

Ueber Rheotaxis bei Tieren des fliessenden Wassers.

Von

Paul Steinmann, Aarau.

Dass den Tieren des strömenden Wassers das Bestreben eigen ist, der Strömung entgegen zu wandern, ist meines Wissens in dieser allgemeinen Form noch nie ausgesprochen worden. Wohl hat *Dewitz*¹⁾ die grosse Verbreitung der Rheotaxis erkannt und teilweise durch Experimente bewiesen. Allein er hielt die rheophilen und die zufällig ins fliessende Wasser geratenen limnophil-arten nicht auseinander und kam daher teilweise zu negativen Resultaten. Den Anstoss zu seinen Untersuchungen gaben Beobachtungen der Bewohner von Aquädukten mit rasch strömendem Wasser in Mentone. Experimentiert wurde vornehmlich mit einer runden Schale, in der durch einen schräg gestellten Schlauch ein Kreisstrudel erzeugt wurde. Eine im Zentrum dieses Gefässes angebrachte höhere Schale mit kleinerem Durchmesser half, diesen Kreisstrom zu isolieren. Das Wasser strömte über den Rand der niedrigen, grossen Schale hinaus. Als „negativ“ rheotaktisch (gegen die Strömung schwimmend oder kriechend) erwiesen sich zahlreiche Tiere, „Limaciden“ des Wassers (wohl Limnaeen, vielleicht auch Planarien), *Gammarus*, *Phryganiden*, *Perliden*, *Ephemeriden*. Weniger deutlich reagierten *Nephelis*, *Notonecta* und *Nepa*, während die auf der Oberfläche des bewegten Wassers laufenden *Hydrometra*-arten sich wie Soldaten gegen die Strömung einstellten. Deutlich war das rheotaktische Verhalten ferner bei zahlreichen Fischen und bei der Wasserramsel (*Cinclus aquaticus*). Von einer Fliegenlarve — der Beschreibung nach dürfte es sich um *Simulium* (*Melusina*) handeln — nimmt *Dewitz* positive (= negative in unserm Sinn!) Rheotaxis an. Dabei dürfte es sich, wie wir später sehen werden, um einen Trugschluss handeln. Auch der Flug des Vogels gegen den Wind (Anemotaxis) wird von *Dewitz* mit der Rheotaxis verglichen. Ihm schliesst sich *Wheeler*²⁾ an, der die bei

¹⁾ *Dewitz*, J. Über Rheotropismus bei Tieren. In: Archiv für Anatomie und Physiologie. Physiolog. Abteilung. Supplement 1899, S. 231—244.

²⁾ *Wheeler*, W. M. Anemotropism and other tropisms in Insects. Roux Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. VIII, 1899, S. 373—381.

Insekten beobachtete Anemotaxis (*Syrphiden*, *Bibioniden*, *Anthomyiden*) ebenfalls als eine Form von Rheotaxis auffasst.

Beschränken sich diese zwei Autoren auf die Feststellung des rein Tatsächlichen der Rheotaxis, so versuchten andere den Vorgang zu analysieren.

In mehreren Arbeiten gibt *Lyon*³⁾ 4) 5) Rechenschaft über seine Untersuchungen an Fischen. Er kommt dabei zu Resultaten, aus denen hervorzugehen scheint, dass es Rheotaxis (d. h. Orientierung nach der Strömung durch die Strömung) nicht gibt. Die Fische, die sich gegen den Strom stellen, werden nicht durch die Strömung selbst, sondern durch optische Reize orientiert. Ein Tier, das mit dem Kopf stromwärts „an Ort“ schwimmt, nimmt zu den Objekten des Bodens und des Ufers eine bestimmte Lage ein. Wird es abwärts getrieben, so verschiebt sich das Netzhaut-Bild. Auf diesen Reiz stellt sich der Fisch ein, indem er das Bestreben zeigt, das Netzhautbild beizubehalten. Die entscheidenden Versuche wurden mit Hilfe einer Flasche ausgeführt, in welche die Versuchstiere eingeschlossen waren. Wurde dieses Gefäß in das fließende Wasser gebracht und daselbst befestigt, so schwammen die Fische ohne Orientierung dureinander. Liess man aber die gleiche Flasche flussabwärts treiben, so stellten sich die Insassen mit dem Kopf nach oben in die Strömungsrichtung ein und sammelten sich am obern Teile der Flasche. Damit war bewiesen, dass die Orientierung unabhängig von der Strömung durch optische Reize erfolgt. *Lyon* und besonders *Garrey*,⁶⁾ der mit Stiehlingen (*Gasterosteus bispinosus*) experimentierte, erkannten, dass sich ein analoges Experiment im Laboratorium ausführen lässt. Bewegt man längs einem Aquarium mit Fischen einen Papierstreifen mit parallel angeordneten schwarzen Strichen, die zur Bewegungsrichtung senkrecht stehen, so stellen sich die Fische in die Bewegungsrichtung ein und machen Schwimmbewegungen, so dass sie das Gesichtsfeld möglichst beibehalten: „The fish made the compensatory effort to keep the visual field constant.“ Sie schwimmen also in der Bewegungsrichtung und mit der gleichen Schnelligkeit, wie das Papier sich bewegt, vorwärts. Wären sie selbst in Bewegung durch die treibende Kraft des Wassers, so würde der gleiche Reflex bewirken, dass sie dem Wasser entgegenschwimmen, was ja tatsächlich im fließenden

3) *Lyon, E. P.* On rheotropism. I, 1904. American Journal of Physiology. 12, 1904, S. 149.

4) *Lyon, E. P.* Rheotropism in fishes. Biological Bulletin. 8, 1905, S. 238.

5) *Lyon, E. P.* On rheotropism. II, 1907. American Journal of Physiology. 24, 1907, S. 244.

6) *Garrey, W. E.* A sight reflex shown by sticklebacks. Biolog. Bulletin. 8, 1904/05, S. 79–84.

Wasser geschieht. *Garrey* variierte den Versuch noch in der Weise, dass er eine Röhre mit bewegtem Wasser wählte und an ihr seinen Papierstreifen in und entgegen der Richtung des strömenden Wassers bewegte. Er konnte hiedurch seine Stachelngeleiten veranlassen, sogar *mit* dem Strom zu schwimmen. Er schliesst wie *Lyon* aus diesen Tatsachen, dass die rheotaktische Orientierung nur durch optische Wirkungen zustande komme. Daraus ginge hervor, dass geblendete Fische und sehende während der Nacht nicht rheotaktisch reagieren, und wirklich soll die Orientierung nach der Strömung in diesen Fällen unterbleiben, wenn nicht taktische Reize der dem Boden entlang geschleiften Fische die Einstellung ermöglichten. Die gleichen Beobachtungen wie an Fischen wurden von *Lyon* und *Hadley*⁷⁾ an anderen Tieren (*Amphioxus*, Hummer (*Homarus americanus*) und *Paramaecium*) angestellt.

Nach alledem scheint es also Rheotaxis in dem Sinn von *Dewitz* nicht zu geben, sondern lediglich optische oder taktische Scheinrheotaxis. *Loeb* zieht in seinem Referat über Rheotropismus in Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie tatsächlich diesen Schluss. *Loeb*: die Tropismen, S. 503. Wir werden im Verlauf unserer Darstellung zu zeigen haben, dass er darin zu weit geht.

Bevor wir an die Mitteilung der eigenen Beobachtungen und Experimente gehen, müssen wir uns über die Ausdrücke Rheotaxis und Rheotropismus äussern, die in ganz verschiedenem, teilweise aber auch in identischem Sinn in der Literatur anzutreffen sind.

Loeb hat darauf hingewiesen, dass zwischen der Einstellung festgewachsenen Organismen (Pflanzen, Röhrenwürmer etc.) in die Richtung des Lichtes und der Drehung frei beweglicher Geschöpfe nach oder von dem Lichte ein prinzipieller Unterschied nicht bestehe. In beiden Fällen handelt es sich um ein durch die Einfallsrichtung des Lichtes bestimmtes Drehungsbestreben (Tropismus).

