

0.116
68

3977
Smithsonian
26

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE
DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENGLER
IN GIESSEN

FÜNFUNDREISSIGSTER BAND
MIT 9 TAFELN UND 92 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1915

ERSTES BÜCHERWESEN

BUCHWESEN

VERLAGS- UND DRUCKER-
ANZEIGEN

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

SPRACHEN

VERLAG
1907

Inhalt.

Erstes und zweites Heft.

(Ausgegeben am 26. November 1914.)

	Seite
v. FRISCH, KARL, Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Mit Tafel 1—5 und 12 Abbildungen im Text	1
HIRSCH, ERWIN, Berichtigung zu Bd. 34, S. 671.	

Drittes Heft.

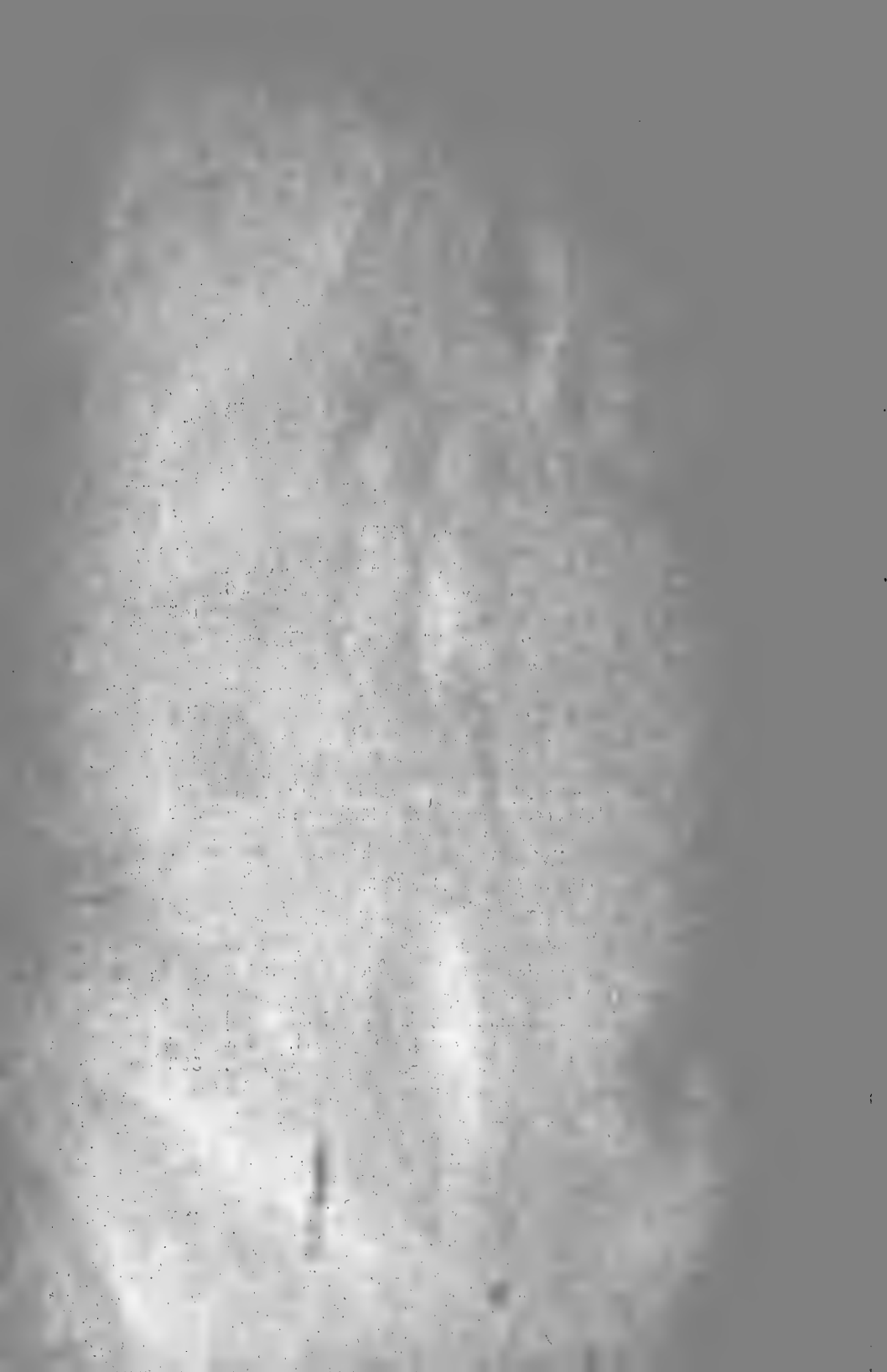
(Ausgegeben am 13. August 1915.)

PRELL, HEINRICH, Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen. Mit Tafel 6 und 3 Abbildungen im Text	183
SCHLEIP, W., Über die Frage nach der Beteiligung des Nerven- systems beim Farbenwechsel von <i>Dixippus</i>	225
CROZIER, W. J., The sensory reactions of <i>Holothuria surinamensis</i> Ludwig. With 3 figures in the text	233
JORDAN, HERMANN, Über die Art, wie <i>Mactra inflata</i> sich in den Sand einwühlt	298
v. BUDDENBROCK, W., Die Statocyste von <i>Pecten</i> , ihre Histologie und Physiologie. Mit Tafel 7—8 und 14 Abbildungen im Text	302

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 15. Dezember 1915.)

HIRSCH, GOTTWALT CHR., Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. Mit 44 Abbildungen im Text	359
v. FRANKENBERG, GERHARD, Die Schwimmblasen von <i>Corethra</i> . Mit 16 Abbildungen im Text	505
PRELL, HEINRICH, Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen. II. Mit Tafel 9	593



ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE
DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENDEL
IN GIESSEN

FÜNFUNDREISSIGSTER BAND
ERSTES UND ZWEITES HEFT
MIT 5 TAFELN UND 12 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Inhaltsübersicht.

Seite

V. FRISCH, KARL, Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Mit Tafel 1—5 und 12 Abbildungen im Text	1
HIRSCH, ERWIN, Berichtigung.	

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der Lichtsinn augenloser Tiere. Eine biologische Studie. Von **Willibald A. Nagel**, Priv.-Doz. d. Physiologie in Freiburg i. B. Mit 3 Textfig. 1896. Preis: 2 Mark 40 Pf.

Das Sehen der niederen Tiere. Von Prof. Dr. **Richard Hesse**, Priv.-Doz. d. Zoologie in Tübingen. Erweiterte Bearbeitung eines auf der 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Dresden 1907 gehaltenen Vortrags. 1908. Preis: 1 Mark 20 Pf.

Vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes. Von Prof. Dr. **C. v. Hess**, Geheimrat in Würzburg. Mit 3 Tafeln und 45 Figuren im Text. (Abdruck aus Handbuch der vergleichenden Physiologie, herausgegeben von Hans Winterstein. Bd. IV.) 1912. Preis: 11 Mark.

Inhalt: I. Lichtsinn. 1. — bei Wirbeltieren. 2. — bei Wirbellosen. 3. Rückblick. Literatur. — II. Dioptrik, sichtbare Lichtwirkungen am Sehorgan. 1. Das Sehorgan der Wirbeltiere. 2. Das Sehorgan der Wirbellosen. 3. Literatur. — III. Akkommodation. — Literatur. — Autoren- und Sachregister.

Die vergleichende Forschung hat beim Studium des Sehorgans sich lange Zeit vorwiegend anatomischen Aufgaben zugewendet. Erst die Arbeiten der letzten Jahre haben gezeigt, daß von der vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes weite und bedeutende Gebiete einer wissenschaftlichen Behandlung in wesentlich größerem Umfange zugänglich sind, als bisher vielfach für möglich gehalten wurden. Es ergaben sich neue Befunde und Fragestellungen, die für die Physiologie selbst wie für manches Nachbargebiet, wohl auch für die vergleichende Physiologie, Interesse werden können. Aus den neugewonnenen Gesichtspunkten lassen sich Irrtümer aufklären, Widersprüche lösen, bis dahin unverständliche Befunde leichter verständlich machen und mit anderen, scheinbar fernabliegenden, verknüpfen. Wegen dieser Wichtigkeit des Gegenstandes und weil sich die Arbeit an einen großen Kreis von Interessenten aus verschiedenen Disziplinen wendet, ist die Sonderausgabe veranstaltet worden. Neben Physiologen sind es namentlich Ophthalmologen, Zoologen, Psychologen und Physiker, die von der Schrift Kenntnis nehmen müssen.

Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes

Beitrag zur Theorie der Licht- und Farbenempfindung auf anatomisch-physiologischer Grundlage. Von Dr. **E. Bachmann**, Prof. in Weimar. Mit 16 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 1 Mark 50.

Inhalt: I. Die Stellung der Sehzellen a) bei niederen Tieren mit sog. Richtungsäugen. b) im Napfauge und dem Stemma. c) im sogen. Fächerauge d) Die Stellung der Sehzellen und Stäbchen im Cameraauge (der Wirbeltiere, Cephalopoden, von Pecten). — II. Die biologische Bedeutung des Tapetums. III. Die Farbenempfindung der Tiere.

Der Begriff des Instinktes einst und jetzt.

Eine Studie über die Geschichte und die Grundlagen der Tierpsychologie. Von Dr. **Heinrich Ernst Ziegler**, Prof. der Zoologie an der Technischen Hochschule in Stuttgart der Tierärztlichen Hochschule in Stuttgart und der Landwirtschaftlichen Hochschule in Hohenheim (früher Prof. an den Universitäten Freiburg i. Br. und Jena). Zweite, verbesserte und vermehrte Auflage. Mit einem Anhang: Die Gehirne der Bienen und Ameisen. Mit 16 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. 1910. Preis: 3 Mark.

Inhalt: Einleitung. — 1. Die Tierpsychologie im Altertum. — 2. Der Instinkt begriff der Kirchenlehre. — 3. Die Gegner der kirchlichen Lehre vom Instinkt. 4. Der vitalistische Instinkt begriff. — 5. Darwin. — 6. Die Lamarckisten. — 7. Die neuere Tierpsychologie. — 8. Die Unterschiede der instinktiven und der verstandmäßigen Handlungen. — 9. Die Frage des Bewußtseins und des Gefühls. 10. Die histologische Grundlage. — 11. Die Unterschiede der Tierseele und der Menschenseele. Anhang: Die Gehirne der Bienen und Ameisen.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Der Farbensinn und Formensinn der Biene.

Von

Karl v. Frisch

(Privatdozent und Assistent am Zool. Institut München).

Mit Tafel 1–5 und 12 Abbildungen im Text.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	2
1. Nachweis des Farbensinnes	9
2. Beschaffenheit des Farbensinnes	30
3. Der Farbensinn der Biene und die Blumenfarben	43
a) Die Blumenfarben im allgemeinen	43
b) Der „Farbenwechsel“ der Blüten, „Kontrastfarben“ und „Saftmale“	51
c) Die „Lieblingsfarben“ der Bienen	56
4. Der Formensinn der Biene und seine Bedeutung beim Blumenbesuch	58
5. Mißglückte Dressurversuche mit unnatürlichen Formen; ein Beitrag zur Psychologie der Biene	73
6. Biologische Notizen	80
7. Die praktische Bedeutung eines farbigen Anstriches der Bienenstöcke; Versuche über die Orientierung der Bienen bei der Heimkehr in den Stock	86
a) Historisches	86
b) Eigene Versuche	90
c) Ratschläge für den Imker	101
Zusammenfassung	102
Anhang. Versuchsprotokolle zu Kapitel 1 und 2	105
Literaturverzeichnis	174

Einleitung.

