geringen Energiemengen seinen Gesamtenergiebedarf zu bestreiten, wie die Ascariden und *Gastrophilus*-Larven, da eben jene Prozesse nur sehr im Hintergrund gegenüber anderen die Lebensenergie liefernden stehen.

Wenn wir bei einem Organismus so riesige Mengen an Glykogen finden, wie das bei den *Gastrophilus*-Larven der Fall ist, so werden wir uns die Fragen vorlegen müssen:

1. in welcher Weise wird das Kohlehydrat verbraucht? und
2. woraus entsteht es?

Auf die erste Frage haben wir im vorhergehenden eine befriedigende Antwort bekommen. Wenden wir uns nunmehr zur zweiten. Bei *Ascaris* konnte WEINLAND (02) auf quantitativem Wege und ich selbst (11) auf qualitativem Wege zeigen, daß nach Dextroseinjektionen ein Ansatz von Glykogen stattfindet, wir mithin das Recht haben, als Glykogenbildner bei *Ascaris* die im Darmtraktus ja reichlich vorhandenen Monosacharide anzusprechen. Wie liegen nun die Verhältnisse bei den *Gastrophilus*-Larven? Im Pferdemagen selbst kann eine nur einigermaßen ins Gewicht fallende Spaltung der Polysacharide der Nahrung in einfachen Zucker nicht stattfinden. Überdies sitzen die Larven mit ihrem Mundhakenapparat in der Magenwandung fest und ich habe keinerlei Anhaltspunkte dafür finden können, daß sie während ihrer Larvenzeit ihren einmal gewählten Ort verlassen, etwa, um aus dem umgebenden Medium Nahrung aufzunehmen. Eine diffuse Aufnahme von etwa vorhandenen Monosachariden nach Art der Bandwürmer kommt ja selbstverständlich überhaupt nicht in Betracht. Falls wir daher annehmen wollen, daß das Glykogen der *Gastrophilus*-Larven aus Zucker entsteht, bleibt nur die Möglichkeit anzunehmen, daß die dazu nötigen Zuckermengen dem etwa von den Larven aufgenommenen Pferdeblut entstammen. Nun enthielt eine Larve am 1. Februar 1912 0,04 gr Glykogen. Diese Menge muß gebildet sein in höchstens fünf Monaten. Der Zuckergehalt des Blutes beträgt im Mittel 1‰. Demnach würde eine Menge von 0,04 gr Zucker, die wir der Einfachheit halber der gleichen Menge Glykogen äquivalent setzen, in 40 ccm Blut enthalten sein, d. h. also, daß ein Tier in fünf Monaten mindestens 40 ccm Blut, in einem Monat also mindestens 8 ccm Blut gesaugt und den im Blut enthaltenen Zucker ohne Abzug aufgestapelt haben muß. Eine Infektionskolonie von 250 Tieren — ein gar nicht seltenes Vorkommnis — würde also in einem Monat mindestens zwei Liter Blut saugen müssen. In Wirklichkeit gestalten sich diese Zahlen natürlich noch beträchtlich anders, denn erstens ist gar nicht anzunehmen, daß, wenn überhaupt Blut gesaugt wird, aller im Blut enthaltener Zucker unverändert die Darmwand der Tiere passiert, und ferner muß in Betracht gezogen werden, daß die eben in den Magen eingedrungenen Tiere

anfänglich erheblich weniger Blut saugen können als später, so daß in den Monaten Januar und Februar eine Infektionskolonie von 250 Tieren im Monat einem Pferde wohl etwa fünf Liter Blut abzapfen müßten. Man muß wohl annehmen, daß derartige Blutverluste bei den infizierten Pferden erhebliche chlorotische Erscheinungen bewirken müßten. Ich habe indessen etwas Positives über diesen Punkt weder selbst beobachten, noch von anderer Seite in Erfahrung bringen können. Überdies habe ich bei den Hunderten von Individuen, die ich im Lauf der Untersuchung zu präparieren hatte, nur bei ganz wenigen Exemplaren Blut im Darm gefunden und Schnitte durch die Stellen der Magenwand von Pferden, die von *Gastrophilus*-Larven befallen waren, zeigten ausnahmslos, daß die Larven mit ihrem Mundapparat überhaupt nicht in die Blutkapillaren, geschweige denn größere Gefäße eindringen. Nach alledem scheint es mir äußerst unwahrscheinlich, daß der Blutzucker oder überhaupt Dextrose die Muttersubstanz des *Gastrophilus*-Glykogens ist. Eine Entstehung des Glykogens aus Fett muß aber nach allen unseren Erfahrungen als sehr unwahrscheinlich betrachtet werden. So bleibt als Glykogenbildner für die *Gastrophilus*-Larven nur noch das den Tieren ja reichlich zur Verfügung stehende Eiweiß übrig. — Nun werden Sie aber fragen, wie es möglich ist, daß aus dem relativ sauerstoffarmen Eiweiß das sauerstoffreiche Glykogen hervorgehen kann. Hier werfen wir nun einen Blick zurück auf das, was wir über das Hämoglobin der Tracheenzellen erfahren haben, und erinnern uns, daß dem Hämoglobin ja ganz allgemein die Fähigkeit zukommt, Sauerstoff lose zu binden und leicht wieder abzugeben. Ich halte es nun für sehr wahrscheinlich, daß dem Hämoglobin der Gastrophiliden neben einer rein respiratorischen Funktion die Aufgabe zufällt, aus dem sauerstoffarmen Eiweiß Kohlehydrat zu bilden. Für diese Auffassung kann man einmal geltend machen, daß in den Tracheenzellen außer dem Hämoglobin selbst ja reichlich Glykogen enthalten ist. Ferner aber noch einen andern Umstand, auf den wir oben nur kurz hingewiesen haben. Entsteht nämlich aus dem Eiweiß wirklich Kohlehydrat, so taucht die Frage auf, was mit dem nunmehr überflüssigen Stickstoff geschieht. Zweifellos kann er im intermediären Stoffwechsel weiter Verwendung finden. In anderen Fällen jedoch kann er vollständig reduziert als Ammoniak in gasförmiger Form den Körper verlassen. Einen solchen Fall hat WEINLAND (07) bei den Larven von *Calliphora* beobachtet, wo allerdings aus dem Eiweiß nicht Kohlehydrat, sondern Fett entsteht. Nun erinnern wir uns, daß auf eiweißhaltigen Nährböden die *Gastro-*

*philus*-Larven fast ausnahmslos relativ beträchtliche Mengen von Ammoniak produzierten. Ich halte es daher nicht für ausgeschlossen, daß diese Ammoniakbildung mit der Umwandlung von Eiweiß in Kohlehydrat in Zusammenhang steht. Es scheint überhaupt, als wenn das Hämoglobin besonders bei Wirbellosen seine respiratorische Funktion im Sinne der Wirbeltiere aufgeben und mehr nach Art eines sauerstoffübertragenen Ferments wirken könne. So wenigstens würde es sich erklären, daß in mancherlei Organen von Wirbellosen Hämoglobin in geringen Mengen nachweisbar ist, ohne daß ein Zusammenhang mit respiratorischer Funktion, wie bei Wirbeltieren, zu beobachten wäre. So ist in der Muskulatur von *Calliphora* u. a. Hämoglobin nachgewiesen worden und neuerdings werden abermals Angaben über das Vorhandensein von Hämoglobin in der Leibeshöhle der Ascariden gemacht. Die weite Verbreitung des Hämoglobins auch bei Wirbellosen scheint der oben skizzierten Auffassung günstig zu sein. Aber nicht nur dem Hämoglobin kommt dieses Sauerstoffbindungsvermögen zu. Für mancherlei tierische und pflanzliche Pigmente der Carotin- bzw. Lipochrom-Reihe wird es immer wahrscheinlicher, daß auch sie Sauerstoffbindungs-Vermögen besitzen. Es wäre zweifellos von größtem Interesse, die Physiologie der tierischen Pigmente von diesem Gesichtspunkte aus einer vergleichenden Untersuchung zu unterziehen und damit der vergleichenden Physiologie der Wirbellosen ein neues sicherlich fruchtbares Arbeitsgebiet zu eröffnen.