Trotzdem sind die beiden Vorgänge nicht identisch, wird doch die Einstellung festsitzender Wesen ganz oder fast ganz durch ungleiches Wachstum der lichtzu- und der lichtabgewandten Seite erzielt, während die Orientierung freibeweglicher Organismen meist durch Muskelkontraktion erfolgt. Zu dem kommt, dass der Effekt in den beiden Fällen ganz verschieden ist, indem ein festgewachsener heliotropischer Organismus nur in seiner Wachstumsrichtung, ein freibeweglicher dagegen in seiner Lokomotionsrichtung beeinflusst wird.

⁷⁾ *Hadley, Ph. B.* The relation of optical stimuli to rheotaxis in the American Lobster (*Homarus americanus*). American Journal of Physiology. 17, 1906, S. 326—343.

In Erwägung dieses Unterschiedes scheint es praktisch, zwei Namen einzuführen, den Terminus „Tropismus“ für festsetzende Geschöpfe zu reservieren und bei freibeweglichen, wie das bei den Botanikern meist geschieht, den Namen „Taxis“ anzuwenden.

Damit ist nun allerdings keine vollkommene Lösung erzielt, indem es sehr wohl freilebende Tiere geben kann, die sich in ihrer Ruhestellung nach dem Licht orientieren, ohne dass sie dem Licht entgegen oder vom Licht wegwandern. In diesem Fall ist man versucht, von Tropismus zu sprechen. Allein wir werden gut tun, ohne Rücksicht auf den erzielten Erfolg, alle Fälle von Orientierung freilebender Organismen nach Licht, Schwerkraft, Strömung u. s. f. mit dem Namen „Taxis“ zu bezeichnen.

Wir nennen also in der vorliegenden Arbeit „rheotaktisch“ einen freilebenden Organismus, der sich irgendwie nach der Strömung orientiert, unbekümmert um die Bewegungsrichtung, die sich aus dieser Einstellung ergibt.

Ist ein Tier im Strome so orientiert, dass sein Vorderende stromaufwärts gerichtet ist, so sprechen wir von positiver Rheotaxis im Sinne der Botaniker und im Gegensatz zu *Dewitz* und andern, positiv: nach der Quelle hin oder der Strömungswirkung entgegen; analog der Phototaxis, die als positiv bezeichnet wird, wenn sich der Organismus der Lichtquelle zu und dem Lichteinfall entgegen bewegt. Ob dabei eine An-Ort-Bewegung resultiert, wie bei vielen Fischen, oder ob die positiv rheotaktischen Tiere stromaufwärts wandern, ist zunächst gleichgiltig. Ja, es kann sogar der Fall eintreten, dass ein Geschöpf mit dem Kopf nach oben rückwärts, also stromabwärts geht; trotzdem ist es positiv rheotaktisch.

Negativ rheotaktisch dagegen nennen wir alle Tiere, die sich im Strom so stellen, dass ihr Vorderende stromabwärts gerichtet ist.

Es ist klar, dass die positiv rheotaktischen Tiere vorwiegend dem Strome entgegenwandern werden, während die negativ rheotaktischen sich meist in der Richtung des Stromes bewegen.

Berücksichtigen wir auch die Art des Zustandekommens der Rheotaxis, den auslösenden Reiz, so haben wir zwei Fälle zu unterscheiden: Entweder wirkt die Strömung selbst orientierend. Dann sprechen wir von echter Rheotaxis, oder die Einstellung erfolgt unabhängig von der Strömung auf optische oder taktische Reize hin. Dann haben wir es mit Scheinrheotaxis zu tun. Wie wir in der Einleitung sahen, leugnet die Mehrzahl der heutigen Forscher die echte Rheotaxis und glaubt, alle rheotaktischen Phänomene auf Scheinrheotaxis zurückführen zu müssen.

Um diese verschiedenen Möglichkeiten in ihrer Bedeutung gegen einander abwägen zu können, legen wir uns zunächst einmal die Frage vor: In welcher Weise erfolgt die rheotaktische Einstellung?

1. Sie kann in einzelnen Fällen rein mechanisch durch die Strömung und ohne jegliches Zutun der Organismen geschehen.

So gut ein im fließenden Wasser flottierendes Band sich in die Strömungsrichtung einstellt, wird sich ein an einem Stein festgesaugtes Neunauge (*Petromyzon planeri* oder *fluviatilis*) rein passiv „rheotaktisch“ orientieren. Auch an den Bandwurm könnte man denken, dessen Skolex dem Nahrungsstrom entgegen gerichtet ist, während die Strobila analwärts frei im Darm flottiert. Bei manchen Tieren des fließenden Wassers scheint diese rein mechanische Einstellung eine wichtige Rolle zu spielen. Dies gilt besonders von Formen, die am Vorderende Hafteinrichtungen besitzen, während das Hinterende nicht befestigt werden kann. Die in zylindrischen Röhren lebenden *Trichopterenlarven* zeigen bisweilen in geradezu idealer Weise durch ihre Richtung den Strömungsverlauf auf ihrer Unterlage an. Sie haben alle den Kopf gegen die Strömung gekehrt und, wenn sie wandern, so behalten sie diese Richtung bei. Auch *Tendipedidenlarven* und *Oligochaeten* können gelegentlich passiv orientiert werden, und selbst bei den *Planarien*, die am Vorderende eine Sauggrube besitzen, spielt diese Einstellung eine gewisse Rolle.

Als ein Gegenstück dazu können die Kriebelmückenlarven *Melusina* (*Simulium*) gelten, die sich bekanntlich mit Hilfe von Gespinnsten vorwärts bewegen. Wenn sich diese Tiere anschicken, ihre Strudelapparate zu entfalten, um Nahrung aufzunehmen, so greift ein am hintern Körperende befindlicher Hakenkranz in ein gesponnenes Fadenkreuz ein und der ganze Körper flottiert im Wasser. Da naturgemäss hier der Kopf stromabwärts gerichtet ist, könnte man an negative Rheotaxis denken. Später zu besprechende Versuche mit *Melusinalarven* zeigen jedoch, dass die Tiere sich bei der Lokomotion durchaus positiv rheotaktisch verhalten. Sie krümmen ihren Körper stromaufwärts, wandern gegen die Strömung.

Die hier angeführten Fälle von rein passiver Einstellung in die Strömungsrichtung haben, da die Tiere selbst ganz unbeteiligt sind, mit Rheotaxis nichts zu tun.

2. Die rheotaktische Einstellung erfolgt spontan, aktiv. Bestimmte Reize lösen im Organismus ein Drehungsbestreben aus, das so lange andauert, bis eine bestimmte Orientierung zur Strömungsrichtung gewonnen ist.

a) Als Reize kommen, wie wir in der Einleitung gesehen haben, in erster Linie optische in Betracht. Sie können uns das An-Ort-

schwimmen und -gehen verschiedener Tiere erklären und beruhen darauf, dass die Tendenz vorhanden ist, das einmal vorhandene Gesichtsfeld beizubehalten.