In den 60er Jahren des 18. Jahrhunderts legte J. G. KÖLREUTER (47) den Grund zu der Erkenntnis von der wechselseitigen Anpassung zwischen Blumen und Insecten, indem er als Erster auf die Notwendigkeit des Insectenbesuches für die Bestäubung vieler Blüten ausdrücklich hinwies. Bald darauf, im Jahre 1793, veröffentlichte CHRISTIAN KONRAD SPRENGEL (103) sein bekanntes Werk: „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“; es enthält in klarer Darstellung die Grundzüge der „Blumentheorie“, welche die Eigentümlichkeiten, durch die sich die „Blumen“ von den unscheinbaren Blüten unterscheiden, als Anpassungen an den Insectenbesuch auffaßt. Wie SPRENGEL in der Einleitung erzählt, war er bei der Betrachtung der Blüte eines Storchschnabels auf die feinen Haare an dessen Blumenblättern aufmerksam geworden und er dachte nach, wozu sie dienen könnten; er fand sie geeignet, die süßen Safttröpfchen der Blumen vor der Verwässerung durch Regen zu schützen, ohne doch den Insecten den Zutritt zu ihnen zu verhindern. Und je mehr er die Untersuchung auf andere Blumen ausdehnte, desto mehr sah er ein, daß ihr süßer Saft „um der Insecten willen abgesondert werde, und, damit sie denselben rein und unverdorben genießen können, gegen den Regen gesichert sey.“ Ein Vergißmeinnicht brachte ihn auf den Gedanken, daß hier der gelbe Ring, welcher die Öffnung der Kronenröhre umgibt und gegen die himmelblaue Farbe des Kronensaumes so schön absticht, den Insecten beim Auffinden des Saftes als Wegweiser diene. Er fand auch bei anderen Blumen solche „Saftmale“ und schloß nun: „Wenn die Krone der Insecten wegen an einer besonderen Stelle besonders gefärbt ist, so ist sie überhaupt der Insecten wegen gefärbt; und wenn jene besondere Farbe eines Teils der Krone dazu dient, daß ein Insekt, welches sich auf die Blume gesetzt hat, den rechten Weg zum Saft leicht finden könne, so dienet die Farbe der Krone dazu, daß die mit einer solchen Krone versehenen Blumen den ihrer Nahrung wegen in der Luft umherschwärmenden Insecten, als Saftbehältnisse, schon von weitem in die Augen fallen.“ Er konnte eine Bestätigung dieser Ansicht darin erblicken, daß diejenigen Blumen, welche des Abends aufbrechen, bei Tag aber geschlossen sind, keine bunten Blumenblätter, sondern eine große hellgefärbte Krone besitzen, „damit sie in der Dunkelheit der Nacht den Insecten in die Augen fallen. . . . Ein Saftmaal

hingegen findet bey ihnen nicht Statt. Denn hätte z. B. die weiße Krone einer Nachtblume ein Saftmaal von einer andern, aber auch hellen Farbe, so würde dasselbe in der Dunkelheit der Nacht gegen die Farbe der Krone nicht abstechen, folglich ohne Nutzen seyn. Hätte sie aber ein dunkel gefärbtes Saftmaal, so würde dies nicht in die Augen fallen, folglich eben so unnütz seyn, als jenes.“ Er erkannte auch, daß manche Blumen nicht durch ihre Färbung, sondern durch starken Duft, andere Blumen durch Farbe und Duft zugleich die Aufmerksamkeit der Insecten auf sich lenken; und „daß alle diese Anstalten sich zwar zunächst und unmittelbar auf die Insekten, vermittelt der Dazwischenkunft dieser aber auf die Blumen selbst beziehen, indem der letzte Endzweck derselben dahin geht, daß die Blumen von den Insekten befruchtet werden.“ Jene Blüten, die nicht durch Vermittlung der Insecten, sondern durch den Wind bestäubt werden, sind ohne süßen Saft, ohne auffallende Farben und Duft.

Diese Ausführungen SPRENGEL'S haben im wesentlichen heute noch Geltung und enthalten bereits die wichtigsten Stützen der Blumentheorie. Doch wurde die Bedeutung der häufigen, zum Teil schon von SPRENGEL gekannten Vorkehrungen, welche Selbstbestäubung der Blüten verhindern und hierdurch die Mitwirkung der Insecten als Überträger des Pollens besonders erforderlich machen, erst viele Jahrzehnte später dem Verständnis nähergerückt, als DARWIN (16, 17) diese Fragen wieder aufnahm und nachwies, daß Kreuzbefruchtung im allgemeinen für die Pflanzen von Vorteil ist. DARWIN und HERMANN MÜLLER (62, 63) haben die Theorie SPRENGEL'S durch zahlreiche neue Beobachtungen gestützt und ausgebaut und machten sie erst in weiteren Kreisen bekannt.

Doch, so einleuchtend diese Theorie war, so gut sie fundiert schien — die Zweifler ließen nicht auf sich warten. Zwar wurde die Bedeutung des Nektars nicht in Frage gezogen, so wenig wie die Bedeutung des Blumenduftes, der die Anwesenheit der Nektarquelle den Insecten schon auf Distanz verrät und sie hinleitet; aber jenes Merkmal der Blumen, das unseren Sinnen am meisten auffällt, ihre „Augenfälligkeit“, bewirkt durch die Größe der Blumenblätter und ihre bunten Farben, sollte für den Blumenbesuch belanglos sein. Es war vor allem PLATEAU (68, 76—94), der sich bemüht hat, durch zahlreiche Versuchsreihen diese Ansicht zu begründen. Er fand, daß künstliche Blumen, auch wenn sie ihren Vorbildern auf das Sorgfältigste nachgeahmt waren, keine Anziehungs-

kraft auf die Insecten ausübten, daß diese sich auch durch Spiegelbilder von natürlichen Blumen nicht täuschen ließen, daß sie dagegen natürliche Blumen auch dann besuchten, wenn diese maskiert oder ihrer auffallenden Blumenblätter beraubt wurden, daß sie auffällige Blumen nicht mehr besuchten, wenn man die nektarhaltigen Teile von ihnen entfernte, daß sie dagegen unauffällige Blumen besuchten, wenn sie mit Honig beschickt wurden; aus diesen und ähnlichen Beobachtungen schloß er, daß sich die Insecten beim Blumenbesuch weder durch die Farbe noch durch die Form, sondern wahrscheinlich ausschließlich durch den Duft der Blüten leiten lassen.

In dieser Angabe steckt wohl ein richtiger Kern; es scheint nach den Untersuchungen ANDREAE'S (2), daß Fliegen und gewisse niedere Bienenarten beim Blumenbesuch hauptsächlich dem Duft nachgehen; in der allgemeinen Fassung aber, in der PLATEAU den Satz ausspricht, ist er gewiß falsch; er gilt vor allem nicht für die bestangepaßten und häufigsten Blumenbesucher, die Hummeln und die Honigbiene. Hierin sind alle Autoren, welche die PLATEAU'Schen Angaben kritisiert und nachgeprüft haben, einig (ANDREAE (2), DETTO (18), v. DOBKIEWICZ (19), FOREL (21), GILTAY (28, 29), KIENITZGERLOFF (41, 42), LOVELL (55—57), REEKER (97), WERY (109) u. a.). Ich sehe von einer eingehenden Besprechung der PLATEAU'Schen Versuche und ihrer Kritik ab; auf manche Einzelheiten werde ich später zurückkommen; wer sich näher dafür interessiert, kann sich am raschesten in FOREL'S „Sinnesleben der Insekten“ (21) orientieren. Hier genüge der Hinweis, daß vielleicht der größte Fehler PLATEAU'S — den er in seinen letzten Arbeiten selbst zugeben und daraufhin auch seine Folgerungen einschränken mußte — der war, daß er mit dem Ortsgedächtnis der Bienen und Hummeln nicht rechnete, nicht berücksichtigte, daß die gleiche Biene zu den gleichen Blumen wiederkehrt, sich ihren Standort merkt und sie dort auch sucht, wenn sie maskiert oder ihrer Blumenblätter beraubt wurden.

Die späteren Untersucher haben denn auch gefunden, daß die Bienen und Hummeln, bei Berücksichtigung der nötigen Kautelen, maskierte oder der Blumenblätter beraubte Blumen nicht oder relativ schwach besuchen, daß sie aber gegen intakte, deutlich sichtbare Blumen auch dann anfliegen, wenn sie unter Glas sind und so ein Ausströmen von Duft verhindert ist, daß sie sich auch durch künstliche Blumen täuschen lassen usw. Daß sie sich aus nächster Nähe durch den Geruchssinn darüber orientieren können, ob eine Blume Nektar enthält oder nicht, hat wohl nie jemand geleugnet.

Auch auf andere Art suchte man den Nachweis zu führen, daß die Farben für die Blumen nicht belanglos sind: indem man den Farbensinn der Insecten prüfte und untersuchte, ob sie verschiedene Farben voneinander unterscheiden und ob sie bestimmte Farben, auf denen ihnen Futter geboten worden, auch unter veränderten Umständen auffinden lernen.

Schon LUBBOCK (58, 59) und HERMANN MÜLLER (64) waren auf Grund von Versuchen, in welchen den Bienen auf verschiedenfarbigen Unterlagen Honig geboten wurde, zu der Anschauung gekommen, daß diese Insecten Farbenunterscheidungsvermögen besitzen und gewisse Farben vor anderen bevorzugen. Den ersten Punkt hat FOREL (21) bestätigt. Er ließ z. B. in seinem Zimmer eine Hummel auf einer blauen Scheibe Honig saugen. Die Hummel flog fort, kehrte wieder und untersuchte nun auch blaue Scheiben, die frei von Honig waren, mit großer Ausdauer, ließ dagegen rote Scheiben unbeachtet, auch wenn sie an die Stelle gelegt wurden, wo die Hummel zuletzt von der blauen Scheibe gefüttert worden war. Es blieb FOREL nicht verborgen, daß ein solcher Versuch kein strenger Beweis für das Vorhandensein von Farbensinn ist. Die Farbe konnte auch an ihrem farblosen Helligkeitswert erkannt werden. Er dachte sich daher eine andere Versuchsanordnung aus, die ich erwähnen will, da sie der von mir benutzten Anordnung nahe kommt. Er ließ sich (21, p. 208, 209) einen großen Streifen Pappe mit einer Reihe von Feldern bemalen, die durch alle Schattierungen von Grau hindurch sich vom tiefsten Schwarz bis zum reinsten Weiß abstufen. Er wollte nun sehen, ob Bienen, die gewöhnt waren, auf blauem Papier Futter zu finden, ein reines blaues Papier auf allen Abstufungen des Grau erkennen würden; doch blieb der Versuch aus nebensächlichen Gründen unausgeführt. Nach FOREL haben noch LOVELL (56) und v. DOBKIEWICZ (19) ähnliche Versuche angestellt, die deutlich zeigen, daß die Bienen beim Aufsuchen einer Nahrungsquelle die Farben der Objekte beachten und sie als Merkzeichen verwerten.

So war denn das Ansehen der SPRENGEL'schen Lehre völlig wieder hergestellt; da erfolgte in jüngster Zeit ein neuer Angriff, der um so ernster schien, als eine gewaltige Zahl von Versuchen und eine durch die besten Mittel gestützte Versuchstechnik seine Grundlage bildeten; CARL v. HESS glaubt zu folgendem Ausspruch berechtigt zu sein (34, p. 670): „Es ist wohl verständlich, dass jener geistvolle Versuch SPRENGELS, die Farben der Blumen mit dem

Besuche der Insekten in Zusammenhang zu bringen, starken Anklang finden konnte, um so mehr, als er bis jetzt den einzigen Anhaltspunkt für das Verständnis der Entwicklung der Blumenfarben zu bieten scheint. Diese Hypothese setzt aber voraus, dass die Farben von den besuchenden Insekten, wenn nicht genau gleich, doch wenigstens bis zu einem gewissen Grade ähnlich gesehen werden, wie von uns; denn wenn die Farbenwahrnehmungen der Insekten von den unserigen wesentlich verschieden und von solcher Art sind, dass wir uns gar keine Vorstellung von ihnen machen können, dann dürfen wir, meine ich, auch nicht schliessen, daß Farben, die für unser Auge auffallend oder anziehend sind, es auch für die Bienen sein müssten. Das Vorhandensein eines dem unserigen auch nur entfernt ähnlichen Farbensinnes bei den Bienen ist aber durch meine Untersuchungen endgültig ausgeschlossen.“

Wir müssen uns nun seine Untersuchungen, aus denen er diese Konsequenz zieht, näher betrachten. Zu ihrem Verständnis ist es nötig, an folgende Tatsache zu erinnern: die Helligkeitsverteilung in einem Spektrum ist für das normale, farhentüchtige Menschenauge eine andere als für das total farbenblinde Menschenauge. Wenn wir mit helladaptierten Augen ein Spektrum betrachten, erscheint uns die Gegend des Gelb am hellsten, von hier aus nimmt die Helligkeit nach dem langwelligen und nach dem kurzwelligen Ende hin in bestimmter Weise ab. Ein total Farbenblinder (und auch der normale Mensch, wenn er hinreichend dunkeladaptiert ist) sieht das Spektrum farblos, er unterscheidet darin nur verschiedene Helligkeiten; die hellste Stelle liegt aber für ihn nicht im Gelb, sondern im Gelbgrün bis Grün, und der rote Teil des Spektrums erscheint ihm sehr dunkel und am langwelligen Ende verkürzt. Durch messende Bestimmung erhält man zwei verschiedene Kurven der Helligkeitsverteilung im Spektrum, von denen eine für das farhentüchtige, die andere für das total farbenblinde Menschenauge charakteristisch ist.

Diese Kurven lassen sich in objektiver Weise auch bei Tieren feststellen, und v. HESS hat solche Bestimmungen in ausgedehntem Maße durchgeführt. Er kam zu dem Resultat, daß die Helligkeitsverteilung im Spektrum für Säuger, Vögel, Reptilien und Amphibien die gleiche ist wie für den normalen Menschen oder nur Unterschiede zeigt, die sich zwanglos aus den anatomischen Eigentümlichkeiten der Netzhaut der betreffenden Tiere (Einlagerung farbiger Ölkugeln) erklären lassen. Bei Fischen und bei allen untersuchten

wirbellosen Tieren (verschiedene See- und Süßwasserkrebse, Raupen, Mücken und Mückenlarven, Käfer, Bienen, Cephalopoden, Muscheln u. a.) fand er dagegen eine Übereinstimmung ihres Helligkeitssinnes mit dem des total farbenblinden Menschen. An Fischen hat er die Versuche am weitesten durchgeführt, und an diesen mag daher seine Methode kurz erläutert werden. Er setzte z. B. in ein Bassin positiv phototactische Jungfische; sie suchten, wenn das Bassin an verschiedenen Stellen verschieden hell beleuchtet wurde, die hellsten Stellen auf. Entwarf er nun in dem Bassin ein Spektrum, so sammelten sich die Fischchen in der Gegend des Gelbgrün bis Grün am dichtesten an, also an der Stelle, die dem total farbenblinden Menschenauge am hellsten erscheint. Um die Helligkeitsverteilung für Fische messend zu bestimmen, brachte er sie in ein Bassin, das zur Hälfte mit weißem Licht, dessen Intensität meßbar variiert werden konnte, zur anderen Hälfte mit einem bestimmten homogenen Lichte bestrahlt war und stellte nun für verschiedene Farben die Intensität des weißen Lichtes fest, bei welcher sich die Fische gleichmäßig in beiden Bassinhälften verteilten, bei welcher ihnen also offenbar das farbige Licht gleich hell erschien wie das weiße. Er erhielt so eine Kurve, die mit der Kurve der Helligkeitsverteilung für das total farbenblinde Menschenauge in auffallender Weise übereinstimmte.