---

Herr Dr. BECHER (Gießen):

### Über statische Strukturen und kristalloptische Eigentümlichkeiten des Echinodermenskeletts.

Im Gießener Zoologischen Institut sind von mir oder auf meine Anregung hin mehrere Untersuchungen über das Skelett des Echinodermen angestellt worden. Die Ziele dieser Untersuchungen sind sehr verschieden, doch mag die Gemeinsamkeit des Objektes es gerechtfertigt erscheinen lassen, wenn ich hier im Zusammenhang über diejenigen Resultate berichte, die von allgemeinerem Interesse sind.

#### 1. Über die strukturelle Differenzierung des Skelettbalkenwerkes.

Es ist allgemein bekannt, daß die Skelettstücke der Echinodermen nicht kompakt sind, sondern ein maschiges Gerüstwerk mikroskopisch feiner Balken darstellen. Man kann diese Struktur mit dem Horn-

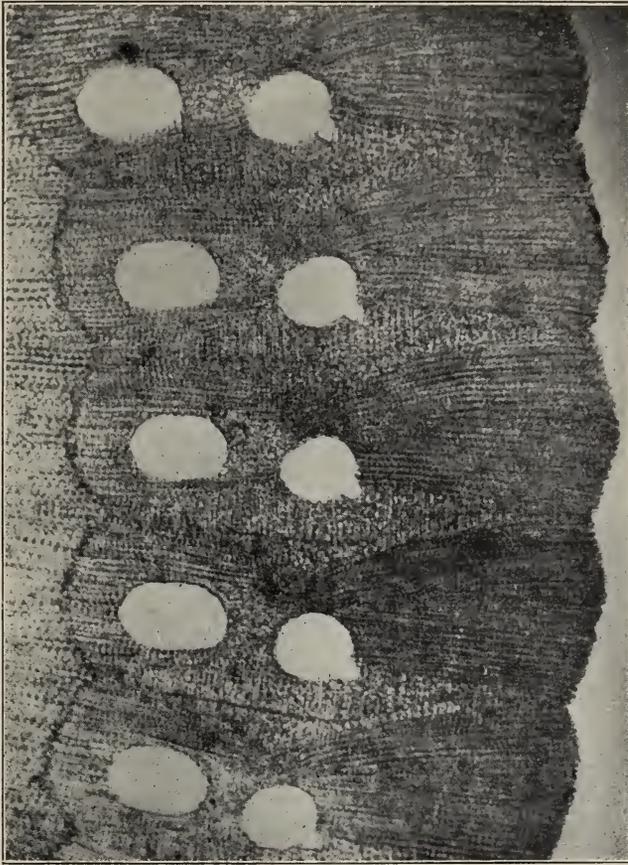
skelettwerk eines Schwammes vergleichen und sie als Spongiosa charakterisieren. Schon dieses Wort weckt aber die Erinnerung an die gröbere Knochenbalkenstruktur der großen Röhrenknochen der Säugetiere und an die wunderbare Anpassung, die diese Struktur in der Ausbildung und Richtung ihrer Balkenzüge an die mechanische Beanspruchung aufweist, der diese Skelettstücke ausgesetzt sind. So lag der Gedanke nahe, nach ähnlichen Verhältnissen im Echinodermenskelett zu suchen.

Wir haben unsere Nachforschungen, die die Herstellung von Hunderten von Dünnschliffen notwendig machten, auf alle Echinodermengruppen ausgedehnt, am genauesten wurde die Untersuchung bisher von Herrn ERWIN BECHER für die Skeletteile der Echinoiden durchgeführt. Meine Vermutung bestätigte sich in weitestgehendem Maße: ein Skelettstück ist nur dann aus einem indifferenten nach allen Richtungen gleichmäßig ausgebildeten Gerüstwerk aufgebaut, wenn es keine nennenswerten mechanischen Beziehungen zu seiner Nachbarschaft aufweist, wie das von vielen Skelettplättchen von Holothuriern und von den jungen Skelettanlagen bei frühen Jugendformen gilt; sobald jedoch ein Skelettelement feste Verbindungen eingeht, durch Zug oder Druck beansprucht wird, Gelenke ausbildet usw., finden wir immer auch die Struktur des Maschenwerkes in augenfälliger Weise verändert.

Man darf jedoch daraufhin in ätiologischer Beziehung die Verhältnisse bei Echinodermen und bei Wirbeltieren durchaus nicht ohne weiteres als analog betrachten, schon äußerliche Verschiedenheiten sprechen dagegen. Bei unseren Objekten handelt es sich um eine ausgesprochene Mikrostruktur, bei den Wirbeltieren um viel gröbere mit bloßem Auge deutlich sichtbare Verhältnisse. Bei den Wirbeltieren scheint das auf einem Skeletteil lastende große Gewicht des Körpers das wesentlichste mechanische Moment darzustellen, während bei den unter Wasser lebenden Echinodermen das Gewicht der an sich kleineren Tiere durch den Auftrieb so weit herabgesetzt wird, daß eine Anpassung an diese Tragleistung in den meisten Fällen überflüssig sein mußte.

Die Muskelwirkung mit den durch sie direkt oder indirekt bedingten Zug- und Druckwirkungen ist allerdings bei den beiden Tiergruppen gleicherweise zu berücksichtigen und dazu kommen bei den Echinodermen noch vielfach Drucke, die an den festen Nahtverbindungen von Skelettplatten vorhanden sein müssen, sowie die beim Wachstum eines komplizierten Skelettkomplexes (wie etwa einer Seeigelschale) unvermeidlichen Drucke und Spannungen. Diese

Verhältnisse beeinflussen die Struktur in augenfälliger Weise. Bei den Stiel- und Armgliedern der Crinoiden sehen wir die Skelettbalken vorzugsweise in Richtung der Stiel- bzw. Armlängsachse verlaufen, also in der Richtung, in der auch die die Glieder verbindenden

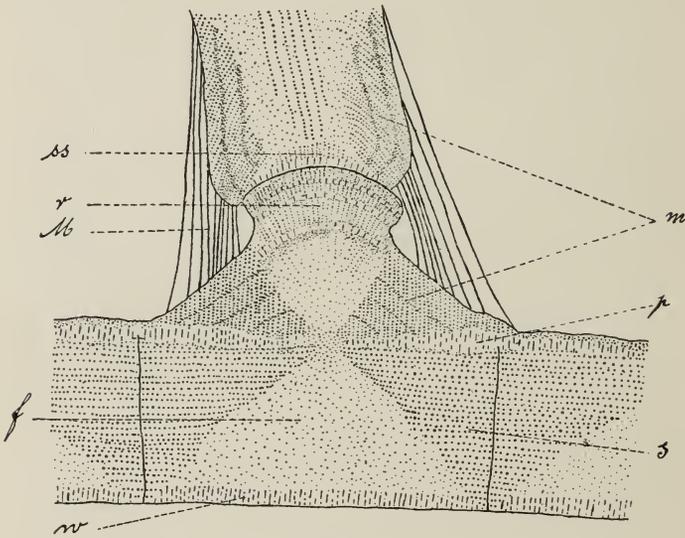


Figur 1.

Eine Ambulacralplattenreihe von *Heterocentrotus mamillatus* mit Ambulacralporen. Die Struktur des Kalkgewebes läßt Hauptbalkenrichtungen erkennen. Die zum Teil gekrümmten Balken sind immer in Richtung derjenigen der Nachbarplatten eingestellt, stehen aber nicht überall senkrecht auf der Suture.

Muskeln oder sonstigen Fasern ziehen. An allen Skelettstücken, die durch Muskeln verbunden sind, lassen sich derartige „Muskelstrukturen“ nachweisen. Auch an den Suturen fest verbundener Platten tritt immer eine charakteristische Hauptbalkenrichtung, oft ungefähr senkrecht zu der Naht auf. So findet man in den Skelettplatten der Echiniden außerordentlich schöne „Suturestrukturen“, von

denen man ein gutes Bild erhält, wenn man sich senkrecht zu jeder Suturgrenze einer polygonalen Platte eine senkrechte Schraffierung zeichnet und die einzelnen Striche so weit durchzieht, bis sie mit denen der Nachbarseite zusammentreffen. Die Striche repräsentieren dann die am meisten hervortretende Balkenrichtung. Übrigens wird die am meisten hervortretende Richtung der Balken nicht eigentlich durch die Grenzfläche bestimmt; denn nicht selten findet man, daß die Hauptbalkenrichtung nicht genau senkrecht zur Sutur verläuft, sondern schief dazu (vgl. Fig. 1). In diesen Fällen stehen aber die



Figur 2.