Um dies unserm Verständnis näher zu bringen, darf vielleicht darauf hingewiesen werden, dass auch wir ein ähnliches Bestreben zeigen. Wenn wir an einer Bahnrampe einem vorbeifahrenden Zug zuschauen, so ist es uns unmöglich, in einer bestimmten Richtung zu sehen, die Augen ruhig zu halten; sie folgen unwillkürlich den vorbeiziehenden Wagenfenstern. Ja sogar der Kopf wird in Mitleidenschaft gezogen und macht seitliche Nickbewegungen, und zwar umso deutlicher, je näher sich der Beobachter befindet und je rascher der Zug vorbeifährt. Ist der letzte Wagen vorüber, so muss man ihm noch einen Blick nachwerfen, ja man kann sogar so „schwindlig“ geworden sein, dass man ihm unwillkürlich noch einen Schritt nachgeht. Der Mensch mit seiner Willensbeherrschung vermag natürlich diesem Drang eher zu widerstehen als ein Tier. Jedenfalls erklärt sich in ähnlicher Weise die Tatsache, dass Fische in Aquarien in der Richtung eines am Aquarium vorbei bewegten Papierstreifens mit senkrechten Strichen schwimmen. (*Lyon, Garrey.*)

So gut wir den Wagenfenstern eines vorbeifahrenden Zuges mit den Augen und sogar mit dem Kopf folgen müssen, reagieren wir, selbst im fahrenden Wagen sitzend, auf einen draussen befindlichen Gartenzaun oder eine Baumallee durch Drehbewegungen der Augen und des Kopfes. Ein im Wasser treibender Fisch sieht die Gegenstände des Ufers und des Bodens sich in dem der Strömungsrichtung entgegengesetzten Sinne bewegen und dreht sich infolgedessen der Strömung entgegen, orientiert sich also negativ rheotaktisch. An diesen Tatsachen ist nach den Experimenten der mehrfach genannten amerikanischen Forscher nicht zu zweifeln.

b) In zweiter Linie kann eine Orientierung durch Reize taktiler Art in Betracht kommen, wie sie von *Lyon* zur Erklärung der Rheotaxis geblendeter Fische angenommen wird.

Man hätte sich diesen Reiz und seine Beantwortung etwa folgendermassen vorzustellen:

Die der Unterlage zugekehrte Seite des Körpers ist durch Berührung reizbar. Wird ein Tier von der Unterlage losgelöst und dem Boden entlang geschleift, so wird eine Unebenheit des Bodens nacheinander verschiedene Punkte der Unterfläche reizen. Liegen diese Punkte auf einer zur Körperaxe parallelen Geraden, so löst der Reiz keine Bewegung aus. Steht jedoch diese Gerade schief zur Körperaxe, so resultiert aus diesem Reiz ein Drehungsbestreben, das den Körper in die Richtung des strömenden Wassers bringt.

Abgesehen davon, dass diese etwas willkürliche Deutung noch sehr der experimentellen Kontrolle bedarf, hat sie gemeinsam mit der Annahme rein optischer Orientierung mehrere Mängel, welche uns die Zuhilfenahme weiterer Hypothesen nahelegen.

Einstellung in die Strömungsrichtung als Antwort auf optische und taktile Reize ist nur denkbar, wenn man eine Verschwemmung voraussetzt. Nur abwärts getriebene Tiere können sich einstellen. Wie aber kann man sich dann die Aufwärtswanderung derjenigen Tiere erklären, die mit ausgezeichneten Haftapparaten ausgerüstet, der Strömung Trotz bieten (z. B. die Napfschnecke, die Strudelwürmer, die Köcherfliegenlarve oder die Larve der Mücke *Liponeura*).

Andererseits ist es unmöglich, durch die *Lyons*'sche Hypothese das Aufwärtswandern zahlreicher Fische zu erklären, die zum Teil sehr bedeutende Strecken zurücklegen. Die rein optische Orientierung kann nur für abwärtstreibende oder „an Ort“ schwimmende Tiere in Betracht kommen. Bei einem ziehenden Lachs muss sie direkt abgelehnt werden, findet doch gerade durch das Stromaufwärtsschwimmen eine ständige Verschiebung des Netzhautbildes statt, durch welche nach *Lyons* der Fisch stromabwärts gedreht werden müsste.

Weder für wenig bewegliche, festgeheftete noch für stromaufwärts wandernde Tiere kann eine rheotaktische Orientierung durch Licht oder Berührungsreize angenommen werden. Hier muss ein anderer Reiz wirksam sein und es liegt nahe, an

c) Orientierung durch die Strömung selbst zu denken.

In der Absicht, diese Frage experimentell zu prüfen, untersuchte ich das Verhalten verschiedener Tiere im strömenden Wasser bei Lichtabschluss und möglichst sorgfältigem Vermeiden der Reibung.

Meine Experimente, über welche ich einen Protokollauszug geben will, bezogen sich in erster Linie auf Süßwassertricliden, deren rheotaktisches Verhalten mehrfach behauptet und auch wieder bestritten worden ist. Es lag mir aus verschiedenen Gründen daran, in dieser Streitfrage Klarheit zu schaffen, die ja für das viel besprochene Problem der Planarienverbreitung von fundamentaler Bedeutung ist.

Bevor wir daher an die Darstellung unserer Versuche gehen, mag hier der gegenwärtige Stand der Frage skizziert werden.

Die wichtigsten auf Rheotaxis der Planarien zu beziehenden Beobachtungen wurden von *Johnson*⁸⁾ 1822 angestellt.

„On visiting the rivulet I was surprised to find a large body of them (*P. torvae*) proceeding against the current, glidding over its

⁸⁾ *Johnson, James Rawlins*. Observations on the genus *Planaria*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1822. S. 439.

sandy bottom, keeping the same order as ants when passing from one of their establishments into another, and occupying a space of about twelve inches in length by two in breadth. This regular movement I observed two or three days in succession. The weather being at this time extremely temperate, had, doubtless, induct them to quit their several hiding places; but I could not discover the purport of this proceeding.“

Sodann hat Volz⁹⁾ an *Planaria alpina* aus einer Quelle bei Aarberg Wanderungen beobachtet. (S. 74):

„Dass aber *Planaria alpina* Wanderungen unternimmt, habe ich selbst schon beobachtet, z. B. in einer Quelle in der Nähe von Aarberg, ferner fand ich sie sowohl im Kleinen Melchtal als auch auf der Arnialp (Kt. Unterwalden) an senkrechten Abstürzen, über die aber zu jener Zeit nur ein schwaches Wasseräderchen herabrieselte, hinaufkriechen, doch waren es jedenfalls nur geringe Strecken, die zurückgelegt wurden.“

In ebenso bestimmter Weise sprechen sich Fuhrmann und Wilhelmi für das Vorkommen eigentlicher Wanderungen aus, wiewohl sie die Wanderzüge nicht selbst beobachteten, und seitdem sind zu wiederholten Malen ähnliche Äusserungen getan worden z. T. auf Grund sorgfältiger Beobachtungen der Wanderungsphänomene.

Voigt,¹⁰⁾ der die Frage auf experimentellem Wege lösen wollte, kommt zum Schluss, dass die Wanderzüge nicht rheotaktisch, sondern chemotaktisch orientiert seien, indem die Planarien nur dann zugsweise stromaufwärts kriechen, wenn oberwärts im Wasser eine Beute liegt, deren Witterung den Würmern die Richtung gibt. Ein Aufscheuchen der Planarien in einem Bach durch rein mechanische Mittel soll nach Voigt keine Aufwärtswanderung zur Folge haben; die in Bewegung gesetzten Tiere sollen vielmehr nach allen Richtungen kriechen.

„nach aufwärts sowohl wie nach abwärts oder nach den Seiten, von einem wirklichen Rheotropismus ist also nichts zu bemerken.“

Negativ fielen auch die von Voigt im Laboratorium angestellten Versuche aus. Die in eine Holzrinne mit fließendem Wasser gebrachten Würmer krochen, nachdem es ihnen gelungen war, sich anzuhften, nach allen möglichen Richtungen weiter, von einer Bevorzugung der Richtung gegen die Strömung war nichts zu bemerken. Voigt schliesst daraus, dass die im Freien beobachteten gerichteten

⁹⁾ Volz, W. Die Verbreitung einiger Strudelwürmer in den Bächen der Umgebung von Aarberg. Mitteilungen der Naturf. Ges. in Bern. 1900

¹⁰⁾ Voigt, W. Über die Wanderungen der Strudelwürmer in unseren Gebirgsbächen. Mit 9 Textfig. In: Verhandl. d. Naturhist. Ver. preuss. Rheinlande, Westfalens u. Reg.-Bez. Osnabrück. Jahrg. 61, 1904; Bonn 1905, S. 103–178.

Wanderungen immer durch die Witterung bedingt seien, und dass Rheotaxis dabei keine Rolle spiele.