Im Wesentlichen auf ähnliche Art sind die Versuche an wirbellosen Tieren durchgeführt. Bienen erwiesen sich für feinere messende Untersuchungen nicht geeignet; immerhin ließ sich folgendes feststellen: wurden etwa 50—60 Tiere aus dem Stock in ein Parallelwandgefäß gebracht, so eilten die positiv phototactischen Tiere, wenn ein Spectrum in dem Gefäß entworfen wurde, lebhaft nach dem Gelbgrün bis Grün. Wurde der Behälter zur Hälfte rot, zur anderen Hälfte blau belichtet, so eilten die Bienen ins Blau, auch wenn dem farbentüchtigen Menschenauge das Rot deutlich heller erschien; erst wenn das Rot viel heller gemacht wurde als das Blau, gingen die Bienen in die rote Hälfte (34, p. 660, 661); also auch hier fand v. HESS die zwei für den Helligkeitssinn des total farbenblinden Menschenauges charakteristischen Merkmale: die Verschiebung der hellsten Stelle nach dem Grün zu und den relativ geringen Reizwert langwelligigen Lichtes.

Der Schluß war naheliegend, daß die Fische und die wirbellosen Tiere total farbenblind seien, und v. HESS glaubt zu diesem Schlusse um so mehr berechtigt zu sein, als er zeigte, daß die älteren Ver-

suche, einen Farbensinn bei Fischen und niederen Tieren nachzuweisen, durchaus den wesentlichen Unterschied zwischen Farbenunterscheidungsvermögen und Farbensinn nicht berücksichtigt hatten; mit dem Nachweis des ersteren ist ein Farbensinn noch nicht erwiesen; auch der total farbenblinde Mensch vermag Farben zu unterscheiden, er erkennt sie an ihrem charakteristischen farblosen Helligkeitswert. Und so konnten auch FOREL, LOVELL u. A. ihre Bienen an eine bestimmte Helligkeit gewöhnt haben, während sie sie an die Farbe zu gewöhnen glaubten.

So bestechend die v. HESS'schen Versuche auf den ersten Blick erscheinen mögen, beweisend sind sie nicht. Denn der Schluß, daß ein Tier, weil es das Spektrum in der Gegend des Gelbgrün bis Grün am hellsten und am langwelligen Ende verkürzt sieht, total farbenblind sein müsse, ist durchaus nicht zwingend; v. HESS meint, seine Befunde lehren, „dass die Bienen . . . sich in allen hier in Betracht kommenden Beziehungen so verhalten wie ein unter entsprechende Bedingungen gebrachter total farbenblinder Mensch“ (36, p. 84); die wichtigste der „hier in Betracht kommenden Beziehungen“ ist aber doch wohl die, ob Farben nach ihrer Qualität oder nur nach ihrer Helligkeit unterschieden werden. Und über diesen Punkt geben die v. HESS'schen Spektrumversuche gar keinen Aufschluß. Man wird ein Wesen, das die Farben lediglich nach ihrer Helligkeit unterscheidet, als total farbenblind bezeichnen, auch dann, wenn für dieses Wesen die Helligkeitsverteilung im Spektrum eine andere ist als für den total farbenblinden Menschen. Und man wird andererseits einem Wesen, welches Farben nach ihrer Qualität unterscheidet, einen Farbensinn zusprechen, auch dann, wenn die Helligkeitsverteilung im Spektrum für dieses Wesen mit der für den total farbenblinden Menschen gefundenen Helligkeitsverteilung übereinstimmt. Daß Tiere mit solchem Helligkeitssinn, wie ihn v. HESS bei Fischen und Wirbellosen gefunden hat, total farbenblind sein müßten, ist eine Verallgemeinerung eines am Menschen gewonnenen Erfahrungssatzes — eine Verallgemeinerung, deren Berechtigung durch nichts erwiesen ist. Daß tatsächlich Fische, trotz ihres von v. HESS festgestellten Verhaltens, Farbensinn besitzen, habe ich kürzlich gezeigt (22—24), und im Verein mit KUPELWIESER (27) konnte ich das Gleiche für Daphniden nachweisen.¹⁾

1) v. HESS gibt dies freilich nicht zu. Er sucht meine Arbeiten dadurch zu diskreditieren, daß er immer wieder erklärt, sie seien laien-

Hiernach ist man auch nicht mehr berechtigt, bei Bienen und anderen wirbellosen Tieren aus ihrem oben geschilderten Verhalten im Spektrum auf totale Farbenblindheit zu schließen. Ebensowenig war aber ihr Farbensinn bisher erwiesen; v. HESS hat das unbestreitbare Verdienst, auf die Mängel der bisher gebräuchlichen Methoden zum Nachweise des Farbensinnes bei niederen Tieren hingewiesen zu haben.

Bei diesem Stand der Dinge schien es mir angezeigt, neue Versuche über den Farbensinn der Bienen anzustellen; die Resultate habe ich in zwei Vorträgen (25, 26) zum Teil schon kurz publiziert. Bevor ich an ihre ausführliche Schilderung gehe, möchte ich Jenen danken, ohne deren Hilfe ich die Arbeit in dieser Weise nicht hätte durchführen können. Durch den Umstand, daß auf dem väterlichen Landsitze am Wolfgangsee, wo diese Arbeit in den Sommern 1912 und 1913 entstanden ist, eine beträchtliche Zahl von Freunden und Verwandten zu gemeinsamem Ferienaufenthalt zusammenströmt, stand mir ein ganzer Stab von zuverlässigen Hilfskräften zu gebote, die, wie man sehen wird, für die Mehrzahl der Versuche nötig waren. Besonderen Dank schulde ich meinem Freunde Dr. OTTO KOEHLER und vor allem Herrn Hofrat SIGMUND EXNER, der mir stets mit Rat und Tat beigestanden hat.

1. Nachweis des Farbensinnes.

Daß sich die Insecten an gewisse Farben gewöhnen, auf sie „dressieren“ lassen und sie von anderen Farben zu unterscheiden vermögen, darüber kann nach den Versuchen von LUBBOCK, FOREL, LOVELL, v. DOBKIEWICZ u. A. kein Zweifel herrschen. Die Frage

haft und ohne Kenntnis der Physik und Physiologie der Farben an gestellt. Ein stichhaltiger Beweis für diese Behauptung wird nicht erbracht. Wo er mir „Versuchsfehler“ vorwirft, handelt es sich entweder um unzutreffende Behauptungen seinerseits oder um Details, die für das Wesen des Versuches gänzlich belanglos sind. Meine entscheidenden Versuche erklärt er sämtlich für unrichtig. Dabei pflegt er negative Resultate, die er bei einer von der meinigen wesentlich abweichenden Versuchsanordnung erhalten hat, als „Beweis“ für die „Unrichtigkeit“ meiner positiven Resultate ins Feld zu führen. Ich protestiere gegen diese in der Wissenschaft nicht übliche Methode der Polemik, und ich kann verlangen, daß v. HESS so wegwerfende Redensarten, wie sie namentlich in seinen letzten Publikationen auf Kosten einer sachlichen Kritik meiner Versuche überhandnehmen, entweder im einzelnen begründet oder unterläßt.

ist, ob diesem Farbenunterscheidungsvermögen ein Farbensinn zugrunde liegt oder ob die Insecten total farbenblind sind und die Farben nur nach ihrem farblosen Helligkeitswert unterscheiden und erkennen. Im letzteren Falle wäre die SPRENGEL'sche Lehre, daß die Blumenfarben „um der Insekten Willen“ da seien, insofern nicht zutreffend, als nicht die Farbe der Blumen, sondern nur ihre Helligkeit von jenen als Merkzeichen benützt würde.

Welche Umstände hätten dann die Entwicklung der Blumenfarben veranlaßt? Was hätte vor allem die Entstehung jener komplizierten Einrichtungen im Bau der Blumenblätter bedingt, welche es bewirken, daß die Farben vieler Blüten zu den gesättigtesten Farben gehören, die wir im täglichen Leben zu sehen bekommen (EXNER, 20)?

Die erste und wichtigste Frage für mich war somit die nach dem Vorhandensein von Farbensinn bei den Insecten. Der Weg zu ihrer Entscheidung ist durch folgende Überlegung gegeben. Ist ein Tier total farbenblind, so sieht es eine Farbe, sagen wir ein Gelb, genau so wie ein Grau von bestimmter Helligkeit. In einer Serie grauer Papiere, welche in hinreichend feinen Helligkeitsabstufungen von Weiß bis zu Schwarz führt, muß also ein Grau enthalten sein, das für das Tier mit dem Gelb identisch ist. Wenn man ihm nun ein gelbes Blatt in einer solchen Serie grauer Blätter von gleicher Form, Größe und Oberflächenbeschaffenheit vorlegt, so kann es das gelbe Blatt nicht mit Sicherheit herausfinden, es muß dasselbe mindestens mit einem der grauen Blätter verwechseln. Man muß nur das Tier veranlassen, nach der gewünschten Farbe zu suchen, und dies geschieht am einfachsten durch Dressur mit Hilfe von Futter.

Ich habe die Untersuchung zunächst auf die Honigbiene (*Apis mellifica* L., deutsche Rasse) beschränkt, die für die Befruchtung der Blumen von all unseren Insecten die größte Rolle spielt und überdies aus verschiedenen Gründen zum Versuchstier hervorragend geeignet ist. Besonders sei betont, daß die Bienen auch bei Regen an die Futterstellen kamen, so daß die Versuche durch schlechte Witterung keine Unterbrechung erlitten; nur heftige Regengüsse oder große Kälte hielten die Tiere im Stock zurück.

Die Grauserie, welche ich im ersten Sommer (1912) verwendete, hatte ich mir selbst hergestellt, und zwar durch verschieden langes Exponieren von mattem Kopierpapier; die Serie führte in 30, für das menschliche Auge kaum unterscheidbaren Ab-

stufungen von Weiß bis zu Schwarz. Da sich im Laufe des Sommers herausstellte, daß die Anwendung einer derart fein abgestuften Grauserie unnötig ist (vgl. S. 20, 21), schränkte ich im zweiten Sommer (1913) die Serie auf 15 Nummern ein, die ich diesmal aus einer von H. MITTER in Leipzig (Neumarkt 9) bezogenen Serie mattgrauer Papiere (50 Nummern) derart auswählte, daß sie in möglichst gleichmäßigen Abstufungen von Weiß zu Schwarz führte. Im ersten Sommer befestigte ich die grauen und farbigen Papiere mit Reißnägeln auf der Unterlage (vgl. Taf. 1 Fig. 1); für die Fortsetzung der Versuche im zweiten Sommer hatte ich sie auf Karton aufziehen lassen, wodurch die Reißnägeln überflüssig wurden (vgl. Taf. 1 Fig. 4).

Die Maße der Papiere waren im ersten Sommer ca. 10×15 cm, im zweiten Sommer 15×15 cm. Zu erwähnen ist noch, daß ich im zweiten Sommer an 3, schließlich an 4 Plätzen zugleich arbeitete, deren gegenseitige Lage und Entfernung aus der Skizze Fig. M, S. 81 zu ersehen ist. Die Versuche störten sich gegenseitig nicht, da, mit wenigen Ausnahmen, am gleichen Platze stets nur die gleichen Bienen verkehrten (vgl. Kap. 6).

Ich begann damit, daß ich im Freien, an einer vor Regen und direktem Sonnenlicht geschützten Stelle (bei *a*, Fig. M, S. 81) auf einem hölzernen Tische die aus 30 Nummern bestehende Grauserie in beliebiger Reihenfolge, nicht nach der Helligkeit geordnet, befestigte; an zwei beliebig gewählten Stellen wurden zwischen ihnen zwei mattgelbe Papiere¹⁾ (Taf. 5 No. 4) von gleicher Größe eingefügt. Diese 32 Papiere wurden in mehreren Reihen angeordnet, so daß sie eine rechteckige Fläche bedeckten. Auf jedes Blatt wurde ein Uhrschälchen mit abgeflachtem Boden (Durchmesser 4 cm) gesetzt; die beiden Uhrschälchen auf den gelben Papieren wurden mit Honig gefüllt, die anderen blieben leer. Neben dem Tische breitete ich einige große, mit Honig bestrichene Papierbogen aus. Es währte nicht sehr lange, so wurden diese von Bienen entdeckt, und es entwickelte sich ein lebhafter Verkehr zwischen der neuen Futterquelle und einem etwa 100 m davon entfernten Bienenhaus (*B*₂, Fig. M, S. 81). Bald wurden auch die Honigschälchen auf den gelben Papieren von ihnen gefunden, und ich entfernte nun die großen Papierbogen und fütterte ausschließlich aus den Uhrschälchen

1) Ich benutzte die bekannten HERING'schen Papiere, bezogen von RIETZSCHEL in Leipzig, Kreuzstr. 12. Die Farbserie besteht aus 16 Nummern. Auf Taf. 5 sind Proben von ihnen aufgeklebt.

auf den gelben Papieren, anfangs mit Honig, am folgenden Tage und von da ab fast ausschließlich mit konzentriertem Zuckerwasser, das ebenso gierig genommen wurde. Füllt man die Schälchen ständig nach, sobald sie leergetrunken sind, so wachsen die Scharen der kommenden Bienen bald ins Maßlose. Ich fütterte daher in Zwischenräumen von etwa $\frac{1}{2}$ Stunde¹⁾; sobald die Schälchen leer sind, verfliegen sich die meisten Bienen sehr rasch, und erst wenn nach neuerlicher Fütterung die ersten Bienen mit gefülltem Magen in den Stock heimkehren, schwillt die Zahl der Besucher in wenigen Minuten zur früheren Höhe an; diese Bienen sind dann durchaus oder doch in weit überwiegender Mehrheit die gleichen wie zuvor, wovon man sich durch Markierung überzeugen kann. Bei Einhaltung dieser Futterzeiten betrug die Gesamtzahl der Individuen, welche an einem Versuchsplatze verkehrten, angenähert 200.