Schema der Hauptbalkenrichtungen einer mit Stachelhöcker und Stachel versehenen Platte von *Echinus esculentus*. *M* = Muskelmanschette des Stachelgelenkes, *m* = Muskelstruktur. *r* = Radiärstreifung im Gelenkkopf. *ss* = zur Gelenkfläche senkrechte Streifung im Stachel. *s* = Suturstruktur zu den Plattengrenzen. *f* = indifferente Füllmasse. *p* = glasartige, gefärbte Schicht. *w* = Wabenstruktur.

Balken der angrenzenden Platte immer so, als ob sie die Verlängerung der Balken der Nachbarplatten darstellten, so daß man den Eindruck bekommt, daß die Hauptbalken gegeneinander stemmen und immer die Druckrichtung einhalten, auch dann, wenn sie einmal nicht wie gewöhnlich senkrecht zur Plattengrenze steht.

Die Schalenplatten der Echinoiden weisen überhaupt sehr mannigfaltige Struktursysteme auf (Fig. 2). In der Mitte, d. h. in der am frühesten angelegten Zone der Platte finden wir eine kleine Partie ganz gleichmäßig entwickelten Balkenwerkes, das der Periode vor der mechanischen Inanspruchnahme entspricht. Dann folgen peripherwärts

die bereits erwähnten großen Felder der Suturen (s). Diese Suturen werden beim fortschreitenden Wachstum, also nach außen zu, immer dicker, und zwar findet der Dickenzuwachs wesentlich nach dem Schaleninneren hin statt. Dadurch würde die ganze Platte, vom Schaleninneren betrachtet, eine Hohlkuppelform bekommen, während sich außen nur die viel geringere Konvexität der Schale bemerkbar macht. Die Höhlung der Kuppel wird aber nachträglich auch mit Skelettgewebe ausgefüllt, um die Dicke der zentralen Plattenpartien, die sonst immer jugendlichen Verhältnissen entsprechen würde, zu vergrößern. Bemerkenswerterweise ist dieses Füllgewebe (f) ziemlich indifferent, d. h. ohne deutliche Bevorzugung von Balkenrichtungen ausgebildet. Man erhält daher den Eindruck, daß nur dasjenige Skelettgewebe, das direkt an der Suture entsteht, seine Balken in die Druckrichtung einstellt.

Über der jüngsten Plattenstelle wird der primäre Stachelhöcker gebildet, der aus der zentralen Warze und dem peripheren Hof besteht. Der Warzenhof dient dem Ansatz der den Stachel rings umfassenden peripheren Bewegungsmuskeln und der mehr zentralen, eine Art Gelenkkapsel bildenden mehr bindegewebsartigen Fasern (Sperrmuskeln). Dem Zug dieser Fasern entsprechend zeigt das Kalkgewebe eine deutliche nach oben dem Stachel zuweisende Hauptbalkenrichtung (m). Die Zuwachsstreifen der gesamten Hofmasse sind auch hier sehr deutlich sichtbar; sie laufen meist schief gegen die Balkenrichtung und bestätigen wieder, daß die Balkenrichtung von der Gestalt der weiterwachsenden Oberfläche unabhängig ist.

Die Bindegewebsfasern, die sich an der Grenze zweier Platten von der organischen Weichsubstanz (einem großen Syncytium) der einen zu der anderen hinüberziehen, verankern sich im Skelett dadurch, daß sie unweit der Grenzfläche quer zur Hauptbalkenrichtung verlaufende Bälkchen wie mit einer Schlinge umfassen. Diese Bindegewebsfäden stellen also in der Grenzschicht der Platten, in der das Weiterwachstum stattfindet, ein System parallel gespannter Fasern dar, so daß man sich vorstellen kann, das Dominieren der Hauptbalkenrichtung käme dadurch zustande, daß die Mehrzahl der Balken die Bindegewebsfäden sozusagen als Leitlinien benutzten und durch Appositionswachstum in dieser Richtung fortschritten. Diese Erklärung würde nicht nur für die Suturen gelten, sondern für alle die Stellen, an denen bindegewebige Fasern von einem Skeletteil zum anderen hinüberziehen (wie z. B. in der oben erwähnten, von der bindegewebsartigen Sperrmuskulatur ge-

bildeten Gelenkkapsel des Stachels); denn diese Bindegewebsfasern pflegen immer tief im Kalkgewebe selbst verankert zu sein.

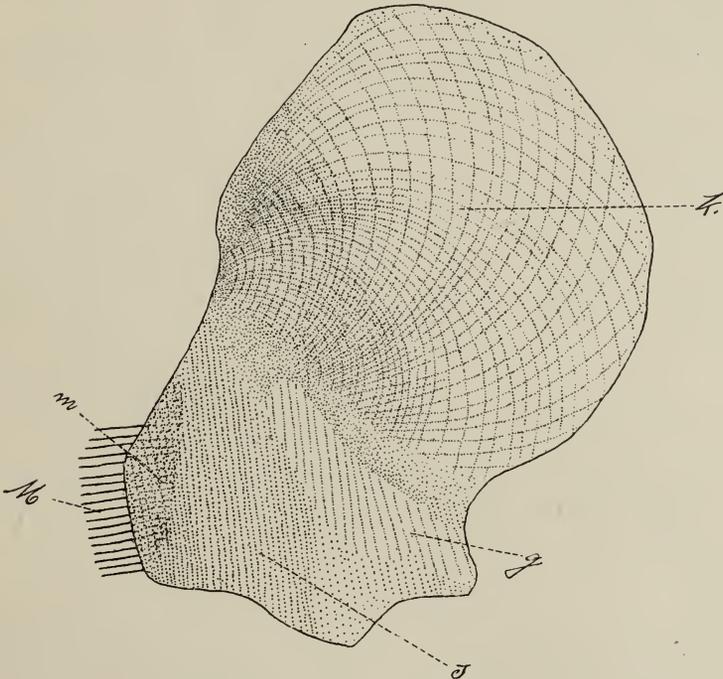
Diese Erklärung für die Entstehung der Hauptbalkenrichtungen würde allerdings schon für die Muskelstrukturen ihre Überzeugungskraft verlieren; denn die Muskelfasern scheinen stets mehr auf der Oberfläche anzuhaften und nicht wie die Bindegewebszüge tiefer im Skelettmaschenwerk selbst verankert zu sein. Und doch zeigt sich unter den Ansatzstellen der Muskeln dieselbe ausgesprochene Einstellung der meisten Balken in die Zugrichtung wie bei bindegewebiger Verbindung.

In bezug auf das angeregte Problem ist das Studium des Gelenkhöckers selbst von besonderem Interesse; denn dieser bietet oben eine glatte Gelenkfläche dar, auf der der Stachel gleitet; eine Faserverbindung von Höcker und Stachel ist an dieser Stelle (abgesehen von den Verhältnissen bei Cidariden und Diadematiden) nicht vorhanden. Trotzdem sehen wir, daß die Hauptbalkenrichtung eine meist ausgesprochen radiäre ist, also offenbar auf die Richtung des Gelenkdruckes Rücksicht nimmt.

An so stark in Anspruch genommenen Stellen wie an den Gelenkhöckern erfahren auch die Balken des Gerüstwerkes selbst eine erhebliche Verstärkung. Diese Verdickung der Balken auf Kosten der Zwischenräume kann so weit gehen, daß letztere nur noch als dünne Kanäle erhalten bleiben, die dann durch ihre (im Höcker z. B. radiäre) Richtung noch die Anordnung der ursprünglichen Balken verraten können. In den Kiefern mancher Seeigel kommen besonders verstärkte Partien vor, in denen die Hohlräume fast vollständig geschwunden sind, die betreffende Partie wird dann ganz glasig durchsichtig. Der Echinidenkörper liefert derartige Massivarbeiten übrigens gelegentlich auch zu anderen Zwecken: die Kölbchen der Sphäridien weisen auch nicht den gewöhnlichen maschigen Bau auf, sondern bestehen (wahrscheinlich zwecks Erhöhung des spezifischen Gewichtes) aus einer fast ganz kompakten, glasklaren Kalkspatmasse, aus der nur wenige trompetenförmige Kanäle, vielleicht als Rückzugstraßen des kalkabsetzenden Syncytiums, nach außen münden. Auch die von DÖDERLEIN beschriebenen „Krystallkörper“ der Dorsalplatten einiger Seesterne gehören hierher.