Meine eigenen Versuche zeigten Ergebnisse, die zu denen *Voigts* in direktem Widerspruch stehen. Die Rheotaxis der Planarien konnte meist mit aller nur wünschenswerten Klarheit gezeigt werden. Ich habe sie sogar einem grösseren Auditorium vorgeführt. (Sitzung der Basler naturforschenden Gesellschaft, Januar 1913.)

Es mögen hier einige Beispiele von Experimenten folgen, aus denen die Rheotaxis der Planarien hervorgeht. Aus der Versuchsanordnung ergibt sich gleichzeitig, dass es sich um echte und nicht um optische oder taktile Scheinrheotaxis handelt.

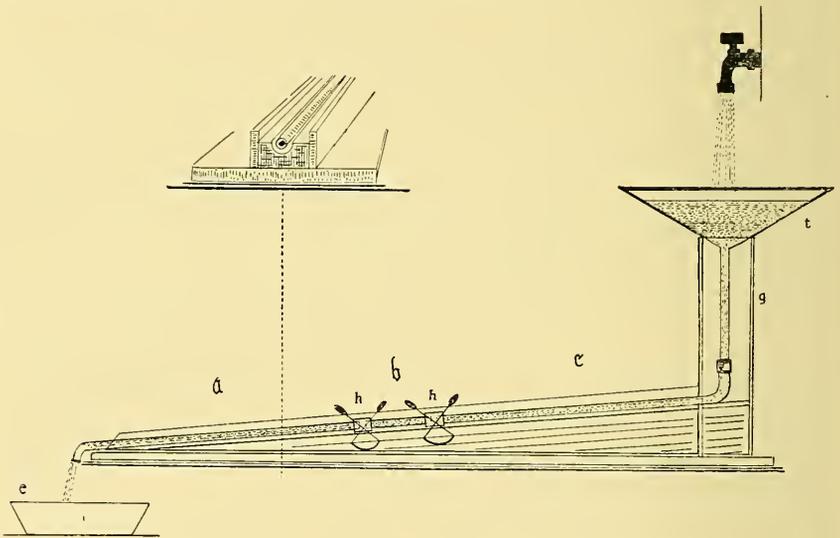


Fig. 1. Apparat zum Nachweis der echten Rheotaxis.

t Glasrichter. g Gestell. h Quetschhahn. a, b, c die 3 Röhrenabschnitte.
e Ablauf.

Die ersten Versuche wurden mit einem einfachen Apparate ausgeführt, der hier abgebildet und kurz beschrieben werden soll.

Ein langes horizontal gestelltes Brett mit einer ausgemeisselten Rinne von schwachem Gefälle, am oberen Ende der Rinne ein kleines Gestell (g) zur Aufnahme eines Glasrichters (t). In die Rinne passt eine Glasröhre, die aus drei ungleichen Stücken besteht. Der oberste Röhrenabschnitt (c) ist am oberen Ende senkrecht aufwärts gebogen und nimmt die Mündung des Glasrichters auf; der untere (a) steht teilweise über den Brettrand hinaus und ist leicht nach unten abge-
bogen, da hier das Wasser in ein untergestelltes Becken abfließt. Der

mittlere, kurze Abschnitt (b) kann leicht entfernt werden und hängt mit den beiden andern durch kurze Schlauchstücke zusammen. An den letzteren sind Quetschhähne (h) angebracht. Um allfällige Lichtwirkungen auszuschalten, überzog ich alle Röhren mit schwarzem Papier.

Die zu untersuchenden Tiere wurden mit etwas Wasser in den mittleren Röhrenabschnitt gebracht, dieser mit den andern verbunden und zunächst der obere Quetschhahn geöffnet. Nun wurde der Apparat bis zu einem bestimmten Niveau des Trichters mit Wasser gefüllt, und der untere Quetschhahn ebenfalls geöffnet. Es wurde Sorge getragen, dass der Wasserspiegel im Trichter möglichst die gleiche Höhe behielt. Die Folge war, wie man am Ausfluss konstatieren konnte, eine sehr regelmässige Strömung. Nach etwa 10 Minuten wurden beide Quetschhähne geschlossen, die drei Röhrenabschnitte auseinander genommen und auf ihren Inhalt geprüft. Alle Insassen des obersten Abschnittes mussten gegen die Strömung gewandert sein. Von denen des mittleren oder unteren Stückes wusste man allerdings nicht, ob sie zunächst losgerissen und eine Strecke weit verschwemmt worden und dann vielleicht doch der Strömung entgegengewandert waren, oder ob sie an Ort und Stelle sitzen geblieben, respektive abwärts im Sinn der Strömung gekrochen waren. Für unsere Schlussfolgerungen war also vor allem die Zahl der Insassen des obersten Röhrenteiles von Wichtigkeit.

Der Apparat funktionierte im ganzen gut, doch wurden immer mehrere Individuen herausgeschwemmt. Weitaus die meisten werden gleich zu Beginn des Versuches losgerissen, jedenfalls im Moment, wo die Strömung einsetzt. Späterhin konstatierte man nur noch ganz vereinzelte Verschwemmungen. Durch sorgfältige Manipulationen zu Beginn des Experimentes liess sich die Zahl der Losgerissenen etwas verringern. Ich habe aus diesen Gründen die Herausgeschwemmten jeweilen vernachlässigt und nur den Aufenthaltsort der in der Röhre verbliebenen ermittelt.

Versuche an Planarien.

Versuchstiere: *Planaria gonocephala* vom Quellhölzli bei Aarau, *Dendrocoelum lacteum* aus der Aare, *Planaria alpina* von Rüttelehof bei Aarau und *Planaria vitta* aus dem Brunnen des Universitätshofes in Basel.

I. (8. November 1911.)

30 Exemplare *Planaria gonocephala*. Versuchsdauer 15 Minuten;
Erguss schwach.

Unterer Abschnitt	4	Exempl.	} Herausgeschwemmt 13 Exempl.
Mittlerer	6	„	
Oberer	7	„	

II. (24. November 1911.)

30 Exemplare *Planaria alpina*. Versuchsdauer 15 Minuten; Erguss ziemlich stark.

Unterer Abschnitt	1	Exempl.	} Herausgeschwemmt 21 Exempl.
Mittlerer	0	„	
Oberer	8	„	

III. (13. November 1911.)

15 Exemplare *Dendrocoelum lacteum*. Versuchsdauer 10 Minuten; Erguss stark.

Unterer Abschnitt	2	Exempl.	} Herausgeschwemmt 4 Exempl.
Mittlerer	9	„	
Oberer	0	„	

IV. (13. November 1911.)

14 Exemplare *Dendrocoelum lacteum*. Versuchsdauer 10 Minuten; Erguss mittel.

Unterer Abschnitt	7	Exempl.	} Herausgeschwemmt 0 Exempl.
Mittlerer	0	„	
Oberer	7	„	

V. (23. April 1912.)

11 Exemplare *Planaria vitta*. Versuchsdauer 10 Minuten; Erguss schwach.

Unterer Abschnitt	0	Exempl.	} Herausgeschwemmt 3 Exempl.
Mittlerer	0	„	
Oberer	8	„	

VI. u. VII. (24. November 1911.)

Ähnliche Versuche, jedoch mit Messung des Ergusses in $\frac{\text{cm}^3}{\text{Min.}}$

VI. 20 Exemplare *Planaria gonocephala*. Versuchsdauer 30 Minuten; Erguss $141 = \text{ca. } 4500 \text{ cm}^2$ pro Minute.

Unterer Abschnitt	0	Exempl.	} Herausgeschwemmt 8 Exempl.
Mittlerer	3	„	
Oberer	9	„	

VII. 30 Exemplare *Planaria gonocephala*. Versuchsdauer 30 Minuten; Erguss $1,51 = \text{ca. } 500 \text{ cm}^2$ pro Minute (9 mal geringer!).

Unterer Abschnitt	13	Exempl.	} Herausgeschwemmt 5 Exempl.
Mittlerer	11	„	
Oberer	1	„	

VIII. u. IX. (8. November 1911.)

Ähnliche Experimente kombiniert mit Köder- und Lichtwirkung.