Um eine Dressur auf einen bestimmten Ort zu vermeiden, wurde — und dies gilt auch für alle folgenden Versuche — die Lage der gelben Papiere häufig (fast vor jeder Fütterung) gewechselt. Auch wenn dies soeben geschehen war, flogen die Bienen, schon am zweiten Tage der Dressur, ohne zu suchen, direkt auf die gelben Papiere los. Hierbei war nun freilich zunächst nicht zu entscheiden, ob sie nicht durch den Geruch des Zuckerwassers geleitet wurden.

Ich machte nun nach 2tägiger Dressur folgenden Versuch. Ich nahm zwei neue, unbenützte gelbe Papiere, denen also noch kein Bienengeruch anhaftete, ebenso zwei neue Schälchen für dieselben; die zwei alten gelben Papiere wurden entfernt, graue an ihrer Stelle befestigt und die neuen gelben an zwei anderen Stellen eingefügt. Dann füllte ich sämtliche Uhrschälchen, auch die auf den grauen Papieren, mit Zuckerwasser. Nun waren auf den verschiedenen Papieren für die Bienen alle Bedingungen gleich bis auf die Farbe und Helligkeit. Waren sie total farbenblind, erkannten sie also das Gelb nur an seinem farblosen Helligkeitswert, dann mußten jene grauen Papiere, welche für sie den gleichen Helligkeitswert besaßen, ebenso stark besucht werden wie die gelben; besaßen sie aber Farbensinn, so war eine Bevorzugung bestimmter grauer Papiere nicht zu erwarten, und die gelben Papiere mußten vor allen grauen bevorzugt werden. Das letztere trat ein. Die Bienen flogen ohne Zögern nach den gelben Papieren und drängten sich auf diesen um

1) Meist von ca. 7 Uhr früh bis ca. 6 Uhr abends.

das Zuckerwasser, während die vielen mit Zuckerwasser gefüllten Schälchen auf den grauen Papieren unbeachtet blieben.

Ich zählte mit einer Anzahl von Hilfsarbeitern die Bienen, die sich während der ersten 10 Minuten auf den Papieren niederließen. Hierbei wurde, um Unsicherheiten zu vermeiden, jede Biene gezählt, die sich setzte, gleichgiltig, ob sie vom Stock her ankam oder etwa nach kurzem Auffliegen zu dem gleichen Papier zurückkehrte, auf dem sie schon gesessen hatte (dies gilt auch für alle folgenden Versuche). Es setzten sich während der 10 Minuten 29 Bienen auf das eine, 45 auf das andere gelbe Papier, dagegen nur 3 insgesamt auf alle 30 grauen Papiere, und zwar eine auf Grau No. 13¹⁾, eine auf No. 17, eine auf No. 21 (diese letztere wurde durch einen Windstoß in das Zuckerwasser der betreffenden Schale hineingeblasen).

Nun wurde das Zuckerwasser aus den Grauschälchen wieder entfernt, und die Bienen bekamen, wie vorher, nur auf Gelb Futter.

Der Versuch wurde nach 2 Stunden wiederholt, mit dem Unterschiede, daß nur ein reines gelbes Papier (natürlich wieder an einer neuen Stelle) in die Grauserie eingefügt, das andere gelbe Papier durch ein beliebiges graues ersetzt wurde; ferner blieben diesmal eine volle halbe Stunde sämtliche Uhrsälchen mit Zuckerwasser gefüllt, und wir zählten während dieser Zeit alle Bienen, die sich setzten. Es waren dies 275 auf dem gelben Papier (das Schälchen mußte wiederholt nachgefüllt werden), dagegen nur 24 auf den grauen Papieren. Diese verteilten sich auf die 31 grauen Papiere folgendermaßen: 1 auf No. 1, 1 auf No. 3, 1 auf No. 18, 2 auf No. 19, 1 auf No. 22, 5 auf No. 25, 3 auf No. 26, 4 auf No. 27, 6 auf No. 29.

Am gleichen Tage machten wir noch einen anderen Versuch. Es wurden wieder zwei neue gelbe Papiere, mit reinen Uhrsälchen versehen, an zwei neuen Plätzen befestigt, und diesmal blieben alle Uhrsälchen, auch die auf den gelben Papieren, leer.²⁾ Der Bienenbesuch war sehr rege, und es ließen sich während der folgenden 5 Minuten 220 Bienen auf den beiden gelben Papieren nieder, wo

1) Ich habe die grauen Papiere ihrer Helligkeit nach numeriert, das hellste mit No. 1, das dunkelste mit No. 30, die im zweiten Sommer verwendete Grauserie entsprechend von 1—15.

2) Auch bei fast allen folgenden Versuchen waren alle Papiere mit leeren reinen Uhrsälchen beschickt. Ich pflegte vor Beginn eines Versuches das Uhrsälchen auf der Dressurfarbe zu füllen und dann zu warten, bis die anwesenden Bienen sich vollgesogen hatten und abgeflogen waren. Dann konnte man sicher sein, daß nach wenigen Minuten zahlreiche Bienen kommen würden (vgl. S. 12), und konnte in der Zwischenzeit ungestört die nötigen Vorbereitungen treffen.

sie dichte Klumpen bildeten, die sich in und neben den leeren Uhrschälchen herumwälzten; die beiden gelben Blätter waren ziemlich weit voneinander entfernt, und man sah häufig Bienen von einem Blatt auffliegen, um sich sogleich auf dem anderen niederzulassen. Keine einzige Biene setzte sich auf eines der 30 grauen Papiere.

Es lag mir daran, das Versuchsergebnis auch photographisch festzuhalten. Da sich die dunklen Bienenkörper auf den Photographien vom gelben Untergrund schlecht abhoben, dressierte ich sie nun in gleicher Weise auf Blau (No. 13, Taf. 5). 24 Stunden nach Beginn der Dressur machten wir den ersten Versuch: ein reines blaues Blatt mit einem reinen Uhrschälchen wurde an einer neuen Stelle in der Grauserie befestigt; es ließen sich auf ihm binnen 4 Minuten 282 Bienen¹⁾ nieder, während sich auf die 31 grauen Papiere insgesamt nur 3 Bienen setzten, und zwar eine auf Grau No. 17, eine auf No. 20, eine auf No. 27.

Eine Stunde später wiederholte ich den gleichen Versuch, abermals mit einem neuen, an einem anderen Ort befestigten, mit einem reinen Uhrschälchen beschickten blauen Papier; sämtliche Uhrschälchen ohne Zuckerwasser. Ich entfernte den Versuchstisch von seinem gewohnten Platze und stellte ihn einige Meter davon in die Sonne; ein Teil der Bienen schwärmte an dem Platze, wo der Tisch vorher gestanden hatte, suchend umher, ein großer Teil aber fand ihn sogleich auf und stürzte sich auf das reine blaue Papier und sein leeres Uhrschälchen dieses Bild ist in der Photographie Taf. 1 Fig. 1 festgehalten. (Es wurde der Tisch von oben herab photographiert.) Die rechts von dem blauen Papier sichtbaren Bienen sind zufliegende Tiere, wie man an ihrem Schatten erkennt.

Wie sehr sich die dressierten Bienen durch die Wahrnehmung der Farbe, wie wenig sie sich durch den Geruch des gewohnten Zuckerwassers leiten ließen, zeigt folgender, am gleichen Tage unter-

1) Die Zahl ist wohl beträchtlich höher als die Zahl der an diesen Versuchen beteiligten Bienen; denn man sah häufig, wie sich Bienen, als sie auf dem blauen Papiere nichts fanden, in die Luft erhoben und suchend über dem Tische umherschwebten, um sich alsbald neuerdings auf dem blauen Papiere niederzulassen. In diesem Falle wurden sie natürlich (vgl. S. 13) doppelt gezählt.

Wenn ein Papier derart stark von Bienen besucht wurde, kann ich nicht dafür einstehen, daß das Zählungsergebnis genau richtig ist; doch wurde stets in zweifelhaften Fällen eher zu wenig als zu viel gezählt, so daß die angegebenen Zahlen wohl zu niedrig, nicht aber zu hoch sein können.

nommene Versuch. Zur Erleichterung der Vorbereitung versah ich einen zweiten Tisch in gleicher Weise wie den Dressurtisch mit einer Grauserie und fügte an einem beliebigen, vom Orte der letzten Fütterung abweichenden Platze — hierauf wurde bei allen Versuchen streng geachtet, und ich brauche es wohl weiterhin nicht mehr zu erwähnen — ein reines blaues Blatt ein. Nun wurden sämtliche Uhrschildchen mit Zuckerwasser gefüllt nur auf das blaue Papier wurde ein reines, leeres Schälchen gesetzt. Dann wurde der Dressurtisch rasch entfernt und der vorbereitete Versuchstisch an seine Stelle gesetzt. Auch jetzt stürzten sich die Bienen scharenweise auf das blaue Papier und ließen die gefüllten Schälchen, welche in nächster Nähe auf den grauen Papieren standen, zunächst ganz unbeachtet. Bevor die Aufnahme (Taf. 1 Fig. 2) gemacht wurde, hatte eine Biene in einem der Grauschälchen das Zuckerwasser entdeckt, und zu ihr gesellten sich bald mehr (im Bilde links unten); doch brauchte es eine beträchtliche Zeit, bis in einer größeren Zahl von Grauschälchen das Zuckerwasser entdeckt wurde, und immerwährend tummelten sich zahlreiche Bienen um das leere Blauschildchen (links von diesem erkennt man in dem Grauschälchen eine ins Zuckerwasser gefallene Biene).

Der Versuch mißlingt freilich, wenn man statt Zuckerwasser den stark duftenden, vielleicht auch an seinem Aussehen von den Bienen erkannten Honig anwendet; zwar fliegt auch dann die große Mehrzahl der Bienen gegen das blaue Papier an, bevor sie sich aber setzen, schwenken sie ab und landen nach kurzem Suchen an einem der Honigschildchen; einige Bienen setzten sich auch bei dieser Versuchsanordnung auf das leere blaue Papier. Als ich sämtliche Uhrschildchen, auch das auf dem Blau befindliche, mit Honig beschickte, ließen sich in den ersten Minuten auf dem blauen Papier allein ca. doppelt so viel Bienen nieder als auf allen 15¹⁾ grauen Papieren zusammen.

Ich modifizierte auch den Versuch in der Weise, daß ich sämtliche Uhrschildchen entfernte. Die Bienen ließen sich durch diese Veränderung nicht stören und flogen auch unter solchen Umständen auf das reine blaue Papier. Der entstehende Bienenklumpen wälzte sich auf dem blauen Blatt hin und her, und zwar meist am Rande des Papiers, wo er am besten Halt fand (Taf. 1 Fig. 3).

Schließlich gebe ich auf Taf. 2 Fig. 5 die Aufnahme eines Ver-

1) Diese Versuche stammen aus dem Sommer 1913, wo ich eine nur aus 15 Nummern bestehende Grauserie verwendete (vgl. S. 11).

suches wieder, bei dem die Grauserie in geordneter Reihenfolge aufgesteckt wurde, um ihre kontinuierliche Abstufung zu zeigen. In der Mitte wurde ein neues blaues Blatt angebracht, sämtliche Uhrschälchen waren leer und rein.

Gegen die bisher geschilderten Versuche könnte man einige Einwände erheben, die ich nun besprechen möchte.

Erster Einwand: Die hohe Zahl der die Dressurpapiere besuchenden Bienen beweist nichts; denn sobald sich eine oder mehrere Bienen an einer Stelle niederlassen, setzen sich die übrigen dazu.

Daß einige, manchmal eine einzige sitzende Biene unter Umständen eine große Anziehungskraft auf andere Bienen ausübt, kann niemandem verborgen bleiben, der sich auch nur kurze Zeit mit derartigen Versuchen beschäftigt. Auch dann, wenn in den bisher geschilderten Versuchen die große Masse der Bienen nur durch das Beispiel der ersten sich setzenden Tiere veranlaßt worden wäre sich niederzulassen, bliebe die Tatsache bestehen, daß die ersten Bienen sich stets auf die Dressurfarbe und nicht auf eines der vielen grauen Blätter setzten. Man kann aber zeigen, daß das Resultat im wesentlichen das gleiche bleibt, auch wenn man die Klumpenbildung ganz verhindert. Ich legte den Blau-dressierten Bienen ein reines Blau in einer Grauserie vor, sämtliche Uhrschälchen waren leer und rein. Und nun wurde jede sich setzende Biene sofort aufgejagt; es setzten sich während 5 Minuten 2 Bienen auf Grau No. 3, 2 auf No. 4, 2 auf No. 7, 2 auf No. 10, 2 auf No. 11, 1 auf No. 15, keine auf eines der übrigen 9 grauen Papiere¹⁾, dagegen 63 auf das eine blaue Papier. Wenn man bedenkt, daß durch das fortwährende Aufscheuchen der einzelnen Bienen auch andere verjagt und am Niedersitzen verhindert werden mußten, wird man zugeben, daß dieses Resultat im wesentlichen das gleiche ist wie das der früher mitgeteilten Versuche. Immerhin wäre bei diesen wahrscheinlich die Frequenz der Dressurfarbe etwas niedriger geblieben, wenn nicht ein Bienenklumpen eine Anziehung auf andere Bienen ausüben würde, und ich lege daher auf die große Höhe der Zahlen kein besonderes Gewicht.