Die bisher besprochenen Beispiele von Strukturen, die sich leicht verzehnfachen ließen, zeigen uns überall eine Einstellung der Balken in die Richtung des Druckes bzw. Zuges, an allen Stellen, an denen das Skelettstück überhaupt Drucken ausgesetzt ist. Aber diese Einstellung der Balken ist jedenfalls eine lediglich lokale Er-

scheinung, sie geschieht unter Einfluß der unmittelbar wirksamen örtlichen Verhältnisse, nicht aber in Rücksicht auf die Gesamtanspruchnahme des Skeletteils. Es ist ja denkbar, daß die lokalen Druck- und Zugverhältnisse eine bestimmte Struktur bewirken oder erheischen, daß aber ein Skeletteil schon auf Grund seines — vielleicht durch andere Momente wesentlich bedingten — Baues so fest ist, daß die Zusammenwirkung der verschiedenen an ihm angreifenden Kräfte keine besondere Rücksichtnahme notwendig macht.



Figur 3.

Tangentialschliff durch den radialen Arcusschenkel von *Echinus esculentus*, Schema. *s* = Kiefersuturstruktur. *g* = glasartige Partie derselben. *m* = Muskelzugstruktur zu dem großen interradiären Muskel = *M*. *k* = Kurven des oberen Teiles, an dessen dichtester Partie der Zwischenkiefer anliegt.

Dies scheint in der Tat bei den Echinodermenskelettstücken vielfach der Fall zu sein; denn wir finden oft, z. B. an vielen Stellen der mit den verschiedensten Muskel- und Suturen versehenen Kiefer, die verschiedenen Strukturen wie es scheint unabhängig nebeneinanderliegen.

Das ändert sich jedoch, sobald wir Stellen oder Skelettstücke untersuchen, die im Verhältnis zu ihrer Inanspruchnahme klein sind, und nicht schon durch die einfache Größe allen Beeinflussungen

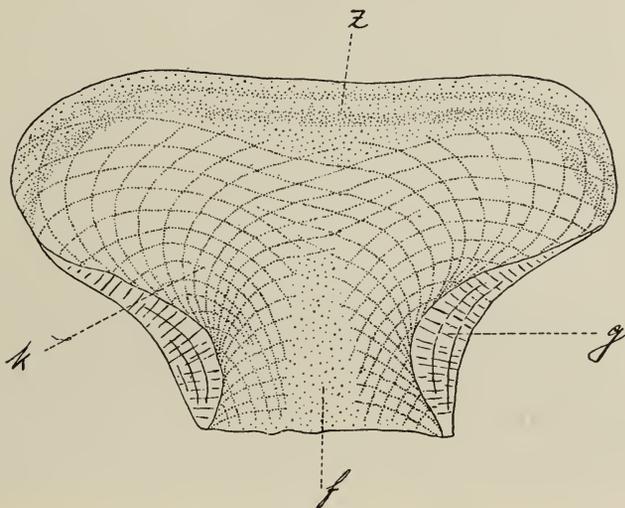
gewachsen sind. Dann scheint das ganze Gerüstwerk der betreffenden Partie und nicht nur die direkt gefaßte Linie beeinflußt zu werden. Wenn wir gewisse Teile des Kiefers, oder die Arcus (Fig. 3) und besonders die Zwischenkiefer (Fig. 4) des Echinidenkauapparates untersuchen, so treten uns in der Tat ganz andere Bilder entgegen. Die Hauptbalkenrichtung bleibt nicht konstant, sondern es ist ein System einander durchsetzender Trajektorien in dem Gerüst ausgebildet worden, wir finden einander überschneidende Kurvenzüge, die an Schönheit und Deutlichkeit den entsprechenden Balkenzügen der Säugetierknochen nicht nachstehen (Fig. 5).

Bedenken wir, daß diese Kurven unter anderem besonders deutlich zwischen den beiden Gelenkflächen des Zwischenkiefers (Fig. 4g) auftreten, also an einem Ort, wo besonders starke Druckwirkungen vorliegen, und wo andererseits doch keine Fasern durchtreten, so wird man nicht umhin können, diese Gebilde mit der Druckinanspruchnahme in Verbindung zu bringen. Auch erscheint es mir nicht richtig, diese Kurven als Wachstumserscheinungen zu deuten, die dadurch zustande kämen, daß etwa in dem skelettbildenden Syncytium verlaufende Fasersysteme von der fortschreitenden Oberfläche aus in Kurvenform gespannt würden. Eine reine Wachstumserscheinung müßte auch an mechanisch nicht beanspruchten Teilen in Erscheinung treten, und andererseits kann der Druck beim Weiterwachsen eines Skeletteiles, der doch schon da ist und diesen Druck aufnimmt, die vor dem Druck sozusagen geschützten Fasern kaum noch beeinflussen.

Indessen macht es noch größere Schwierigkeiten, sich vorzustellen, wie die Skelettbalken rein passiv (ateleologisch) durch den Druck oder Zug an einer Stelle in eine bestimmte Richtung gezwungen werden sollten; denn das Skelettgerüst besteht aus Kalkspat, der sich nicht einfach biegen läßt. Auch wirken doch gerade bei den Skeletteilen, die jene Kurven aufweisen, die Drucke nicht unmittelbar an den Stellen des Wachstums. Die letzten wachsenden Enden des Skelettgerüstwerkes sind vielfach fast frei, nur von dem skelettogenen Plasma umgeben, das aber durch bestimmt gerichtete Apposition die Balken in jene Kurven führt.

Am wahrscheinlichsten ist, daß das Auftreten der Kurvenzüge nicht der Ausdruck einer direkten Bewirkung ist, sondern daß die Beziehung dieser Struktur zu der mechanischen Beanspruchung komplizierterer Art ist; daß es sich wie bei der Spongiosa der Röhrenknochen um eine Anpassung handelt. Auch diese Ansicht ist allerdings nicht streng bewiesen, manches scheint sogar dagegen

zu sprechen. Nach einem Bruch eines Oberschenkelknochens und anormaler Verheilung erfährt auch die schon vorher vorhandene Struktur einen den neuen Verhältnissen angemessenen Umbau. Etwas Ähnliches muß offenbar auch normalerweise beim Wachstum stattfinden. Es wäre mathematisch sehr verwunderlich, wenn die für einen kleinen Skeletteil konstruierte günstigste Struktur ohne Umbau als Teil in die entsprechend größer ausgebildete Struktur des weiter gewachsenen Skeletteiles übernommen werden könnte. Man wird also, wenn die Zweckmäßigkeit des Balkenwerkes in jeder Größe optimal sein soll, im allgemeinen einen Umbau, wie er bei Wirbeltieren festgestellt ist, erwarten dürfen. Es ist uns



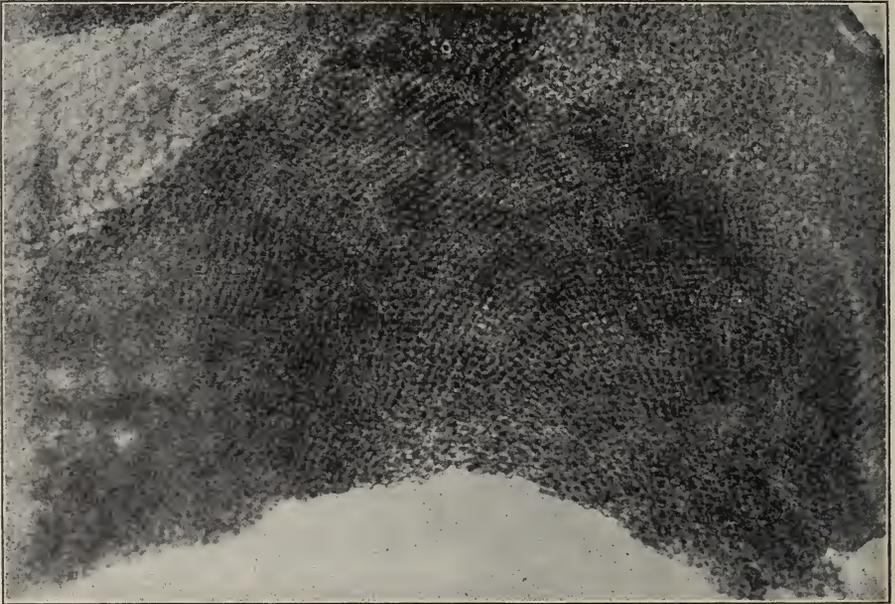
Figur 4.