VIII. 20 Exemplare *Planaria gonocephala*. Versuchsdauer 15 Minuten; Erguss mittel; im Trichter ein lebendfrisches Abdomen von *Astacus fluviatilis*.

Unterer Abschnitt	2	Exempl.	} Herausgeschwemmt 6 Exempl.
Mittlerer	3	„	
Oberer	9	„	

IX. 15 Exemplare *Planaria gonocephala*. Versuchsdauer 15 Minuten; Erguss mittel. Belichtung der Röhre durch ein in den schwarzen Überzug geschnittenes Fenster bei der Umbiegung im Gestell durch elektrische Lampe von 32 Kerzen.

Unterer Abschnitt	1	Exempl.	} Herausgeschwemmt 6 Exempl.
Mittlerer	3	„	
Oberer	5	„	

Aus den hier mitgeteilten und ähnlichen Versuchen an Planarien ergab sich als Gesamtergebnis, dass ca. 80 % der überhaupt in der Röhre verbliebenen Tiere sich im obersten Abschnitt befanden.

Die einzelnen Tricladenarten verhielten sich etwas verschieden. Sehr deutlich war die Rheotaxis bei *Planaria alpina*, *Planaria gonocephala*, *Planaria vitta* und *Polycladodes alba*; weniger ausgesprochen bei *Polycelis cornuta*, *Planaria lugubris*, *Dendrocoelum lacteum*, *Polycelis nigra*. Durch Köder- und Lichtwirkungen wird das Verhalten der Planarien nicht wesentlich geändert.

In Anbetracht der sehr deutlichen Tendenz der Planarien, stromaufwärts zu kriechen, musste angenommen werden, dass die Tiere rheotaktisch orientiert werden, und zwar, da die Licht- und Reibungswirkungen bei unserm Apparat so gut wie ganz ausgeschaltet waren, musste die Einstellung durch die Strömung selbst erfolgen (echte Rheotaxis).

Ähnliche, wenn auch weniger ausgedehnte Experimente stellte ich mit andern Tieren des fließenden Wassers an.

Gammarus pulex aus einem Bach bei Aarau konnte sich in der Strömung nur sehr schwer halten. Gewöhnlich wurde die Mehrzahl der Versuchstiere herausgeschwemmt. Die Vorliebe für schwimmende Bewegung und die glatten Röhrenwandungen liessen dieses Resultat erwarten. Immerhin gelang es durch Herabsetzung der Strömungsgeschwindigkeit, die schon von Dewitz nachgewiesene Rheotaxis mit meinem Apparate zu bestätigen, wie folgendes Versuchsergebnis zeigt:

14 Exemplare *Gammarus pulex*.

Unterer Abschnitt	0	Exempl.	} Herausgeschwemmt 7 Exempl.
Mittlerer	1	„	
Oberer	6	„	

Noch ungünstiger und für unsere Zwecke kaum dienlich waren die Resultate mehrerer Versuche mit Larven des Käfers *Cyphon*, z. B. :

13 Exemplare *Cyphon*larven.

Unterer Abschnitt	0	Exempl.	} Herausgeschwemmt 10 Exempl.
Mittlerer „	2	„	
Oberer „	1	„	

Dagegen erwies sich die Napfschnecke *Ancylus fluviatilis* als sehr deutlich rheotaktisch.

8 Exemplare *Ancylus fluviatilis*. Versuchsdauer 14 Stunden;
Erguss gering.

Unterer Abschnitt	1	Exempl.	} Herausgeschwemmt 0 Exempl.
Mittlerer „	3	„	
Oberer „	4	„	

Nachdem durch diese erste orientierende Versuchsserie das rheotaktische Verhalten der Versuchstiere bewiesen und gleichzeitig die Unabhängigkeit der Rheotaxis von Lichteinflüssen dargetan war, operierte ich mit mehreren andern einfachen Apparaten, welche eine Beobachtung des Verhaltens der einzelnen Objekte ermöglichten.

Ein dem *Dewitz*'schen nahestehendes Experiment bestand darin, dass Planarien in einen von innen gegen die Wand einer Kristallisierschale gerichteten Wasserstrom gebracht wurden. Das Wasser riss sie meist eine Strecke weit mit. Kamen sie mit dem Boden oder mit den Seitenwänden der Schale in Berührung, so hefteten sie sich mit Hilfe ihres Schleimes an, drehten sich und wanderten mit grosser Regelmässigkeit gegen die Strömung. Nicht selten beschrieben sie mehrere Touren gegen den Strom, bis sie sich zur Ruhe setzten. Ein Wandern mit dem Strom wurde nur ganz ausnahmsweise, ein solches schief zum Strom niemals beobachtet. Kehrete man den Wasserhahn so, dass die Strömung plötzlich von der entgegengesetzten Seite kam, so drehten die Würmer sich sehr prompt und krochen in entgegengesetztem Sinne, als vorher. Bei einem Experiment versagte von 80 in der gleichen Schale gehaltenen Tiere nicht ein einziges, so dass die Planarien in der Schale einen kontinuierlichen im Kreise wandernden Zug bildeten. Kleine Sandkörnchen, die zur Kontrolle des Stromverlaufes in die Schale gebracht worden waren, bewegten sich in umgekehrtem Sinne wie der Planarienzug und machten das Experiment ausserordentlich demonstrativ.

Lässt man im Zentrum einer ähnlichen Schale mit niederem Rand einen Wasserstrahl aufprallen, so stellen sich die Planarien meist radiär ein mit dem Kopf nach der Aufprallstelle. Allerdings werden sie dann beim Näherkommen bald von der Strömung losge-

rissen und weggespült. Besser gelingt das Experiment mit den Larven der Mücke *Simulium*, die sich im heftigsten Wasserstrudel halten können.

Waren die Tiere (ca. 30 Exemplare) zu Beginn des Versuches gleichmässig in der Schale verteilt, so sammelten sie sich im Verlauf von sechs Stunden in einem Umkreis von 2 cm von der Stelle des Aufpralles.

Ich schlug nun von einem gleichmässig gerundeten Rollkiesel ein plankonvexes Stück von ca. 4 cm Durchmesser ab und brachte diesen linsenförmigen Stein mit der konvexen Seite nach oben unter den Wasserstrahl. Nach 12 Stunden sassen alle *Melusinalarven* auf dem Stein. In allen Fällen aber waren sie so orientiert, wie auf Seite 5 angegeben. Beim Kriechen krümmten sie den Leib energisch ein, das neue Fadenkreuz, in das sie sich verankerten, wurde so angebracht, dass es der Prallstelle näher war als das alte. Von positiver Rheotaxis kann also hier trotz der Körperstellung während der Ruhe nicht gesprochen werden.

Ein weiterer, sehr einfacher Apparat, mit dem ich Planarien individuell prüfte, war eine Milchglasplatte, die schräg in ein niederes Wasserbecken gestellt wurde, so, dass etwa $\frac{9}{10}$ ihrer Fläche ausserhalb des Wassers und nur $\frac{1}{10}$ in das Becken eintauchte. Ein Glasröhrchen, in glühendem Zustand rechtwinklig abgebogen und an der Biegungsstelle entzweigebrochen, lieferte, mit einem Schlauch in Verbindung gesetzt, einen breiten, gleichmässigen Wasserstrahl, der die Platte fast in der ganzen Breite überspülte.

Die Planarien wurden zunächst bei ganz schwacher Strömung auf den untergetauchten Abschnitt der Platte gebracht. Nachdem sie sich zum Kriechen angeschickt hatten, wurde der Hahn etwas mehr geöffnet, so dass die Strömung sich auch im Becken fühlbar machte. In der Regel begannen die Tiere sofort stromaufwärts zu kriechen und setzten sich entweder mitten in der Strömung zur Ruhe, oder wanderten bis zur Öffnung des Glasrohres, bisweilen sogar noch in dieselbe hinein.