1) Der Versuch stammt aus dem Sommer 1913, Grauserie von 15 Nummern.

Der Grad dieser Anziehungskraft eines Bienenklumpens ist von den Umständen abhängig, und da dieser Punkt für die späteren Versuche von Bedeutung sein wird, will ich noch etwas näher darauf eingehen:

1. Haben die Bienen die Neigung, sich auf ein bestimmtes farbiges Papier zu setzen, so braucht es oft einige Sekunden, bis sie sich dazu entschließen; während dieser Zeit schwärmen sie über dem betreffenden Papier umher. Unter solchen Umständen kann die erste Biene, die sich auf das farbige Papier setzt, in kürzester Zeit alle anderen nach sich ziehen. Üben zwei Papiere angenähert die gleiche Anziehungskraft auf die Bienen aus, dann kann so dasjenige, auf welches sich zufällig die ersten Bienen niederlassen, in den nächsten Minuten einen wesentlich stärkeren Besuch erhalten als das andere.

2. Haben die Bienen die Wahl zwischen einem farbigem Papier, auf das sie dressiert sind, auf dem aber keine Biene sitzt, und einem grauen Papier, auf dem ein Bienenklumpen sitzt, so bildet die Dressurfarbe für sie eine weit stärkere Attraktion als der Bienenklumpen.

Hiervon kann man sich leicht durch folgenden Versuch überzeugen. Ich überdeckte die grauen Papiere und ein blaues mit einer großen Glasplatte. Die Blaudressierten Bienen ließen sich über dem blauen Papier auf der Glasplatte nieder und bildeten da selbst einen ansehnlichen Klumpen.

Anflug der Bienen

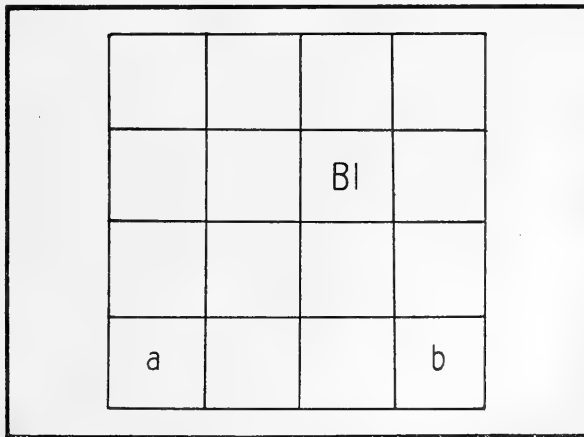


Fig. A.

Nun verschob ich die Glasplatte samt den Bienen derart, daß der Klumpen mitten auf ein graues Papier geriet. Binnen $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Minute bildete sich auf dem Blau ein neuer Bienenklumpen und

der alte, aufs Grau versetzte, erhielt nicht nur keinen wesentlichen Zuzug, sondern löste sich in kurzer Zeit völlig auf. Ich habe diesen Versuch oftmals wiederholt und hierbei die Bienen manchmal auf ein Grau versetzt, das für den total farbenblinden Menschen den gleichen farblosen Helligkeitswert besitzt wie das Blau, in anderen Fällen versetzte ich sie auf ein dunkleres oder ein helleres Grau — der Erfolg blieb stets der gleiche.

Noch eine weitere Versuchsreihe mag als Beleg für diesen Punkt angeführt werden. Die Bienen waren auf ein blaues Blatt in der aus 15 Nummern bestehenden Grauserie dressiert. *B1* (Fig. A) soll die Stelle bezeichnen, an der die Bienen zuletzt vom Blau gefüttert wurden. Ich nahm nun das Zuckerwasserschälchen samt den daransitzenden, saugenden Bienen und setzte es bei *a* auf ein mittelgraues Papier; bei *b* wurde ein blaues, gleichfalls mit einem Zuckerwasserschälchen beschicktes Papier aufgelegt und das blaue Papier bei *B1* durch ein graues ersetzt. Dann wurden die sich setzenden Bienen gezählt, solange, bis bei *b* etwa ebensoviel Bienen saßen wie bei *a*. Nach kurzer Zeit wurde der Versuch in gleicher Weise wiederholt, nur daß jetzt das blaue Papier bei *a*, das graue bei *b* aufgelegt wurde, und so noch mehrmals mit regelmäßigem Platzwechsel des grauen und blauen Papiers. Die Resultate sind in der folgenden Tabelle enthalten:

	Anzahl der mit dem Zuckerwasserschälchen auf das graue Papier versetzten Bienen	Von den in der nächsten Zeit sich niederlassenden Bienen setzten sich	
		zu den Bienen auf dem grauen Papier	auf das blaue Papier
Versuch 1	ca. 15	2	5
" 2	20	0	16
" 3	ca. 20	0	10
" 4	ca. 12	4	18
" 5	20	1	20
" 6	ca. 25	3	24

Solche Versuche habe ich noch mehrfach mit dem gleichen Erfolge wiederholt.

3. Werden die Bienen auf dem Versuchstisch durch keines der Papiere besonders angezogen, so kann ein zufälliges Niedersitzen einer oder mehrerer Bienen auf einem beliebigen Papier andere Bienen nachziehen und zur Bildung eines Klumpens Anlaß geben, der sich aber meist bald wieder auflöst und nur, wenn große Mengen von Bienen anwesend sind, gelegentlich länger (mehrere Minuten) bestehen bleibt.

Zweiter Einwand: Die Bienen erkannten vielleicht das farbige Papier nicht an seiner Farbe, sondern an geringen, durch die verschiedene Herstellungsweise der farbigen und grauen Papiere bedingten Unterschieden der Oberflächenbeschaffenheit.

Bei den im zweiten Sommer verwendeten grauen und farbigen Papieren waren solche Unterschiede für das menschliche Auge nicht erkennbar. Dagegen war bei den im ersten Jahre benutzten grauen Kopierpapieren gegen Ende des Sommers, als sie durch die Witterung schon etwas gelitten hatten, insofern eine geringe Differenz gegenüber den farbigen Papieren vorhanden, als die letzteren etwas matter erschienen. Ein solcher Unterschied könnte vielleicht für das Bienenauge viel auffallender sein als für das unsrige, und so könnte jemand auf den Gedanken kommen, daß die Bienen von vornherein das farbige Papier an einem minimalen derartigen Merkmal erkannt hätten.

Ist dies der Fall, dann muß natürlich jede stärkere Veränderung der Oberflächenbeschaffenheit des farbigen Papiers den Erfolg der Dressur vollständig aufheben. Es wurde nun ein gelbes Papier durch Überziehen mit Firnis stark glänzend gemacht, und es zeigte sich, daß die Bienen auf das glänzend gelbe Papier ebenso gingen wie vorher auf das mattgelbe. Den gleichen Versuch wiederholte ich mit demselben Erfolge an Blau-dressierten Bienen mit blauem Papier. Wollte jemand noch einwenden, daß sie nun, unabhängig von allem Früheren, durch den starken Glanz des farbigen Papiers angezogen worden seien, so ist dem entgegenzuhalten, daß sie ein hell-, mittel- oder dunkelgraues Papier, das auf gleiche Weise glänzend gemacht und nebst dem glänzend-farbigen Papier in die Grauserie eingereiht war, nicht beachtet.

Dritter Einwand: Die Bienen könnten eine viel feinere Empfindung für Helligkeitsunterschiede haben als wir Menschen, und dann ist die Abstufung der Grauserie zu grob; wenn auch dem farbenblinden Menschenauge das farbige Blatt mit einem der grauen Blätter identisch schien, so war doch für das Bienenauge mit seinem feineren Helligkeitssinn noch ein Unterschied vorhanden, und sie könnten so in allen Versuchen die Dressurfarbe doch am farblosen Helligkeitswert erkannt haben.

Soll dieser Einwand zu Recht bestehen, so muß die Voraus-

setzung erfüllt sein, daß die Bienen mit derselben Exaktheit, mit der sie sich auf eine Farbe dressieren lassen, auf ein Grau von bestimmter Helligkeit zu dressieren sind.

Im ersten Sommer versuchte ich es mit einem mittleren Grau (Grau No. 15 der aus 30 Nummern bestehenden Grauserie). Das Verfahren war genau das gleiche wie bei der Dressur auf ein farbiges Papier. Der Platz des Dressurgrau wurde natürlich ebenso wie sonst der Platz der Dressurfarbe häufig verändert. Ich setzte die Dressur 9 Tage lang fort. Aber ebensowenig in den letzten wie in den ersten dieser 9 Tage war ein Erfolg der Dressur erkennbar, während die Bienen doch auf eine Farbe schon nach einem Tage vollkommen dressiert zu sein pflegen. Es war nicht einmal eine Bevorzugung der mittelgrauen Papiere vor den ganz hellen und ganz dunklen festzustellen, wie ich erwartet hatte, sondern die Dressur ist vollständig mißlungen. Die einzelnen Versuche sind im Anhang, Tabelle 1—5 (S. 105) aufgeführt. Ich gebe hier die Gesamtzahl der Bienen, welche bei diesen Versuchen gezählt wurden, in ihrer Verteilung auf die 30 Abstufungen der Grauserie wieder. [Um die von den grauen Papieren eingenommene Fläche auf ein Rechteck zu ergänzen, wurde ein weißes (No. 1) und ein schwarzes (No. 30) Papier doppelt genommen.]

No. der Grauserie	1	1a	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Bienenfrequenz	29	44	32	27	25	78	35	59	37	34	145	31	58	26	125	131

No. der Grauserie	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	30a
Bienenfrequenz	44	40	62	128	26	22	31	74	44	55	51	29	16	26	126	7

Überzeugender noch als das Resultat der Zählungen wirkt der unmittelbare Anblick der Bienen bei diesen Versuchen. Gänzlich ziellos schwärmen sie über dem Tische umher, während die auf eine Farbe dressierten Bienen schon im ersten Augenblick, noch bevor sich ein Tier gesetzt hat, die Dressurfarbe in auffallender Weise umschwärmen. Eben wegen dieser Ziellosigkeit geben hier auch kleine Bienenansammlungen auf diesem oder jenem Papier leicht zur Bildung großer Klumpen Anlaß (vgl. S. 18 Punkt 3) und daher die starken Sprünge in der Frequenzreihe.

Aus diesen Resultaten geht hervor, daß eine so fein abgestufte

Grauserie gänzlich überflüssig ist, und ich bediente mich daher, wie schon erwähnt, im zweiten Sommer einer anderen, nur in 15 Abstufungen von Weiß zu Schwarz führenden Serie. Mit dieser stellte ich noch zwei Versuchsreihen an, welche die eben geschilderten Befunde ergänzen: ich dressierte auf Schwarz und auf Weiß.

Schon der Umstand, daß in der neuen Grauserie die Anzahl der Abstufungen auf die Hälfte reduziert war, ferner die Anwendung von Extremen des Helligkeitsgrades mußte einem besseren Erfolge der Dressur günstig sein. Und tatsächlich war bei der Dressur auf Schwarz (Grau No. 15 dieser Serie) schon am 2. Tage ein klares Resultat vorhanden, indem die Bienen die dunklen Papiere deutlich bevorzugten. Aber hierbei blieb es nun auch während der sechstägigen Dressur. Ein sicheres Auffinden des Dressurschwarz war bei den Versuchen nicht zu erreichen, sondern bald auf diesem, bald auf jenem der drei dunkelsten Papiere, manchmal auch auf beträchtlich helleren, entstanden die Bienenklumpen.

Ich gebe hier wieder nur die Summe aller Bienen, die sich bei den Versuchen gesetzt hatten, in ihrer Verteilung auf die Abstufungen der Grauserie und verweise im übrigen auf die im Anhang, Tabelle 6—12, S. 107, mitgeteilten Versuche.

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Bienenfrequenz	10	3	10	7	12	6	6	36	0	26	21	8	958	87	588

Merkwürdigerweise wollte die Dressur auf Weiß (Grau No. 1 der Serie), obwohl genau nach der gleichen Methode durchgeführt, zunächst absolut nicht gelingen; die Bienen flogen auch nach mehrtägiger Dressur wahllos nach allen grauen Papieren, so wie vordem die auf ein mittleres Grau dressierten Tiere. Offenbar war das Grau No. 1 für die Bienen von den nächst folgenden Abstufungen zu wenig verschieden, diese alle waren für sie „weiß“ und da sie auf der Mehrzahl dieser „weißen“ Papiere kein Futter vorfanden, blieb der Erfolg der Dressur aus. Es mag auch der Umstand mitgespielt haben, daß das weiße Papier an den Stellen, wo es von den Bienen mit Zuckerwasser benäßt wurde, etwas dunkler erschien.¹⁾

1) Das Papier wurde zwar häufig gewechselt, aber ganz konnte ich den Übelstand nicht beheben.