Tangentialer Schliff durch den Zwischenkiefer von *Echinus esculentus*, Schema. Unten seitlich sind die mikrokristallinen Gelenkflächen mit dem Arcus getroffen. Man sieht die jüngsten Zuwachsstreifen *z*; die indifferente Füllstruktur *f* und die Kurvenzüge der übrigen Masse.

bisher jedoch nicht gelungen, einen solchen Umbau mit Sicherheit nachzuweisen. Bei denjenigen Skeletteilen, bei denen wie bei den Echinidenplatten die mechanischen Wirkungen, wie wir sagten, lokaler Art bleiben, ist ein Umbau ja auch gar nicht zu erwarten, und in der Tat läßt sich aus den Strukturen und Wachstumslinien einer Schalenplatte, eines Kiefers und mancher anderer Stücke, die Geschichte seines Werdens in der schönsten Weise ablesen. Wir werden in der ausführlichen Arbeit diesen interessanten Punkt genauer verfolgen.

Wenn ein erheblicher Umbau stattfände, so müßten dabei die ursprünglichen Wachstumslinien ganz oder doch teilweise verwischt

werden; man findet jedoch die jüngsten Wachstumslinien gewöhnlich erhalten; allerdings ist mir aufgefallen, daß gerade in den Skelettstücken mit Kurventrajektorien die Wachstumslinien in den ältesten Teilen fehlen (vgl. Fig. 4) und daß sie nach der Ordnung ihres Alters verwaschener werden und nicht wie in der Suture oder Muskelstruktur einer Platte ihre Schärfe deutlich beibehalten. Das könnte allerdings auch darin seinen Grund haben, daß die Wachstumsgeschwindigkeit in der Jugend mehr gleichmäßig war und erst



Figur 5.

Horizontalschliff durch einen Kiefer von *Echinus esculentus*. Man sieht die Balkenkurven der Füllmasse im Winkel zwischen meridionalem und tangentialem Kieferschenkel.

später schärfere Perioden einhielt. Immerhin ist es bemerkenswert, daß man in manchen Skeletteilen die kleine Jugendform derselben deutlich wiederfinden kann, während man sie bei anderen vermißt.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß dem skelettbildenden Syncytium der Echinodermen die calceolytischen Fähigkeiten, die beim Schwund des Larvenskeletts so auffallend hervortreten, auch später noch zu Gebote stehen; die nachträgliche Vergrößerung von Poren und manches andere zeugt dafür. Das Plasma kann also manche Balken ebensogut abbauen, wie es sie vielfach später verstärkt, und es wäre auch sehr wohl verständlich, daß Balken durch Ansatz an der einen und Auflösung an der anderen Seite ganz allmählich verschoben würden.

Eine exakte Entscheidung darüber, ob in den beobachteten Gerüsttrajektorien eine ateleologische passive Druckwirkung oder eine zweckmäßige Anpassung vorliegt, wird sich nur durch das oder auf dem Wege der genauen statischen Durcharbeitung eines einfachen, für mathematische Fassung geeigneten Falles geben lassen. Leider liegen bei unseren Objekten die Verhältnisse der mechanischen Beanspruchung nicht so durchsichtig wie bei dem kranartigen Femurende des Menschen.

## 2. Über kristalloptische Eigentümlichkeiten des Echinodermenskeletts und über Spuren mechanischer Beanspruchung im optischen Verhalten.

Es ist seit langem bekannt, daß die Spicula der Kalkschwämme sich optisch so verhalten, als ob sie, wie V. v. EBNER es ausdrückte, aus einem einheitlichen Kalkspatkristall ausgeschnitten wären. Dieselbe Beobachtung wurde für die Spicula und auch die größeren Skeletteile der Echinodermen zutreffend gefunden, so war es z. B. den Paläontologen aufgefallen, daß die durch nachträglich weitergehenden Kalkspatansatz kompakt gewordenen fossilen Echinodermenskelettstücke sich wie einheitlich entstandene Kristalle verhalten, was sich nur verstehen läßt, wenn schon in dem noch nicht versteinerten Maschenwerk die einzelnen kleinsten Kristallelemente alle gleich orientiert waren. In der Tat ergibt eine genaue Untersuchung, wie wir sie auf breiter Basis durchgeführt haben, als im allgemeinen durchaus zutreffende Regel, daß in einem entwicklungs-geschichtlich einheitlich angelegten Skeletteil auch die optische Achse überall streng gleichgerichtet ist. Obwohl die Balken des Skelettgerüstwerkes nach den verschiedensten Seiten verlaufen können, ist die optische Achse doch in all den verschieden gerichteten Balken durchaus parallel eingestellt, so daß, wenn zwei Gerüstbälkchen von verschiedenen Seiten aus aufeinander zuwachsen, der Vereinheitlichung an der Verwachsungsstelle nichts im Wege steht; denn die kristallinen Tendenzen sind bei der Berührung der Bälkchen gleichgerichtet; sie alle tragen trotz der Verschiedenheit ihrer körperlichen Achsen und ihres Wachstumskurses doch in der Richtung der optischen Achse eine Art Kompaß in sich, der immer in derselben Richtung weist. Der maschige Bau und die Einheitlichkeit der Achsenlage in demselben sind die beiden Momente, auf die sich die neue Methode zur Herstellung von polari-

siertem Licht gründet, zu der man, wie ich vor kurzem dargetan habe<sup>1)</sup>, die Skelettstücke unserer Tiere benutzen kann.

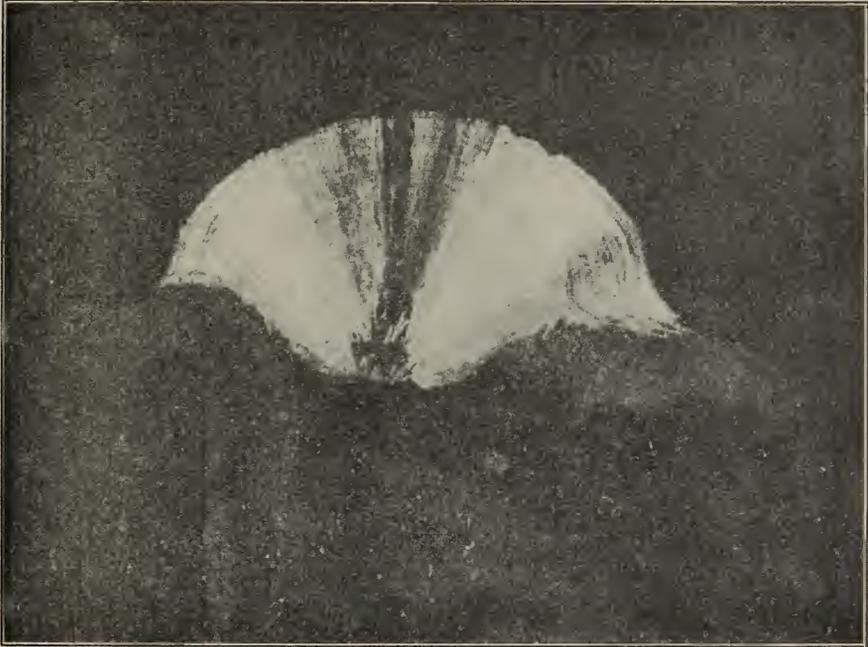
Ein doppeltbrechendes Partikelchen, das man auf dem Tisch des Polarisationsmikroskopes zwischen gekreuzten Nicols (bei verdunkeltem Gesichtsfeld) einmal herumdreht, wird dabei viermal abwechselnd hell und dunkel, es leuchtet auf oder „löscht aus“, wie man sich ausdrückt. Wenn die optische Achse in einem Skelettstück überall gleichgerichtet ist, so muß ein Schliff durch dasselbe auch in einheitlicher Weise hell und dunkel werden, während uns eine Verschiedenheit der Auslöschung sofort auf Verschiedenheit der Lage der optischen Achse, also auf Abweichungen von der kristallinen Einheitlichkeit hinweisen wird.