Es hat kein Zweck, viele Einzelheiten aus den Protokollen über diese Versuche mitzuteilen. Es erwiesen sich fast alle untersuchten Arten als ausgesprochen rheotaktisch. Bisweilen kroch ein und dasselbe Individuum mehrmals hintereinander die Glasplatte hinauf, sobald es oben angekommen war, wurde es wieder zum Fuss der Platte gebracht und begann seine Wanderung aufs Neue.

Fig. 2 zeigt in verkleinertem Massstab die Wege, welche von fünf Exemplaren *Polycladodes alba* auf der überspülten Platte zurückgelegt wurden. Die punktierten Linien geben die Strömungsrichtungen an, durch die Pfeile soll die anfängliche Kriechrichtung

angedeutet werden im Moment der Anheftung an der Platte. Von den fünf Exemplaren erreichten vier die Aufprallstelle des Wassers (1, 3, 4, 5) — 2 dagegen heftete sich in rheotaktischer Orientierung in der Strömung auf halbem Wege fest.

Während sich sämtliche Exemplare der Arten *Polycladodes alba* und *Planaria alpina* der Strömung entgegen bewegten, kam bei der meist deutlich reagierenden Spezies *Planaria gonocephala* gelegentlich ein desorientierendes Individuum vor, das sich mehrmals drehte und endlich sogar stromabwärts kroch. Mindestens 90 % der unter-

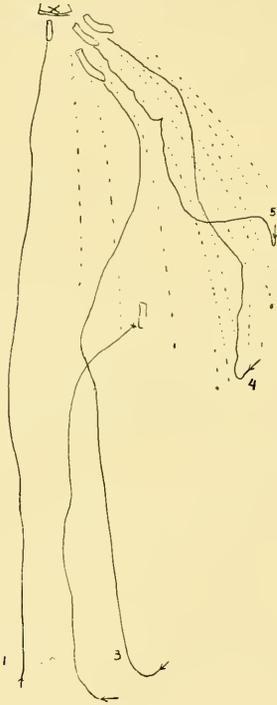


Fig. 2.

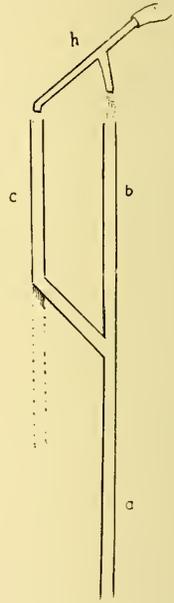


Fig. 3.

suchten Exemplare dieser Art verhielten sich jedoch genau wie *Polycladodes* und *Planaria alpina*. Sehr unklar war dagegen die Reaktion bei *Polycelis cornuta*. Von sechs Individuen reagierten nur zwei rheotaktisch; die übrigen wanderten, auf die Platte gebracht, sofort abwärts und waren trotz wiederholter Versuche nicht dazu zu bringen, gegen die Strömung zu kriechen. Die beiden andern dagegen wanderten mehrere Male die Platte hinauf. Ich gewann den Eindruck, dass es sich hier um eine Art „Stimmung“ handle, dass die Reizbarkeit oder Nichtreizbarkeit von anderen, wahrscheinlich

von inneren Ursachen abhängt. Kaum zufällig ist es, dass *Polycelis cornuta* auch beim erstbesprochenen Versuch mit der dreiteiligen Röhre am häufigsten versagte.

An Stelle der Glasplatte verwandte ich später eine schmale unpolierte Marmorplatte von 1 m Länge; auf ihr liess sich eine besonders gleichmässige Strömung erzeugen. Die Resultate wichen durchaus nicht von den früheren ab. Zwei Exemplare von *Planaria alpina* krochen einmal in etwa einer halben Stunde viermal die ganze Strecke entlang, legten also 4 m gegen den Strom zurück.

Abgeschnittene Köpfe dieser Spezies reagierten wie ganze Tiere, sofern sie nicht zu dicht hinter den Augen losgetrennt worden waren.

Dagegen hatten die kopflosen Rümpfe jede Orientierung verloren, wurden meist bald losgerissen und weggeschwemmt.

Drei Exemplare, denen die Tentakeln abgeschnitten worden waren, verhielten sich indifferent wie kopflose Rümpfe.

Dagegen konnte durch Verletzung des Stirnrandes kein Erfolg erzielt werden, indem die so verstümmelten Tiere sehr deutlich rheotaktisch blieben.

Auch *Planaria gonocephala* geht durch Entfernung der Kopfspitze ihres rheotaktischen Verhaltens nicht verlustig.

Aus diesen Versuchen wäre zu schliessen, dass der Sitz der rheotaktischen Reizbarkeit die Tentakeln oder die seitlichen Kopflappen sind. Es bedarf jedoch noch weiterer Experimente, um diese Frage allseitig zu klären.

Eine Kategorie von Experimenten verlangt etwas eingehendere Besprechung. Es sind das kombinierte Versuche mit Köder und Strömung. An einem gewöhnlichen Küchenabtropfbrett wurden zwei Rinnen b, c verbunden, so dass das Wasser, das aus einem Doppelhahn zuffloss, sich in der Rinne a vereinigte (Fig. 3). Durch verschiedene Stellung der Hähne liess sich die Wassermenge, die durch c und b floss, ändern.

Die zu untersuchenden Tiere (*Planaria alpina*) wurden in den Abschnitt a verbracht und krochen nun bis zur Vereinigungsstelle der Rinnen, dort wählten sie jeweils die Rinne mit der stärkeren Strömung, am deutlichsten dann, wenn die Strömungsdifferenzen am grössten waren.

In die Rinne a wird ein Stein gebracht, sieben Planarien (*Planaria gonocephala*) am untern Ende von a angesetzt, wandern bis zum Stein und setzen sich an dessen Unterfläche fest. Strömung schwach.

Nach einiger Zeit wird in Rinne b ein Stück eines frisch zerschnittenen Regenwurms gebracht. Dieser Köder wirkt nach wenigen Sekunden allarmierend auf zwei Planarien, die unter dem Stein hervorkriechen und aufwärts wandern; zwei weitere folgen in

kurzer Zeit. Die übrigen drei dagegen wandern die Rinne entlang abwärts, alle sieben aber sind durch die Köderwirkung in Bewegung gesetzt worden.

Nun wird durch Öffnen der Hähne die Strömung verstärkt, und sofort drehen sich die drei abwärts kriechenden um, wandern zum Stein zurück und weiter bis zur Vereinigungsstelle der Rinnen c und b.

Auffallenderweise schlagen alle sieben Exemplare den Weg zur Rinne c ein, die stärkere Strömung zeigt, aber keinen Köder enthält.

Der Versuch wurde wiederholt, nachdem in Rinne b die Strömung verstärkt und der Köder in Rinne c übertragen worden war.

Alle Exemplare wandern nach b, keines zum Köder.

Nun wird der Köder in die Rinne b (mit stärkerer Strömung zurückgebracht).

1. Versuch. 6 Exemplare *Planaria gonocephala*.

Wandern alle von a nach b; 4 setzen sich am Köder fest und fressen; 2 setzen sich unterhalb des Köders zur Ruhe!

2. Versuch. 6 Exemplare *Planaria alpina*.

Alle wandern von a nach b; 1 findet den Köder, 5 wandern daran vorbei bis an die Schlauchmündung; dort machen 2 Halt; 3 kriechen in den Schlauch hinein!

Aus diesen Experimenten geht hervor, dass

1. Köder sehr prompt allarmierend wirken,
2. Köder nicht oder nur in zweiter Linie orientierend wirken,
3. dass vielmehr die Strömung die Richtung der Planarien in erster Linie bedingt.

Sehr wahrscheinlich sind diese Befunde nicht zu verallgemeinern, da der jeweiligen „Stimmung“ speziell dem Hunger der Planarien eine mitbestimmende Rolle zukommt. Es ist jedoch zu bemerken, dass mit meinen Versuchstieren jeweilen erst nach einem mehrtägigen Hungern experimentiert wurde.