Ich verschaffte mir nun ein Papier, das beim Benässen nicht dunkelte und außerdem noch um eine Nuance heller weiß war als das Grau No. 1 meiner Serie. Und dieses mischte ich nicht unter die ganze Grauserie, sondern ich legte nur 4 Papiere (das Weiß, Grau No. 5, No. 10 und No. 15 [schwarz]) in kleinen Abständen voneinander auf einem gleichmäßig grünen Grunde auf und fütterte die Bienen von dem weißen Papier, dessen Platz, wie immer, häufig verändert wurde. Und so ging nun die Sache ebenso gut und ebenso rasch wie vorher mit Schwarz. Wenn ich nun die ganze Grauserie (natürlich lauter reine Papiere) auflegte, wurden die hellen Papiere vor den dunklen bevorzugt, ohne daß das Dressurweiß mit Sicherheit erkannt wurde. Die Summe der gezählten Bienen in ihrer Verteilung auf die Grauserie gibt die folgende Tabelle an (vgl. hierzu Anhang, Tabelle 13—16).

No. der Grauserie	Dressur- Weiß	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Bienenfrequenz	228	5	124	2	29	1	23	0	1	0	0	1	0	0	2	2

Da sich also die Bienen bei der gleichen Versuchsanordnung, bei der die Dressur auf eine Farbe rasch und mit Sicherheit gelingt, weder auf ein mittleres Grau noch auf Schwarz oder Weiß mit Exaktheit dressieren lassen, so kann die Farbdressur nicht als Dressur auf ein Grau von bestimmter Helligkeit aufgefaßt werden.

Vierter Einwand: Die angebliche Dressur auf die Farbe ist in Wahrheit eine Dressur auf einen (für uns nicht wahrnehmbaren) spezifischen Geruch des farbigen Papiers.

Dieser Einwand ist tatsächlich erhoben worden, obwohl ich bereits in jener Mitteilung (25), in der ich die ersten Resultate kurz publizierte, schrieb:

„Auch aus anderen, gelegentlich gemachten Beobachtungen geht hervor, daß die dressierten Bienen der Farbe nachgingen, unabhängig von den Geruchsqualitäten und auch von der Form der Gegenstände: So wurde, als die Bienen auf Gelb dressiert waren, ein gelber Bleistift, mit dem ich meine Notizen machte, eifrig von ihnen untersucht; während ich ihn zwischen den Fingern hielt und schrieb, flogen sie an ihm auf und ab, wobei sie ihn mit dem Kopfe fast berührten, und ließen sich auch häufig auf ihm nieder. Und als sie auf Blau dressiert waren, wurde eines Tages mein Bruder, der

eine blaue Jacke trug und in einiger Entfernung von dem Versuchstisch, an einer anderen Seite des Hauses, Briefe schrieb, zum Mittelpunkt der suchenden Bienen, so daß er schleunigst seine Jacke auszog und abseits über einen Stuhl hängte, der nun von den Tieren umschwärmt wurde.“¹⁾

Ich könnte diese Beispiele leicht vermehren und manches andere anführen, was gegen die Berechtigung des fraglichen Einwandes spricht. Doch will ich lieber einige neue Versuche schildern, deren Ausgang eine weitere Diskussion dieses Punktes überflüssig macht.

Ich legte meinen Bienen, die seit einigen Tagen in der üblichen Weise auf ein Blau (Taf. 5 No. 13) in der (aus 15 Abstufungen bestehenden) Grauserie dressiert waren, ein reines Blau in der Grau-

1) v. HESS (36, p. 85—87) legte „zur Prüfung dieser Angabe“ seinen Bienen, die er auf Blau dressiert hatte, einen gelben, mit Honig beschmutzten Bleistift vor und sah, daß sie diesen besuchten; auch eine blaue Jacke besuchten sie erst, als er sie mit Honig beschmutzte. Der Versuch zeigt nur — was jedermann weiß — daß Bienen durch Honig angelockt werden können. Bei den oben von mir erwähnten Beobachtungen war weder der gelbe Bleistift noch die blaue Jacke mit Honig beschmutzt.

v. HESS sagt weiter im Anschlusse hieran: „Die an biologisches Beobachten und Denken Gewöhnten könnten fragen, ob es denn wirklich nötig sei, eine der tausendfaltigen Erfahrung jedes sorgfältigen Bienenbeobachters so auffallend widersprechende Meinung, wie die hier durch v. FRISCH vertretene, noch besonders zu erörtern und zu widerlegen: man könne ihnen doch unmöglich zumuten, zu glauben, bei so hochentwickelten und sonst so zweckmäßig organisierten Wesen, wie es die Bienen sind, hätte sich die so unzweckmäßige, ja schädliche Eigentümlichkeit entwickelt, daß die Tiere, wenn sie einmal einen oder zwei Tage auf einem vorwiegend blauen oder gelben Blütenfelde Nahrung gefunden haben, nunmehr auf alle vorwiegend blauen oder gelben Gegenstände flögen, auch wenn diese ihnen keinerlei Nahrung bieten und mit ihren natürlichen Honigspendern, den Blüten, so wenig Ähnlichkeit haben, wie Jacken und Bleistifte“. Ich habe diese absurde Behauptung nicht aufgestellt, sondern gesagt, daß Bienen, die auf ein viereckiges Stück blauen Papiere dressiert waren, auch an eine blaue Jacke flogen etc. Der blumenbesuchenden Biene dient neben der Farbe der Blüte auch ihre Form und vielleicht ihr Duft als Merkzeichen (vgl. Kap. 4). Auf die Form eines Viereckes lassen sich die Bienen nicht dressieren (vgl. Kap. 5); daher ist es nicht merkwürdig, daß sie auch andersartige, in der Nähe befindliche Gegenstände von der gleichen Farbe befliegen, wenn sie auf dem Dressurpapier kein Futter vorfinden.

Daß dies tatsächlich der Fall ist, davon haben sich auch die Mitglieder der deutschen Zoologischen Gesellschaft überzeugt, als ich ihnen

serie vor; sämtliche Uhrschildchen waren leer und rein. Es setzten sich binnen 5 Minuten insgesamt 13 Bienen auf graue Papiere (auf 10 verschiedene Nummern), dagegen 406 auf das blaue Papier. Dann legte ich, nachdem ich inzwischen einmal gefüttert hatte, abermals ein reines Blau an einer anderen Stelle in die Grauserie, deckte eine große Glasplatte über sämtliche Papiere und stellte auf diese, den darunter liegenden Papieren entsprechend, reine, leere Uhrschildchen. Meine Befürchtung, daß sich die Bienen durch den ungewohnten Anblick der Glasplatte würden abschrecken lassen, traf nicht zu, sondern es setzten sich binnen 5 Minuten insgesamt 10 Bienen auf graue Papiere (auf 5 verschiedene Nummern), dagegen 342 Bienen auf das Blau, d. h. auf die Stelle der Glasplatte, unter welcher das blaue Papier lag.

In den beiden folgenden Tabellen, welche zugleich die Anordnung der Papiere angeben, sind die Ergebnisse dieser beiden Versuche eingetragen.

8. August 1913.

8⁰⁰⁻⁰⁵. Blau in der Grauserie, unbedeckt.

Anflugseite der Bienen.

Grau ₄ 0	Grau ₂ 1	Grau ₁₁ 0	Grau ₇ 0
Grau ₃ 1	Grau ₆ 1	Blau ₁₃ 406	Grau ₁ 2
Grau ₅ 2	Grau ₁₃ 0	Grau ₉ 1	Grau ₈ 1
Grau ₁₄ 1	Grau ₁₂ 0	Grau ₁₀ 1	Grau ₁₅ 2

zu Pfingsten 1914 einige Versuche an Blau-dressierten Bienen demonstrierte (vgl. S. 27, 28). Es wurde bei dieser Gelegenheit wiederholt bemerkt, daß nach dem Entfernen des mit Zuckerwasser gefüllten Futter-schildchens die nach Nahrung suchenden Bienen in auffällender Weise blaue Kleidungsstücke der Zuschauer und Zuschauerinnen umschwärmten. Die größte Verwunderung aber erregte der folgende Vorfall: ich hatte soeben Probeabzüge von den Tafeln der vorliegenden Arbeit erhalten und

830-35. Sämtliche Papiere mit einer Glasplatte bedeckt.

Anflugseite der Bienen.

Grau ₁₀ 0	Grau ₅ 0	Grau ₇ 0	Grau ₁₁ 2
Grau ₆ 2	Grau ₃ 1	Grau ₂ 1	Grau ₁₅ 0
Grau ₁₃ 0	Blau ₁₃ 342	Grau ₄ 4	Grau ₈ 0
Grau ₁₂ 0	Grau ₉ 0	Grau ₁ 0	Grau ₁₄ 0

Ich habe diesen Versuch oftmals wiederholt. Auf Taf. 1 Fig. 4 ist die Photographie eines solchen wiedergegeben. Das Resultat war stets das Gleiche.

Auch nach einer anderen Methode führte ich solche Experimente durch. Ich besaß von früheren Untersuchungen her eine große Anzahl Glasröhrchen, die zum Teil mit grauen (MITTER'schen), zum Teil mit farbigen (HERING'schen) Papieren ausgekleidet waren. Fig. B stellt ein solches Röhrchen in

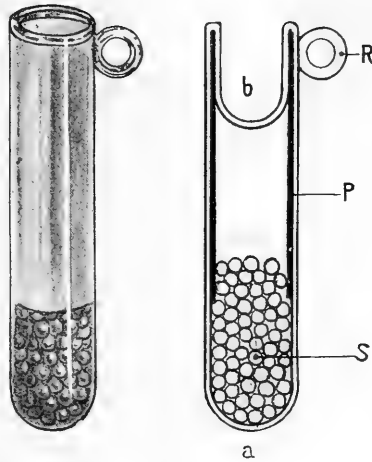


Fig. B.

entfaltete (zufällig in der Nähe des Versuchstisches) die Taf. 1, auf der die 4 blauen Dressurpapiere in blauer Farbe reproduziert sind; das Blau war auf der Probetafel dunkler und intensiver als auf der vorliegenden Taf. 1. Nach wenigen Sekunden hatten sich einige dressierte Bienen eingestellt, die gegen die kleinen blauen Felder anfliegen und sich bald hier, bald dort auf einem der 4 Felder niederließen, wobei sie es mit ihrem Körper fast ganz bedeckten. Ich führte diesen Versuch in den nächsten Tagen noch oftmals vor. Er gelang in gleicher Weise, wenn der Probeabzug mit einer Glasplatte bedeckt war.

der Außenansicht und im Durchschnitt dar. Die Länge der Röhren betrug 8 cm. Wie man sieht, waren die Papiere (*P*) in den Röhren eingeschmolzen, es konnte also von einem etwaigen Duft des farbigen Papiers nichts nach außen dringen. Die Röhren dienten ursprünglich zur Verwendung im Wasser, worin sie aufrecht schwimmen sollten; deshalb sind sie mit Schrot (*S*) versehen.

Bei der Herstellung der Röhren ließ ich mir zuerst den Glasbestandteil liefern; die Röhren waren zunächst länger, als sie später werden sollten, und bei *a* offen. Nun wurden durch die untere Öffnung die Papiere eingeschoben, dann das Schrot eingefüllt und die Röhren zugeschmolzen. Es wurde sorgfältig darauf geachtet, daß die Röhren in allen Punkten — abgesehen von der Farbe der Papiere — untereinander gleich waren.

Ich dressierte nun die Bienen auf ein gelbes (Taf. 5 No. 5) Röhren: an einem steil aufgerichteten, mit Pergamentpapier überzogenem Brette wurden graue Röhren der verschiedensten Helligkeitsgrade¹⁾ und 3 gelbe Röhren vermittelst der Glasringe *R* (Fig. B) aufgehängt und in die Höhlung (*b*, Fig. B) der gelben Röhren Honig gefüllt. Nun wurde in der bekannten Weise dressiert. Als ich am folgenden Tage ein reines gelbes Röhren, das weder mit Bienen noch mit Honig in Berührung gewesen war, an einer neuen Stelle unter die Grauserie hängte, wurde es, im Gegensatz zu den grauen Röhren, sofort von den Bienen umschwärmt, und viele Tiere setzten sich darauf.

Auf Taf. 2 Fig. 6 ist die Photographie eines solchen Versuches reproduziert. Das mit \times bezeichnete Röhren ist das gelbe.

Bei einem Zählversuch setzten sich binnen 5 Minuten auf die 15 Grauröhren insgesamt 34, auf das Gelbröhren allein 238 Bienen.

Da es bei der Fütterung unvermeidlich war, daß die Bienen das Pergamentpapier mit Honig beschmutzten, stellte ich mir zwei gleichmontierte Bretter her, von denen eines nur zur Dressur, das andere nur zu den Versuchen verwendet wurde. Daß die Versuchsröhren stets rein gehalten und ihre Plätze ständig gewechselt wurden, braucht wohl nicht mehr betont zu werden.