Unsere genauere Prüfung fast aller typischen Echinodermenskelettstücke hat nun ergeben, daß die Einheitlichkeit der Achsenlage in entwicklungsgeschichtlich einheitlich angelegten Stücken als Regel von weitestgehender Gültigkeit betrachtet werden muß. Ich habe jedoch schon bald einige Ausnahmen von der Regel gefunden, diese Ausnahmen haben sich später noch vermehrt; sie sind aber alle derart, daß sie die Regel sozusagen bestätigen. Sie beruhen auf einer sekundären Störung. Es ist nun von besonderem Interesse, daß die störenden Kräfte auch hier durch die mechanische Beanspruchung der Skeletteile geliefert werden.

Unregelmäßigkeiten der Auslöschung, kleine Partien, die sich in dieser Beziehung anders verhalten als die Hauptmasse des Skeletteils, dem sie angehören, finden sich nämlich überall dort, wo die Teile starken unnachgiebig und unelastisch wirkenden Drucken ausgesetzt sind. Wir treffen sie daher vorzugsweise an Gelenkflächen, z. B. außerordentlich auffallend in den Stachelhöckern der Echinidenplatten (Fig. 6), in den Gelenken zwischen den Armwirbeln der Ophiuriden oder den Brachialia der Crinoiden. Überall treten hier meist mehr oder weniger unregelmäßig begrenzte und gelagerte Partien durch ihr selbständiges Aufleuchten oder Auslöschen hervor; es handelt sich fast nie um eine einzige abweichende Zone, sondern fast immer um mehrere kleine Felder, die bei derselben Art und bei homologen Gelenken derselben Art zwar an denselben Stellen auftreten, im einzelnen aber nach den jeweiligen Verhältnissen verschieden sind. Nur in größeren Stachelhöckern

<sup>1)</sup> Über eine auf die Struktur des Echinodermenskelettes gegründete neue Methode zur Herstellung von polarisiertem Lichte, in: Zool. Anz. Bd. 44, 1914, S. 122 bis 136.

kann es vorkommen, daß die einzelnen Partien annähernd radiär in dem halbkugelförmigen Höcker angeordnet sind, ungefähr sektorartige Gestalt aufweisen und dem Ganzen ein etwas sphärokristallinisches Aussehen geben. In den Gelenken zwischen Arcus und Zwischenkiefer im Echinidenkauapparat bildet die Gesamtheit der abweichend auslöschenden Partien eine schmelzartige ziemlich scharf abgesetzte mikrokristallinische Überzugsmasse in den Gelenken (vgl. Fig. 4).



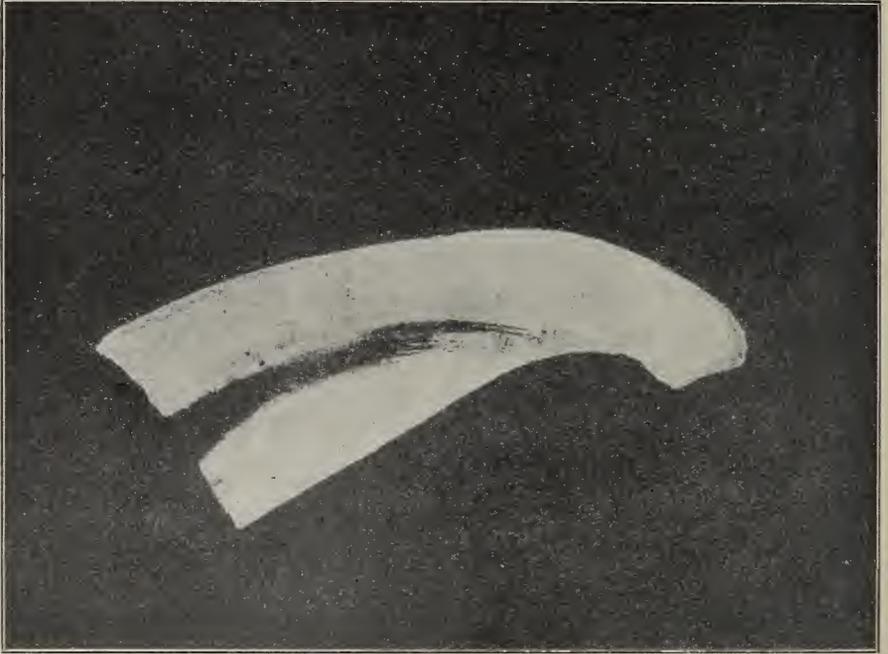
Figur 6.

Stachelhöcker von *Heteroecetrotus mamillatus*, im polarisierten Licht bei gekreuzten Nikols photographiert. Der Höcker weicht in der Lage der optischen Achse von der Platte ab und zeigt auch im Inneren Verschiedenheit der Auslöschung, die an Sphärokristalle erinnert.

Neben den Gelenkflächen treten auch in den Suturen Strukturen gelegentlich Felder mit abweichender Auslöschung auf. Auch hier sind es wieder stark beanspruchte Stellen, die die Störung aufweisen. Besonders auffallend ist die Erscheinung im Kiefer der Seeigel, und zwar in den großen ebenen interradiär liegenden Platten derselben und in dem zentralen hakenförmigen Teil des Gabelstückes der Echinoiden (Fig. 7). Gerade in diesen Stücken müssen aber starke scherende Kräfte am Werk sein.

So liegt z. B. die Spitze jenes nach unten gekrümmten Hakens, mit dem sich das Gabelstück an den zentralwärts gerichteten Teil des Zwischenkiefers ansetzt, tiefer als die Suture zwischen dem Haken und dem gabelförmigen Teil des Kompaßstückes, so daß bei Beanspruchung der Enden scherende Kräfte in dem Haken zustande kommen müssen.

Während die der Struktur des Echinodermenskeletts durch die mechanische Beanspruchung aufgeprägten Züge wahrscheinlich



Figur 7.

Sagittaler Schliff durch den Hakenteil des Gabelstückes von *Echinus esculentus* mit mehreren mittleren Partien, die durch ihre vom übrigen Schliff abweichende Auslöschung hervortreten. Aufnahme im polarisierten Licht bei gekreuzten Nikols.

zweckmäßige Bildungen von rätselhafter Entstehung darstellen, scheinen mir die den kristallinen Eigenschaften des Materials eingepprägten Spuren der bewirkenden Kräfte passive und ateleologische Wirkungen derselben zu sein. Man könnte allerdings denken, daß der in den Gelenkhöckern und Gelenkflächen zu beobachtende Wechsel in der Orientierung der Kristallteilchen vielleicht derart wäre, daß dabei der Gelenkfläche die härteste, widerstandsfähigste Seite geboten würde, und ähnlich könnte man beim Kiefer- oder Kompaßhaken vermuten, daß das Auftreten von streifenförmigen

Zonen mit anderer Achsenlage den Zweck hätte, die Bruchfestigkeit dieser Teile zu steigern. Bei ganz einheitlicher kristallinischer Natur müssen in einem Skeletteil auch die Richtungen geringster Kohäsion, d. h. der Spaltbarkeit, dieselben sein, so daß ein kristallinisch einheitliches Stück unter Umständen leichter gefährdet werden kann als ein Stück, in dem die Richtung geringsten Widerstandes wechselt.

Es haben sich jedoch keine weiteren Anhaltspunkte finden lassen, die ein Suchen nach Zweckmäßigkeit in dieser Beziehung belohnt hätten. Die Unregelmäßigkeit der beschriebenen Störungen, die Tatsache, daß sie zuweilen fehlen und immer in verschiedener Weise auftreten, rechtfertigt vielmehr die Annahme, daß es sich um eine direkte physikalische Folge der Druckbeanspruchungen handelt. Dieser Vorstellung kommt das eigenartige kristallinische Verhalten des Kalkspates sehr entgegen. Zu den überraschendsten wunderbarsten Entdeckungen, die die neuere Kristallographie aufzuweisen hat, gehört die sogenannte Gleitung, die gerade beim Kalkspat durch die schönen Experimente von REUSCH, BAUMHAUER, MÜGGE u. a. bekannt geworden ist. Legt man ein Kalkspatrhomboeder mit einer stumpfen Kante auf eine Unterlage und drückt mit der Schneide eines Messers senkrecht auf die gegenüberliegende obere stumpfe Kante, so dringt das Messer in den Kristall ein und die vom Messer aus nach der stumpfen Ecke hin liegende Partie verschiebt sich in eine neue stabile Stellung, wobei jene stumpfe Ecke in eine Spitze umgewandelt wird. Bei dieser Art der Gleitung handelt es sich nicht um eine einfache Parallelverschiebung von Lamellen (wie z. B. beim Eis oder Antimonglanz), deren Betrag für jede Lamelle an sich unbeschränkt sein könnte, sondern die Sache verhält sich so, daß die der verschobenen Kante näherliegenden Teile entsprechend mehr verschoben werden, während der Weg der einzelnen Teilchen abnimmt, je mehr wir uns der Ebene nähern, bis zu der die Verschiebung überhaupt vorgedrungen ist. Diese Ebene, die auf der Halbierungsebene des Kantenwinkels senkrecht steht und der Kante parallel läuft, nennt man die Gleitfläche, sie steht senkrecht auf der Richtung größter Kohäsion. Die verschobene oder sozusagen in eine neue Lage umgesprungene Partie ist in sich wieder einheitlich kristallinisch, sie gehört aber einem anderen Rhomboeder an als dem ursprünglichen, mit dem sie vielmehr einen Zwilling bildet. Die Gleitfläche stellt die Zwillingsfläche dar.