Zur Kritik meiner Versuchsbedingungen muss noch gesagt werden, dass ich in der Regel mit Gummischläuchen experimentierte, deren Geruch unter Umständen orientierend und allarmierend in Betracht kommen konnte. Ich habe jedoch mehrere Versuche mit Glasröhren ausgeführt unter Ausschaltung von Gummi. Die Resultate wichen nicht von denen der übrigen Experimente ab.

Allgemeine Betrachtungen.

Zum Schluss wäre noch die Frage nach der biologischen Bedeutung der Rheotaxis aufzuwerfen. Dass die rheotaktisch orientierten Wanderungen mancher Fische, vorab der aus dem Meer in die Flüsse aufsteigenden Brutpflegeerscheinungen sind, ist wohl über jeden Zweifel erhaben. Die rheotaktische Stimmung steht hier in Beziehung zu dem Reifen der Geschlechtsprodukte und schlägt nach deren Abgabe sofort um, so dass z. B. der Lachs nach der Laichabgabe in rasender Eile flussabwärts dem Meere zustrebt, indem er sich nicht nur treiben lässt, sondern gewissermassen negativ rheotaktisch beim Schwimmen den Kopf von der Strömung abkehrt. — Auch die Wanderungen der Forellen zur Laichzeit, sowie die Züge der Nasen und vieler anderer Fische sind als Fälle von intermittierender, mit der Geschlechtsreife wechselnder Rheotaxis aufzufassen und dienen der Brutpflege, vorausgesetzt, dass der Laich wirklich in kalten sauerstoffreichen Quellbächen, oder doch an entsprechenden Stellen der Flüsse abgegeben wird.

Etwas verschieden ist die Sachlage, wenn die Laichplätze von den gewöhnlichen Aufenthaltsorten der Eltern in ihren Bedingungen nicht wesentlich verschieden sind. Hier handelt es sich offenbar darum, eine Art einem bestimmten Flussabschnitt zu erhalten, das rheotaktische Verhalten während der Laichzeit bedeutet eine Kompensation der verschwemmenden Wirkung des Wassers. Jedes Individuum wird wohl während seines Lebens gelegentlich von einer Strömung erfasst, der es unmöglich widerstehen kann; es wird so allmählich stromabwärts geführt, so dass es mehr oder weniger weit unterhalb seines Geburtsorts zur Laichablage schreiten müsste, wenn nicht mit der Geschlechtsreife die rheotropische Stimmung so sehr gesteigert würde, dass eine Verlegung des Aufenthaltsortes flussaufwärts eintritt. Die Eier werden also von der laichreifen Mutter durchschnittlich um die gleiche Strecke bergangetragen, um welche die aus ihnen sich entwickelnden Fische im Lauf ihres Daseins verschwemmt werden. Ohne diese Laichwanderungen könnten sich einzelne Fischarten überhaupt nicht in einer gegebenen Flussstrecke halten; sie würden allmählich flussabwärts gedrängt.

Ganz ähnliche Bedeutung kommt auch den kleinen rheotaktisch orientierten Wanderungen zu, welche die meisten Fische und rheophilen Tiere überhaupt ohne sichtbare Ursache zeitweilig ausführen. Auch diese Ortsveränderungen laufen auf eine Wiedereroberung von verlorenem Terrain hinaus. Ausschliesslich zur Behauptung des einmal eingenommenen Platzes dienen die Schwimmbewegungen

der Fischschwärme, die gerade der verschwemmenden Wirkung des Flusses die Wage halten (Fischschwärme an Seenausflüssen etc.).

Da nun in jedem fließenden Gewässer die Strömungsverhältnisse wechseln und zwar im allgemeinen so, dass die verschwemmende Wirkung des Wassers umso grösser wird, je mehr man sich dem Ursprung nähert, kann sich aus dem rheotaktischen Verhalten einer Spezies deren Verbreitung im Gewässer ergeben. Eine Art, die schwach rheotaktisch ist, wird sich im schnellfließenden Oberlauf nicht halten können, da ihre kompentatorischen Wanderungen nicht ausreichen, um die Verschwemmungen wett zu machen. Dies zeigt sich am schönsten in der Verbreitung der Flussfische. Wenige Beispiele aus der Fischfauna des Oberrheines mögen das Gesagte illustrieren.

Acerina cernua z. B. macht bei Basel Halt. Bei den Strömungsverhältnissen der oberrheinischen Tiefebene kann sich der Fisch noch halten, wo aber der Rhein den Jura durchbricht und Stromschnellen bildet, wird die verschwemmende Wirkung des Flusses zu gross.

Der *Maifisch* (*Alosa vulgaris*) gelangt oder besser gelangte früher etwas weiter hinauf, doch setzten die Stromschnellen von Laufenburg auch seinen Wanderungen ein Ende. Der *Lachs* aber vermag dieses Hindernis zu nehmen, für ihn bildet erst der Rheinfluss von Schaffhausen die obere Verbreitungsgrenze. Bekanntlich ist ja auch die auffällige Fischarmut der obern Rhone auf die verschwemmende Wirkung der Perte du Rhône unterhalb Genf zurückzuführen. Ähnliche Beispiele lassen sich aus den verschiedensten Gebieten anführen.

Ob das hier für Fische Gesagte sich auch auf andere Bewohner des fließenden Wassers, speziell auf die bodenbewohnenden Rheophilen beziehen lässt, ist heutzutage noch nicht zu entscheiden, da Untersuchungen in dieser Richtung noch kaum angestellt worden sind.

Wenn ich im Folgenden einige Eindrücke wiederzugeben suche, die sich mir bei gelegentlichen faunistischen Untersuchungen aufgedrängt haben, so bin ich mir des provisorischen, hypothetischen Charakters dieser Erörterungen wohl bewusst. Vielleicht aber tragen sie doch dazu bei, einige Probleme der Tiergeographie ihrer Erklärung näher zu bringen.

In erster Linie handelt es sich um die Frage: Warum fehlen viele Organismen des Quellbezirkes im Unterlauf?

In vielen Fällen ist anzunehmen, dass die hohe Temperatur, der Sauerstoffmangel und die Verunreinigung der untern Abschnitte selektiv wirken zu Ungunsten der stenothermen Katharobien und zu Gunsten der eurythermen Saprobien. Dass die genannten Bedingungen aber nicht die einzigen sind, zeigt uns die Existenz mehrerer

ausgesprochener Quell- und Bergbachorganismen, die in den relativ kühlen und vollkommen reinen Waldbächen fehlen und nur in deren Quellregion anzutreffen sind. Man pflegt ja auch hiefür meist eine sehr ausgesprochene Stenothermie der betreffenden Formen verantwortlich zu machen. Auch ich habe diese Auffassung schon wiederholt vertreten. Ich glaube jedoch nicht, dass sie in allen Fällen allein Geltung haben kann.

Bei meinen mehrjährigen Untersuchungen über die Tricladenfauna der Schweiz sind mir mehrere Verbreitungseigentümlichkeiten der rheophilen Planarien aufgefallen, die ich mir durch Stenothermie allein nicht restlos erklären kann.

Warum sind in den Hochalpen die Talströme so arm an Tricladen? Es fehlen ihnen oft auch andere, sonst häufige Tiere, z. B. einige Hydrachniden; wir wollen uns jedoch auf Planarien beschränken. Die Talflüsse besitzen meist eine sehr konstante tiefe Temperatur. Ihr Wasser stammt zum grossen Teil von den Gletschern und erwärmt sich auf seinem raschen Lauf durch tiefe Schluchten nur langsam. Auch im Hochsommer bleibt seine Temperatur sehr niedrig und konstant, da gerade dann die Gletscher am meisten Schmelzwasser liefern. Dass die Alpenplanarie Gletschermilch nicht scheut, beweist ihr massenhaftes Auftreten in einigen Seen, in welche Gletscherzungen eintauchen (z. B. Findelsee bei Zermatt). Man sollte somit denken, dass die Tiere in den gletschergespeisten Hochalpenflüssen die denkbar günstigsten Bedingungen finden sollten. Auch die Talströme der Voralpen, die kein Gletscherwasser führen, sind auffallend spärlich mit Tricladen besetzt, wiewohl sie mit ihren zahlreichen Eintags- und Köcherfliegen, mit ihren Perliden und Gammariden ein wahres Eldorado für Planarien darstellen könnten.