Ich dressierte dann die Bienen in gleicher Weise auf ein Blauröhren (No. 12, Taf. 5). Ein bereits 24 Stunden nach Beginn der Dressur unternommener Zählversuch hatte folgendes Resultat. Es

1) Ich hatte mir auch hier eine Serie von 15 Röhren ausgewählt, welche in kontinuierlicher Abstufung von Weiß bis zu Schwarz führte.

setzten sich binnen 5 Minuten auf das Blauröhrchen 368 Bienen, auf die Grauröhrchen insgesamt 60, und zwar in folgender Verteilung:

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Bienenfrequenz	18	0	2	1	4	0	0	1	0	3	2	2	13	12	2

Etwas später, als die Bienen bereits mehrere Tage auf das Blauröhrchen dressiert waren, ergab die Wiederholung des gleichen Versuches folgende Zahlen: binnen 5 Minuten setzten sich 12 Bienen insgesamt auf alle Grauröhrchen, 490 Bienen auf das Blauröhrchen.

Die hohen Zahlen, trotz der kleinen Röhrchen, erklären sich dadurch, daß bei starkem Bienenbesuch auf dem oberen Rande des Farbgläschens rasch ein Klumpen entstand, der für die Kräfte der untersten Bienen zuviel war; der ganze Klumpen rutschte ab, platzte unten auf der Tischplatte auf, und nun sah man die Bienen nach allen Seiten auseinanderstieben und in den nächsten Sekunden sich wieder auf dem Farbröhrchen sammeln.

Taf. 2 Fig. 7 zeigt die Photographie eines Versuches mit derart blau-dressierten Bienen. Das mit \times bezeichnete Röhrchen ist das blaue.

Da also an den Resultaten durch das Einglasen der Papiere nichts geändert wird, kann der Erfolg der Dressur nicht durch einen spezifischen Geruch der farbigen Papiere erklärt werden.

Fünfter Einwand: „Es ließ sich zeigen, dass sowohl die älteren Angaben LUBBOCK'S und FOREL'S wie auch die neueren v. FRISCH'S, nach welchen eine „Dressur“ der Bienen auf bestimmte Farben möglich sein sollte, sämtlich unrichtig sind. Sobald man den Bienen verschiedene Farben unter sonst gleichen Bedingungen sichtbar macht, erweist es sich als völlig unmöglich, sie an bestimmte Farben zu gewöhnen und durch solche anzulocken.“ (v. HESS, 36, p. 105.)

Zu diesem Schlusse kam v. HESS, als er die in meinem ersten Vortrage (25) mitgeteilten Befunde nachprüfte.

Ich brauche demgegenüber nur darauf hinzuweisen, daß ich den entscheidenden Versuch zu Pfingsten 1914 der deutschen Zoologischen Gesellschaft in Freiburg i. B. und am 10. und 11. Juli 1914 der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München demonstriert habe. In Freiburg hatte ich 2 Tage vor der ersten Demonstration

am 31. Mai, damit begonnen, im Garten des Zoologischen Instituts Bienen des dortigen Bienenstandes in der früher geschilderten Weise (S. 11, 12) auf Blau zu dressieren. Am 2., 3. und 4. Juni zeigte ich in oft wiederholten Versuchen, daß die Bienen ein blaues Blatt in der aus 15 Nummern bestehenden Grauserie mit Sicherheit auffinden, auch dann, wenn alle Papiere mit einer Glasplatte bedeckt sind, und daß sie, wenn man ihnen nebeneinander (unter Glas) ein graues und ein blaues Blatt vorlegt, die beide für den total farbenblinden Menschen den gleichen farblosen Helligkeitswert besitzen, stets das Blau und nie das Grau befiegen u. a. m.¹⁾ Die gleichen Versuche zeigte ich in München. v. HESS hat freilich auch diese Gelegenheit, sich von der Richtigkeit meiner Angaben selbst zu überzeugen, unbenutzt vorübergehen lassen; er ist der Einladung nicht gefolgt. Seine oben zitierte Behauptung wird er aber nicht mehr gut aufrecht halten können.

Man wird nun danach fragen, wie es denn möglich sein konnte, daß seine Dressurversuche so gänzlich mißglückt sind.

Da fällt vor allem auf, daß ein großer Teil der Bienen, an welchen er seine Versuche anstellte, nicht oder nur mangelhaft dressiert war. Er zeichnete wiederholt eine große Zahl der an den Futterstellen vorhandenen Bienen und stellte fest, daß sich zu ihnen im weiteren Verlaufe „eine ansehnliche Zahl neuer, d. h. noch nicht eingeflogener Bienen zu gesellen pflegt“; als er einmal „150 Bienen gezeichnet hatte, war die Zahl der am folgenden Tage an den Futterstellen angetroffenen gezeichneten Bienen verhältnismäßig klein gegenüber der großen Zahl der nicht gezeichneten; nicht selten war eine ansehnliche Schar von Bienen beim Honig versammelt, unter welchen sich nicht eine einzige gezeichnete befand“ (36, p. 93). Ohne jede Berechtigung (vgl. S. 12 und Kap. 6) nimmt er an, daß dies auch bei meinen Versuchen so gewesen sei. Zwar achtete er „bei allen Versuchen nicht so sehr darauf, wie viele Bienen auf den verschiedenen Farben, z. B. des Spektrums (s. u.), sich niederließen, als vielmehr darauf, ob auf die verschiedenen Farben sich gezeichnete als erste niederließen und ob dies solche waren, die einen oder bereits mehrere Tage auf Blau „dressiert“ waren“ (p. 94), doch findet man im Folgenden keine näheren Angaben da-

1) Die Demonstration ist in den „Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft“ (26a) des Näheren beschrieben.

rüber. Die Anwesenheit zahlreicher nicht oder nur mangelhaft dressierter Bienen konnte die Resultate nur ungünstig beeinflussen.

Betrachten wir nun die Experimente selbst. Der „eindringlichste“ von allen seinen Versuchen ist der folgende. Er hatte seine Bienen 3 Tage lang auf Blau dressiert, indem er ihnen auf verschiedenartigen blauen Gegenständen Honig bot. Dann setzte er den Bienen ein großes (30 cm breites, fast 2 m langes) „Spektrum“ vor, das aus Pigmentpapierstreifen zusammengestellt war. Über dasselbe hatte er der ganzen Länge nach einen Honigstreifen gezogen. Die Bienen flogen an den Honig, ohne daß eine Bevorzugung des blauen „Spektrum“-Teiles erkennbar war. Derselbe Autor, der dies als Beweis für die „Unrichtigkeit“ meiner Versuche anführt, hat in der gleichen Arbeit einige Seiten vorher (p. 86) ausdrücklich darauf hingewiesen, „wie unbedeutende Mengen Honig schon genügen können, um die Bienen anzulocken“. Dies betont er an einer Stelle, wo es sich darum handelt, meine Angaben als unrichtig hinzustellen. Wo aber eine gleichmäßige Verteilung der Bienen über die ganze Länge des „Spektrums“ in seinem Sinne ist, nimmt er keinen Anstand daran, das „Spektrum“ in seiner ganzen Länge mit dem mächtigen Lockmittel des duftenden und frei sichtbaren Honigs zu versehen.

Auch in fast allen übrigen derartigen Versuchen, die v. HESS erwähnt, hat er den Bienen auf allen Papieren Honig geboten. Daß bei solchem Vorgehen auch mir die Versuche mißlungen sind, habe ich schon auf S. 15 erwähnt. Daß sie bei mir nicht so völlig negativ ausfielen wie bei v. Hess, dürfte auf einen weiteren von ihm begangenen Fehler zurückzuführen sein. Er hat den Bienen fast stets bei den Versuchen andere Gegenstände vorgesetzt als bei der Dressur; er hat sie z. B. auf Blau dressiert, indem er sie auf großen und kleinen blauen Papieren, die mit Glasplatten überdeckt waren, auf unbedeckten blauen Flanellstücken, blauem Enzian und künstlichen Kornblumen fütterte. Die lange schwarze Tafel mit dem Spektrum, die den Bienen in dem oben besprochenen Versuch vorgesetzt wurde, war ihnen gänzlich fremd, was ein Stutzen und Zögern zur Folge haben mußte und so die Entdeckung des überall gebotenen Honigs begünstigte.¹⁾

1) Sollte sich v. HESS darauf berufen wollen, daß nach meinen eignen Angaben die Bienen auch auf andersartige Gegenstände flogen, welche mit dem Dressurobjekt nur die Farbe gemeinsam hatten (vgl. S. 22 ff.), so ist dazu zu bemerken, daß dies nur dann geschah, wenn sie auf dem

Wie oft und in welchen Zwischenräumen die Versuche angestellt wurden, wird nicht gesagt. Natürlich wirkt jeder Versuch, bei dem den Bienen auf grauen Gegenständen oder auf anderen Farben als auf der Dressurfarbe Honig geboten wird, dem Erfolge der vorangegangenen Dressur entgegen und muß die späteren Versuche ungünstig beeinflussen.

v. HESS erwähnt kein einziges Experiment, bei welchem er eine der meinigen ähnliche Versuchsanordnung getroffen hätte. Da alle aus seiner Darstellung ersichtlichen Punkte, durch welche sich seine Anordnung von meiner unterschied, einem Gelingen der Versuche entgegenwirken mußten, sind seine negativen Resultate verständlich.

Ein weiterer Einwand gegen die geschilderten Versuche dürfte sich kaum finden lassen. Es sei noch erwähnt, daß mir, sobald nur die Bienen genügend lange dressiert waren, niemals ein solcher Versuch mißlungen ist, niemals in einer Grauserie, welche die Dressurfarbe enthielt, ein Bienenklumpen auf einem grauen Blatt entstanden¹⁾ oder auf der Dressurfarbe ausgeblieben ist. Und so wird man wohl den Bienen einen Farbensinn nicht mehr abstreiten können.

Ob dieser Farbensinn mit bewußten Empfindungen verbunden ist, ist eine Frage für sich; zu ihrer Entscheidung fehlt uns jeglicher Anhaltspunkt.

2. Beschaffenheit des Farbensinnes der Bienen.

Eine beträchtliche Zahl von Naturforschern hat sich bereits um die Entscheidung der Frage bemüht, ob den Bienen ein Farbensinn zukommt oder nicht. Die Mehrzahl von ihnen glaubte die Frage in positivem Sinne beantworten zu können. Aber keiner hat versucht, einen Schritt weiter zu gehen und über die Beschaffenheit des Farbensinnes der Bienen Aufschluß zu gewinnen; nur die Wahrnehmbarkeit des Ultraviolett wurde mehrfach diskutiert.²⁾ Man

Dressurtische kein Futter vorfanden, und daß sich auch dann nur die Minderzahl der Bienen so benahm, während die Mehrzahl hartnäckig die auf dem gewohnten Platze ausgebreiteten Papiere nach Futter absuchte.

1) Von den Versuchen mit gefüllten Schälchen abgesehen.

2) Über diesen Punkt können meine Versuche keinen Aufschluß geben. Nach v. HESS (34, p. 653 ff.) geben ultraviolette Strahlen bei

findet sogar recht skeptische Ansichten darüber, ob es jemals möglich sein würde, über die Qualitäten des Farbensehens niederer Tiere etwas zu erfahren.

Mir schien es aussichtsvoll, mit Hilfe der im vorigen Kapitel geschilderten Dressurmethode einen Versuch in dieser Richtung zu unternehmen. Es boten sich zwei Wege: durch Dressur auf Papiere in möglichst vielen verschiedenen Farbennuancen mußte sich feststellen lassen, ob all diese unserem Auge farbig erscheinenden Papiere auch vom Bienenauge farbig gesehen werden oder ob etwa der Farbensinn der Bienen dem unsrigen gegenüber beschränkt ist. Und ferner: wenn man den auf eine bestimmte Farbe dressierten Bienen eine ganze Serie verschiedenfarbiger Papiere vorlegt, so ist zu erwarten, daß sie nicht ausschließlich die Dressurfarbe, sondern in geringerem Grade auch andere, ihnen ähnlich erscheinende Farben aufsuchen werden; sind diese anderen Farben jene, welche auch unserem Auge mit der Dressurfarbe ähnlich erscheinen, so kann man daraus auf einen dem unsrigen ähnlichen Farbensinn der Bienen schließen. Beide Wege habe ich eingeschlagen, und zwar naturgemäß gleichzeitig: sobald die Dressur auf eine bestimmte Farbe gelungen war, wurde auch untersucht, wie sich diese Bienen gegenüber der ganzen Farbenserie verhielten; der Übersichtlichkeit wegen werde ich aber hier die beiden Gruppen von Versuchen getrennt besprechen.

Ich schildere zunächst die Versuche, bei welchen den auf eine bestimmte Farbe dressierten Bienen ein reines Blatt der Dressurfarbe in der Grauserie vorgelegt wurde. Die Methode war genau dieselbe wie bei den im 1. Kapitel beschriebenen Experimenten. Bei allen Versuchen war die Dressurfarbe und die grauen Papiere mit leeren, sauberen Uhrschildchen bespickt.

Die Dressurversuche mit Gelb No. 4, Gelb No. 5, Blau No. 12 und Blau No. 13 (vgl. Taf. 5) sind schon im 1. Kapitel beschrieben. In gleicher Weise gelang die Dressur auf Orangerot No. 3, Gelbgrün No. 7, Violett No. 14 und Purpurrot No. 15. Ich brauche hierauf nicht näher einzugehen und kann auf die im Anhang, S. 121, 128,

Krebsen und Insecten zu einer (ziemlich unbedeutenden) Helligkeitswahrnehmung Anlaß, jedoch indirekt, indem sie in den Augenmedien Fluoreszenz hervorrufen, wobei das kurzwellige in längerwelliges Licht umgewandelt wird.

165 u. 171, mitgeteilten Protokolle verweisen. Andere Resultate lieferte die Dressur auf reines Rot¹⁾ und auf Grün.