MÜGGE erreichte eine noch augenfälligere teilweise Umwandlung eines Kalkspatrhomboeders in ein anderes dadurch, daß er

dasselbe so in einen Schraubstock spannte, daß zwei gegenüberliegende Mittelecken von den Backen gefaßt wurden.

Der bei der Gleitung in eine neue Stellung gelangende Teil hat bei dem Vorgang natürlich auch die Lage seiner optischen Achse gewechselt, so daß wir die Elemente der Zwillingsbildung an einem Schliff unter dem Polarisationsmikroskop leicht durch die selbständige Auslöschung erkennen können. Die Gleitung ist durchaus nicht ausschließlich im Laboratorium zu Hause sondern spielt, auch unter den natürlichen Verhältnissen der Mineralien eine große Rolle. Unter dem Einfluß des Gebirgsdruckes tritt in Kalkspatmassen häufig Gleitung ein, und zwar oft an demselben Stück nacheinander in verschiedenen Richtungen, so daß das Bild einer Zwillingslamellierung zustande kommt.

Es will mir nun scheinen, daß die sehr an eine etwas unregelmäßige Zwillingslamellierung erinnernden Unregelmäßigkeiten der Auslöschung bei unseren Kalkspatskeletteilen auch auf Gleitung oder auf unregelmäßigere Störungen infolge der mechanischen Beanspruchung zurückzuführen ist. Wir müssen gegenüber diesem Gedanken, der sich mit der Erhaltung der Balkenstruktur schlecht zu vertragen scheint, stets im Auge behalten, daß bei der Gleitung wenigstens im Inneren des gleitenden Stückes keine Diskontinuität auftreten kann, jeder Balken würde in die neue Stellung rücken, ohne zu brechen oder an Festigkeit einzubüßen. Ich bin allerdings der Meinung, daß die großen Partien von abweichender Auslöschung, die wir im Kiefer oder Gabelstück oder in einem Gelenkhöcker antreffen, nicht als ganze umgeglitten sind in der Größe, wie sie uns jetzt vorliegen. Schon die äußere Gestalt dieser Bezirke verträgt sich nicht mit dieser Annahme. Man findet allerdings zuweilen, daß die Balkenrichtung in den Partien von abweichender Auslöschung undeutlich ist gegenüber der normalen Struktur der benachbarten Partien, ein Verhalten, das man mit der Veränderung beim Umspringen in Zusammenhang bringen könnte. Man macht diese Beobachtung aber auch nur gelegentlich, soweit ich es bis jetzt beurteilen kann vorzugsweise an jüngeren Partien der abweichend auslöschenden Felder oder an Zonen, die überhaupt erst ziemlich kurz vor dem Tode des Tieres gewachsen und verändert worden sind. In den größeren Teilen der abweichend auslöschenden Partien aber pflegt auch die Balkeneinrichtung ganz normal zu sein. Ähnliches gilt von den Wachstumslinien. Man bekommt erst ein richtiges Bild von dem Zustandekommen der Störungen, wenn man bedenkt, daß sie das

Produkt des Zusammenwirkens von Gleitung bezw. Störung und Wachstum sind. Wahrscheinlich sind die tatsächlich vorkommenden Gleitungen an den jungen Stachelhökern, in Gelenken oder bei scherend beanspruchten Suturen von recht geringer Ausdehnung; die Störungen entstehen offenbar sogar schon während der Ablagerung des Kalkspates besonders leicht, wenn sie aber einmal da sind, so wächst der Kalkspat an ihren Grenzen mit der veränderten Achsenlage weiter und macht die anfänglich vielleicht sehr geringe Störung groß und auffallend. An den veränderten Partien können nun, ebenso wie an den alten, neue kleine Partien durch Gleitung ausgelenkt werden und wiederum durch Wachstum eine mehr oder weniger große Ausdehnung gewinnen, so daß auf diese Weise tatsächlich die vorliegenden Verhältnisse zustande kommen können.

### 3. Über die Orientierung der optischen Achse zu der Konfiguration des Skeletteils oder zu bestimmten Richtungen des Körpers.

Man hat mehrfach versucht, bei den Kalkspatnadeln der Schwämme Beziehungen zwischen der Form und der Lage der optischen Achse nachzuweisen; nach einigen Autoren liegt auch etwas Derartiges vor, die Angaben in der Literatur sind oft recht unbestimmt und unklar, und schließlich kommen M<sub>AD</sub>S u. a. zu der Überzeugung, daß eine bestimmte Beziehung zwischen der Richtung der Achse und den Spiculastrahlen niemals nachgewiesen werden konnte. Ich persönlich habe diese Frage zunächst an *Holothurienspicula* untersucht, wo meine Versuche jedoch zunächst auch ergebnislos blieben. Das lag jedoch wohl daran, daß ich mit Spiculaformen operiert hatte, die sich unter dem Deckglas gar nicht orientieren ließen, so daß ein exaktes Resultat kaum erwartet werden konnte. Als ich jedoch die Rädchen von *Myriotrochus* zur Untersuchung heranzog, die sich immer flach hinlegen, so daß ihre körperliche Achse auf dem Objektträger senkrecht steht, fand ich sofort, daß auch die optische Achse fast ganz genau diese Richtung einhält. Dieser Fund veranlaßte mich, das Problem auf größerer Basis in Angriff zu nehmen und auch die größeren Skelettstücke der Echinodermen daraufhin zu prüfen. Das Ergebnis war ein durchaus positives. Das ist leicht festzustellen für einige Skelettstücke der Crinoiden, z. B. die Stielglieder oder Armglieder, für die sich die naheliegende Annahme bestätigt, daß hier die optische Achse mit der Längsrichtung des Stiels oder der Arme zusammenfällt. In der Tat finden sich darüber auch in

der Literatur, zumal der paläontologischen, einige Angaben. Auch bei den Stacheln pflegt die Längsrichtung mit der optischen Achse zusammenzufallen, so daß man bei quergeschliffenen Stacheln von Seeigeln oder Seesternen sehr leicht das Achsenbild eines optisch einachsigen Kristalls erhalten kann.

Für die meisten anderen Skelettstücke von weniger ausgesprochen einseitiger Ausbildung ist es aber schwer, von vornherein eine aussichtsreiche Vermutung über die Lage der optischen Achse zu bekommen, so daß man gezwungen war, aufs Geratewohl Schriffe anzufertigen. Es wird uns danach kaum wundernehmen, daß die allgemeine Gesetzmäßigkeit der bestimmten Achsenlage verborgen bleiben mußte, zumal selbst die Einheitlichkeit der Achsenlage meist unbeachtet geblieben war. In der Tat gelang es auch mir und meinem Mitarbeiter E. MERKER erst die allgemeine Gültigkeit einer Beziehung von Achsenlage und Konfiguration festzustellen, nachdem ich eine neue Methode gefunden hatte, die gestattete, die Lage der optischen Achse schon an den ungeschliffenen Skelettstücken zu finden. Wir tauchten die von der organischen Substanz (durch Behandlung mit Eau de Javelle) befreiten Skelettstücke in eine Flüssigkeit vom kleinsten Brechungsindex der extraordinären Strahlen, dann wird (wie in meiner Mitteilung über die Herstellung von Polarisatoren näher auseinandergesetzt ist) das Skelettstück durchsichtig in allen auf der optischen Achse senkrecht stehenden Richtungen. Man braucht also ein Skelettstück in jener Flüssigkeit nur so lange hin- und herzuwenden, bis es durchsichtig erscheint, um gleich zu wissen, daß die optische Achse senkrecht zu dieser Richtung liegen muß. Durch zwei Durchsichtigkeitsrichtungen ist die Lage der Achse schon bestimmt. Nachträglich wurde dann senkrecht zu der so gefundenen Achse ein Schliff gelegt, um durch die Beobachtung des Achsenbildes die Achsenlage zu bestätigen.