Das Fehlen der Tricladen in alpinen Talströmen wird noch befremdlicher durch den Umstand, dass die auf Alpweiden entspringenden, oft firngespeisten, wasserfallebildenden Seitenbäche ausserordentlich dicht mit Planarien besetzt sind, so dass man unter einem einzigen Stein Dutzende antreffen kann. Es wäre doch zu erwarten, dass die unterwärts oft sehr beträchtlichen Temperaturschwankungen dieser wasserarmen exponierten Bächlein dem Leben der Strudelwürmer ungünstig seien. Als Beispiel nenne ich das kleine Melchtal bei Giswil, das Schanffigg im Kt. Graubünden und das Findental bei Zermatt. Das Gesagte gilt jedoch für die meisten, wenn nicht für alle Hochalpentäler, da sich ja die Verhältnisse überall ganz ähnlich gestalten.

Ich glaube nicht, dass man zur Erklärung dieser Verbreitungseigentümlichkeiten mit der Stenothermie der *Planaria alpina* aus-

kommt. Wohl aber dürfte hier ein gestörtes Gleichgewicht zwischen Rheotaxis und verschwemmender Kraft des Stromes vorliegen. Die Planarien werden aus dem Hauptstrom weggespült. In den Nebenbächen können sie sich viel eher halten.

Der Annahme, dass früher die Besiedelung der Nebenbäche doch vom Hauptbache aus erfolgen musste, steht unsere Auffassung nicht im Wege. Da mit zunehmender Erosion die Stosskraft des Wassers wächst, waren die Verhältnisse zur Zeit der Einwanderung der Tiere in das Gebiet wesentlich günstiger, die Täler weniger tief ausgenagt, die Strömung der Flüsse gemässiger.

Auf einem Missverhältnis zwischen Strömung und Rheotaxis beruht wahrscheinlich auch das Vorkommen zahlreicher rheophiler Organismen im Bereich der Mündung eines Baches in einen See. Die Existenz von *Planaria alpina* in zahlreichen Hochalpenseen, in die sie ihrem rheophilen Charakter nach nicht gehört, erklärt sich ungezwungen durch Verschwemmung aus allzu heftig bewegten Zuflüssen. Auch den zahlreichen Bachinsektenlarven des hochalpinen Litorals und der Tiefe der subalpinen Randseen (s. *Zschokke*: Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas. Dr. W. *Klinkhardt*. 1911) dürfte Aehnliches zugestossen sein. Ueberhaupt ist Verschwemmung in Bächen und Flüssen ein überaus häufiges Vorkommnis.

Würde also in den beschriebenen Fällen die untere Verbreitungsgrenze der Alpenplanarie durch die allzu heftige Strömung des Talstromes bestimmt, so liesse sich andererseits auch der umgekehrte Fall, ein Überwiegen der rheotropischen Tendenz über die Strömung denken. Dadurch käme ein allmähliches Quellwärtswandern zustande und damit eine Verschiebung der untern Verbreitungsgrenze nach oben. Ein Beispiel mag diesen Vorgang verdeutlichen.

Jedem, der Planarien oder auch Hydrachniden sammelt, fällt das bisweilen sehr ausgeprägte Ansteigen der Individuenzahl gegen die Quelle hin auf. Oft gehören zu spärlich besetzten Bächen ungenügend stark bevölkerte Quellen. Dass hier die Annahme einer sehr ausgesprochenen Stenothermie der Bewohner nicht zur Erklärung ausreicht, geht daraus hervor, dass die Temperaturbedingungen eines Quellbaches auch auf mehrere, ja Dutzende von Metern denen der Quelle selbst sehr ähnlich bleiben, wenn wenigstens die Quelle nicht sehr wasserarm ist. Denken wir uns nun eine Planarienart im Unterlauf eines Baches an eine bestimmte, dem Wasserreichtum gemäss starke Strömung angepasst d. h. zum rheotropischen Wandern geneigt; späterhin erschöpft sich die Wasserfülle, die Strömung wird schwächer und nun überwiegt die Rheotaxis und die ganze Planarienbevölkerung setzt sich in etappenweise Aufwärtsbewegung. Allfäl-

lige Verschwemmungen werden durch diese Wanderungen nicht nur wett gemacht, sondern die Tiere verlegen allmählich, vielleicht im Lauf von Jahrzehnten ihren Wohnort quellwärts. Je mehr sie das tun, umso wasserärmer wird der Bach und umso ausgiebiger werden die Wanderungen. So könnte man sich eine Konzentration einer ganzen Bevölkerung im Bereich der Quelle denken, ein Eindruck, den man beim Sammeln von Tricladen und einzelnen Wassermilbenarten häufig hat. — Ob man nun annehmen will, dass die Auswanderungen in der wasserarmen Zeit erfolgen und bei Hochwassern teilweise wieder illusorisch gemacht werden, oder ob man auf den Wasserreichtum der Eiszeit und auf die postglazial einsetzende Verringerung der Niederschlagsmengen abstellen will, kommt im Prinzip auf das gleiche hinaus. In beiden Fällen liesse sich ein fortschreitendes Überwiegen des Rheotropismus über die Strömungswirkung und eine daraus resultierende Auswanderung nach der Quelle denken. Im zweiten Fall ist diese ohne weiteres klar; im ersten ist zu berücksichtigen, dass die in wasserarmen Zeiten die quellwärts strebenden Tiere immer mehr aus dem Bereich der Hochwasserwirkung fliehen und in den durch konstanten Wasserstand ausgezeichneten Oberlauf gelangen, wo sie vor Verschwemmung geschützt sind.

Die hier auseinandergesetzten Möglichkeiten dürften etwas theoretisch und problematisch klingen, umsomehr, als ja die rheotaktische Stimmung als etwas wechselndes, den jeweiligen Strömungsverhältnissen akkommodables aufgefasst werden muss. So gut wir aber bei der Fischverbreitung der verschwemmenden Wirkung bestimmter Flussabschnitte (Stromschnellen und Wasserfälle) die Bestimmung der oberen Verbreitungsgrenze einer Spezies zuschreiben, können wir auch der Strömung eine Rolle bei der Festsetzung der untern Grenze des Vorkommens beimessen. Es kommt bei diesen sehr allmählich erfolgenden Verschiebungen der Verbreitungsbezirke auf einen gewissen Mittelwert des rheotaktischen Verhaltens, auf eine rheotaktische Durchschnittsstimmung an. Dass aber solche für die einzelnen Spezies charakteristische Unterschiede vorkommen, haben unsere Experimente dargetan.

Ich glaube nun selbst keineswegs, dass die Verbreitungsgrenzen der Bachtiere und speziell der Planarien ausschliesslich durch Rheotaxis und Strömungsverhältnisse geregelt werden und messe nach wie vor der Stenothermie und der Wassertemperatur die Hauptrolle bei. Nach den Feststellungen der vorliegenden Arbeit muss aber mit dem rheotaktischen Verhalten als einem weiteren Faktor gerechnet werden. Die vielbesprochenen „Wanderungen der Strudelwürmer“¹¹⁾ in

¹¹⁾ Voigt. Op. cit.

unsern Gebirgsbächen sind doch nicht so ausschliesslich durch Temperatur und deren Einfluss auf Vermehrung bedingt, die betroffenen Tiere sind auch aktiv dabei beteiligt, und was für die Planarien gilt, trifft wahrscheinlich für viele andere Bach- und Flussbewohner zu.

Aarau, April 1913.

Manuskript eingegangen 2. Mai 1913.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [24_1913](#)

Autor(en)/Author(s): Steinmann Paul

Artikel/Article: [Ueber Rheotaxis bei Tieren des fließenden Wassers 136-158](#)