Die Untersuchung ergab, wie bereits erwähnt, daß bei allen Skeletteilen eine feste Beziehung zwischen der Richtung der optischen Achse und der Konfiguration des Stückes oder seiner Orientierung besteht. Diese Beziehung kann naturgemäß keine absolut exakte sein, weil sich die Konfiguration des Skeletteils durch nachträgliches Wachstum verändert, während die Lage der optischen Achse von vornherein festliegt. Im übrigen aber ist die Regel allgemeingültig.

Diese eigentümliche Gesetzmäßigkeit hat auch eine allgemein biologisch interessante Seite. Die Lage der optischen Achse liegt schon in dem ersten abgelagerten Kalkspatelement eines Skeletteils

fest, so daß schon dieses erste Teilchen in dem Plasma, in dem es entsteht, zu den Richtungen des Körpers richtig eingestellt werden muß. Es ist beinahe, als ob das skeletogene Plasma die Gestalt des ersten Kristallteilchens und die Richtung der optischen Achse wahrnehmen könnte, und nach diesen Reizen die Orientierung des Kristallkeimes vornähme. Sicher ist, daß eine solche Orientierung stattfinden muß. Im anorganischen sind mehrere Beispiele dafür bekannt, wie bei Kristallisation unter räumlicher Beschränkung oder in einer kolloidalen einseitig gespannten Matrix bestimmte Orientierungen von entstehenden Kristallen auftreten. Es ist möglich, daß etwas Ähnliches auch den Grund für die Orientierung in unserem Falle abgibt, obwohl wir zurzeit nichts vom Vorhandensein der notwendigen Bedingungen derartig beeinflusster Kristallisation wissen. Auch wäre es, abgesehen von einigen auffallend einfachen Fällen, wie in Stiel und Armen der Crinoiden oder in Stacheln, verwunderlich, daß jene anzunehmenden Spannungen immer in genau derselben Weise aufträten.

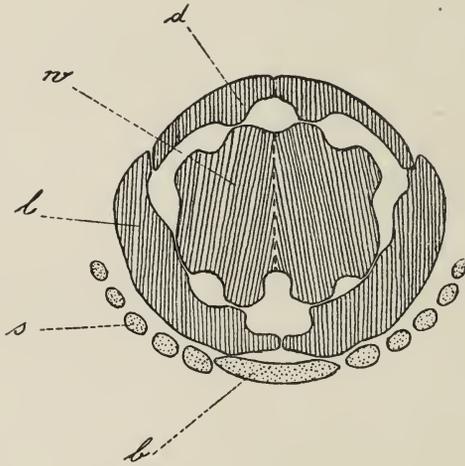
#### 4. Über die Benutzung der Verschiedenheiten der Achsenlage zur morphologischen Analyse des Echinodermenskeletts.

Da die Lage der optischen Achse in einem Skelettstück nach unseren Feststellungen in bestimmter Weise festgelegt ist, so kann sie zur zoologischen Charakterisierung der einzelnen Teile herangezogen werden. Verschiedenheiten in dieser Richtung können vielleicht sogar unter Umständen eine systematische Bedeutung erlangen, so ist es z. B. von Interesse, daß die optische Achse in den Schalenplatten der irregulären Seeigel immer senkrecht zur Schalenoberfläche steht, während sie bei den regulären in der Ebene derselben liegt.

Für die Beurteilung des morphologischen Charakters eines Skelettstückes kann die Beachtung der Achsenlage gleichfalls von Bedeutung werden. So ist es z. B. von großem Interesse, daß die optische Achse in allen Hauptskelettstücken des Ophiuridenarmes (Wirbeln, Seitenplatten und Dorsalschilder) bei natürlicher Lage des Tieres senkrecht steht, während sie in den Bauchschildern völlig davon abweicht, nämlich ungefähr mit der Längsrichtung des Armes zusammenfällt (Fig. 8). Streng genommen liegt die Achse parallel zur Längsrichtung der Bauchplatte selbst, also genau so wie in den benachbarten Stacheln und Tentakelschuppen. Diese Tatsache hat mich auf den Gedanken gebracht, daß die Bauchschilder der Ophiuridenarme gar nicht in der Weise mit den Lateral- und Dorsalschildern

der Arme zusammengeworfen werden dürfen, wie das nach der heutigen Auffassung geschieht. Vielmehr muß die Bauchplatte zu den Stacheln in Parallele gesetzt werden, sie gehört zu dem Episkelett, nicht zu dem Hauptskelett. Ich werde diese Frage an anderer Stelle ausführlicher besprechen und auch die morphologischen Gründe erörtern, die sich dafür anführen lassen.

Von noch größerer Bedeutung als in Fällen nach Art der skizzierten wird die Beachtung der Achsenlage bei der Analyse von Verwachsungen. Die Hartnäckigkeit, mit der die einmal festgelegte



Figur 8.

Querschliff durch einen Arm von *Ophioderma lacertosa*, halbschematisch. *w* = Wirbel, *d* = Dorsalschild, *l* = Lateralschild, *b* = Bauchschild, *s* = quergetroffene Stacheln. Die Lage der optischen Achse ist durch die Richtung der Schraffierung angegeben, sie stimmt im Wirbel, den Dorsal- und Seitenplatten ungefähr überein. Um die Unvollkommenheit der Übereinstimmung der Achsenlagen in den Wirbelhälsen anzudeuten, ist die Schraffierung etwas verschieden gelegt. Total abweichend ist die Lage der Achse in der Bauchplatte; sie steht auf der Zeichenebene senkrecht genau wie in den benachbarten Stacheln, denen sie als verwandtes morphologisches Gebilde beigelegt werden sollte.

Achsenlage beibehalten wird, ändert sich nämlich auch nicht, wenn zwei Skeletteile schon frühzeitig verwachsen. Die Lage der Achsen bleibt in den Konstituenten zeitlebens verschieden, so innig die Verwachsung sich auch sonst gestalten mag, sie bietet uns daher ein Mittel, um die doppelte oder mehrfache Anlage aus getrennten Elementen an der Verschiedenheit der Auslöschung zu erkennen. Selbst Skelettelemente, deren optische Achse, wie z. B. bei den Brachialia eines Crinoidenarmes, an sich ungefähr gleich, nämlich in Richtung der Armachse, eingestellt sind, pfelegen sich doch immer durch eine Kleinigkeit in der Achsenlage zu unterscheiden, so daß z. B. die fest-

verbundenen Sycygialglieder an Schliffen unter dem Polarisationsmikroskop ohne weiteres ihre Selbständigkeit zu erkennen geben.

Verwachsene und äußerlich total vereinheitlichte Skelettstücke tragen doch immer in der optischen Uneinheitlichkeit ein untrügliches Dokument ihres Ursprunges in sich, der sich unter dem Polarisationsmikroskop sofort in Verschiedenheit der Auslöschung aufs deutlichste verrät. Ich habe eine ganze Reihe von verwachsenen Skelettstücken nach dieser Methode geprüft und immer ein oft überraschend deutliches Resultat erhalten. Wir brauchen, um die Doppelnatur der Ophiuridenwirbel zu zeigen, nicht mehr frühe entwicklungsgeschichtliche Stadien heranzuziehen, ein Querschliff oder Frontalschliff durch den Arm zeigt uns unter dem Polarisationsmikroskop die Selbständigkeit der Wirbelhälften mit einer Deutlichkeit, die an Überzeugungskraft nicht übertroffen werden kann. Da ich in einer (inzwischen erschienenen) besonderen Arbeit an mehreren Beispielen die Brauchbarkeit der damit gegebenen neuen Methode bereits ausführlich dargetan habe, so will ich hier nicht weiter darauf eingehen. Ich glaube hoffen zu dürfen, daß noch zahlreiche morphologische Probleme durch die neue Methode wirksame Förderung erfahren werden.

---

Herr Prof. SPENGLER (Gießen):

**Über die Entwicklung des Schildkrötenpanzers.**

(Manuskript nicht eingegangen).

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: [Fünfte Sitzung 253-327](#)