Dressur auf Rot. — Als ich im Sommer 1912 meinen Bienen nach 2—6tägiger Dressur auf Rot No. 1 (Taf. 5) ein reines rotes Blatt in der Grauserie vorlegte, fanden sie es nicht mit Sicherheit auf, sondern besuchten angenähert ebenso stark die dunkelsten Papiere der Grauserie. Bei diesen Versuchen war schon in den ersten Augenblicken, noch bevor sich ein Tier gesetzt hatte, der wesentliche Unterschied gegenüber dem Verhalten der gelb- oder blau-dressierten Bienen zu erkennen: kein ausschließliches Umschwärmen der Dressurfarbe; aber auch nicht etwa ein zielloses Umherfliegen über dem Versuchstische; sondern von den dunkelsten grauen Papieren zu dem roten und wieder zu den schwarzen flogen sie kreuz und quer, jedes dieser Blätter umschwärmend, als wären diese alle für sie gleich. Und dann entstand bald auf dem roten, bald auf einem dunkelgrauen oder schwarzen Blatt zuerst der Bienenklumpen, je nachdem, wo sich gerade die ersten Bienen niederließen. Oft löste sich ein solcher Klumpen bald wieder auf, um sich rasch auf einem anderen Dunkelgrau von neuem zu versammeln. Oder es kam gleichzeitig auf dem roten und auf schwarzen Papieren zu Klumpenbildungen. Manchmal, jedoch selten, entstanden auch auf hellgrauen Papieren beträchtliche Bienenansammlungen.

Die Photographien Fig. 8 und 9 auf Taf. 2 können nur eine schwache Vorstellung von diesem Anblick geben. Zum Zweck der photographischen Aufnahmen wurde, nachdem der „Dressurtisch“ entfernt worden war, der „Versuchstisch“, auf dem eine Grauserie und ein rotes Blatt in anderer Anordnung aufgesteckt war, einige Schritte vom Dressurplatz entfernt in die Sonne gestellt. Es entstand ein großer Bienenklumpen auf einem schwarzen Blatt, ein kleinerer auf einem mittelgrauen (Taf. 2 Fig. 8). Nachdem die Bienen aufgejagt worden waren, versammelten sie sich gleich darauf auf dem roten (mit \times bezeichneten) Blatt (Taf. 2 Fig. 9).

Die einzelnen Zählversuche sind im Anhang, Tabelle 17—21 (S. 113) angeführt. Hier gebe ich nur die Summe der gezählten Bienen in ihrer Verteilung auf die Grauserie und das Rot, aus den Tabellen 17—20.

1) Im Gegensatz zu Purpurrot. Spektral rein sind die HERING'schen roten Papiere natürlich nicht.

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	11	3	77	4	4	14	24	4	16	3	16	34	5	14	3	8
No. der Grauserie	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Rot₁	
Bienenfrequenz	9	1	13	2	2	19	21	3	20	33	124	29	316	86	215	

Im Sommer 1913 nahm ich diese Versuche für kurze Zeit nochmals auf und dressierte die Bienen auf Rot No. 1 in der neuen, aus 15 Nummern bestehenden Grauserie. Nach eintägiger Dressur war die Verteilung der Bienen bei zwei rasch nacheinander unternommenen Zählversuchen:

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot₁
Bienenfrequenz																
1. Versuch	0	0	2	1	1	7	5	3	1	5	4	3	3	7	305	11
2. Versuch	5	2	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	18	10	212
Summe	5	2	3	1	1	7	6	5	1	5	4	3	3	25	315	223

Das Nähere über diese Versuche findet man im Anhang S. 115, Tabelle 22 und 23.

Aus diesen Beobachtungen ist zu schließen, daß für das Bienenauge Rot und Schwarz sehr ähnlich oder identisch ist.¹⁾

Besonderes Interesse hatte die Dressur auf das Rot No. 2 (Taf. 5), da dieses ziemlich genau der Farbe des Mohnes und zahlreicher ornithophiler Blüten (vgl. Kap. 3a) entspricht. Dieses Rot wurde nun in der Mehrzahl der Versuche von den Bienen richtig aus der Grauserie herausgefunden (vgl. S. 116, Tabelle 24—29). Doch muß es ihnen noch außerordentlich dunkel erscheinen. Denn sie umschwärmten die dunkelgrauen und schwarzen Papiere in auffallender Weise, und es kam auch noch mehrmals auf Dunkelgrau und Schwarz zur Klumpenbildung (Tabelle 24, 25, 29).

Dressur auf Grün. Nach dieser Feststellung war ich auf den Ausgang der Gründressur sehr gespannt. Denn die Möglichkeit einer „Rotgrünblindheit“ der Bienen war nicht von der Hand zu weisen, und es wäre doch ein schönes, biologisch interessantes

1) Zu dem gleichen Resultate ist auf anderem Wege v. HESS gelangt (vgl. p. 7).

Resultat gewesen, wenn das Grün des Laubes den Bienen farblos erschiene. Das letztere traf nun freilich nicht zu.

In der HERING'schen Farbenserie ist kein Grün enthalten, das mit dem Blattgrün übereinstimmt. Ich verschaffte mir daher ein anderes mattgrünes Papier¹⁾, das dem Grün des Laubes wenigstens nahekommt (Taf. 5 „grasgrün“). Dieses Grün wurde von den Bienen nach kurzer Dressur mit Sicherheit aus der Grauserie herausgefunden (vgl. Anhang, Tabelle 49, 50, S. 131). Es schien aber wünschenswert, die Versuche auch mit einer Farbe anzustellen, die dem Blattgrün nicht nur nahesteht, sondern mit ihm identisch ist. Zu diesem Zwecke färbte ich mattweiße Papiere mit Chlorophyllfarbstoff gleichmäßig grün, der durch Äther aus Blättern von *Urtica urens* extrahiert worden war. Ich verdanke den Extrakt der Freundlichkeit von Herrn Hofrat E. LUDWIG in Wien. Auch auf dieses Grün ließen sich die Bienen mit Leichtigkeit dressieren.

Mit dem HERING'schen Grün No. 9 (Taf. 5), welches etwas bläulicher ist als das Blattgrün, gelang die Dressur nicht mehr so gut; wurde den Bienen ein reines Grün No. 9 in der Grauserie geboten, so wurde es nicht, wie sonst das Dressurpapier, in auffallender Weise umschwärmt, und es dauerte oft eine beträchtliche Zeit, bis es zu einer Klumpenbildung auf dem Grün kam, manchmal blieb sie auf diesem auch ganz aus, dagegen wurden die grauen Papiere relativ stark besucht, und auch Klumpenbildungen waren auf ihnen nicht selten zu beobachten (vgl. Anhang, Tabelle 60—68, S. 138).

Die Dressur auf Blaugrün No. 10 und No. 11 (Taf. 5) mißlingt völlig. Ich habe die Bienen 6 Tage lang auf Blaugrün No. 10, 10 Tage lang auf Blaugrün No. 11 in der gewohnten Weise dressiert, ohne den geringsten Erfolg. So oft ihnen ein reines Blaugrün in der Grauserie geboten wurde, schwärmten sie planlos über dem Versuchstische umher; manchmal ließ sich während der ganzen Dauer eines Versuches überhaupt keine Biene auf den Tisch nieder, meist setzten sie sich auf graue Papiere der verschiedensten Helligkeit, bald hier, bald dort einen Klumpen bildend, gelegentlich entstand ein solcher auch auf dem Dressurgrün, jedoch nicht häufiger als auf vielen grauen Papieren. (Die Protokolle findet man im Anhang S. 143—150.)

Die Bienen zeigten also bei der Dressur auf Blau-

1) Von der Firma H. MITTER in Leipzig, Neumarkt 9.

grün das gleiche Verhalten wie bei der Dressur auf ein Grau von mittlerer Helligkeit (vgl. S. 20).

Aus den mitgeteilten Beobachtungen geht hervor, daß der Farbensinn der Bienen dem unsrigen gegenüber insofern beschränkt ist, als sie ein reines Rot von Schwarz und ein gewisses Blaugrün von Grau nicht unterscheiden können. Ob sie innerhalb der beiden Gebiete, in welche das Spektrum durch das für sie farblose Blaugrün zerlegt wird, innerhalb der „warmen“ und „kalten“ Farben, die Farbennuancen deutlich unterscheiden, läßt sich aus den bisher besprochenen Versuchen nicht entnehmen. Doch geben hierüber die folgenden „Verwechslungsversuche“ einigen Aufschluß.

Die Methode war bei diesen Versuchen die folgende. Den auf eine bestimmte Farbe dressierten Bienen wurde die gesamte Farbenserie in beliebiger Anordnung vorgelegt, natürlich lauter reine Papiere und mit reinen, leeren Uhrschildchen beschildert; und nun wurden die sich setzenden Bienen und ihre Verteilung auf die Papiere notiert. Im Sommer 1912 fügte ich hierbei die farbigen Papiere in die Grauserie ein, derart, daß zwischen je zwei farbigen Papieren zwei graue aufgelegt wurden (vgl. die Tabelle S. 36); es schien mir vorteilhaft, ein unmittelbares Aneinandergrenzen der farbigen Papiere zu vermeiden. Im Sommer 1913 wurde hingegen bei diesen Versuchen nur die Farbenserie ohne die grauen Papiere aufgelegt; Kontrollversuche ergaben, daß die Resultate hierbei im wesentlichen die gleichen blieben.

Als ich im Sommer 1912 den Bienen, die auf Gelb No. 4 (Taf. 5) dressiert waren, die Farbenserie, unter die Grauserie gemischt, vorlegte, trat das ein, was ich erwartet hatte: die Dressurfarbe wurde am stärksten besucht, daneben aber auch in beträchtlicher Zahl diejenigen Farben, die für unser Auge mit dem Dressurgelb Ähnlichkeit hatten, während die anderen Farben sowie die grauen Papiere fast gar nicht beachtet wurden. Es sei hier der erste Versuch wiedergegeben, während ich bei den folgenden auf die im Anhang mitgeteilten Protokolle verweisen kann.

Die erste Tabelle gibt die Anordnung der farbigen und grauen Papiere bei diesem Versuche an; ferner ist in jede Rubrik die Bienenfrequenz während der viertelstündigen Dauer des Versuches eingetragen:

Anflugseite.

Grau ₆ 0	Rot ₁₅ 0	Grau ₉ 0	Grau ₂₂ 0	Blau ₁₄ 0	Grün ₁ 1	Grau ₇ 0	Grün ₇ 29	Grau ₁₂ 0	Grau ₅ 1	Blau ₁₃ 0	Grau ₂₆ 0
Grün ₁₀ 0	Grau ₁₅ 0	Grau ₂₅ 3	Rot ₁₆ 1	Grau ₁₈ 0	Grau ₁₉ 0	Rot ₁ 0	Grau ₂₀ 1	Grau ₁₃ 0	Gelb ₅ 22	Grau ₃ 1	Grau ₂₉ 0
Grau ₂₈ 0	Grau ₃₁ 0	Gelb ₄ 599	Grau ₂₃ 4	Grau ₂ 8	Grün ₉ 0	Grau ₂₇ 1	Grau ₁₇ 3	Blau ₁₂ 1	Grau ₄ 1	Grau ₁₁ 0	Rot ₃ 3
Blau ₁₁ 0	Grau ₁₅ 0	Grau ₃₀ 0	Rot ₂ 0	Grau ₁₅ 0	Grau ₂₄ 0	Gelb ₆ 36	Grau ₁₄ 1	Grau ₈ 0	Grün ₆ 0	Grau ₁₆ 2	Grau ₁₀ 1

Um die Anordnung der Papiere auf ein Rechteck zu ergänzen, war ein mittleres Grau (No. 15) dreimal vertreten.

In der folgenden Tabelle sind die Farben in geordneter Reihenfolge und die Bienenfrequenz für die drei Etappen der Zählung getrennt eingetragen:

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün			Blau			Purpur			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	0	2	225	17	28	23	0	0	0	0	1	0	0	0	0
„ zweiten 5 „	0	0	0	173	3	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1
„ dritten 5 „	0	0	1	201	2	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Summa	0	0	3	599	22	36	29	0	0	0	0	1	0	0	0	1

Die dritte Tabelle gibt die Bienenfrequenz der Grauserie in geordneter Reihenfolge an:

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	1	6	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
„ zweiten 5 „	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
„ dritten 5 „	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Summa	1	8	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0

No. der Grauserie	15b	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	0	2	0	0	0	0	0	3	0	1	0	1	0	0	0
„ zweiten 5 „	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
„ dritten 5 „	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
Summa	0	2	3	0	0	1	0	0	4	0	3	0	1	0	0	0

Ein weiterer derartiger Versuch fiel im gleichen Sinne aus (Anhang, Tab. 37; vgl. auch Tab. 38).

Es schien wünschenswert, den Versuch auch unter solchen Bedingungen anzustellen, daß ein etwa vorhandener (für uns nicht wahrnehmbarer) Geruch der farbigen Papiere die Resultate nicht beeinflussen konnte. Ich habe daher im Sommer 1913, als die Bienen auf das in einem Glasröhrchen eingeschmolzene Gelb No. 5, welches ja dem Gelb₄ sehr nahe steht, dressiert waren (vgl. S. 26), solche Verwechslungsversuche wiederholt, wobei die ganze Farbenserie¹⁾ in beliebiger Reihenfolge an dem Versuchsbrett derart angeordnet war, wie es die Figg. 6 u. 7 auf Taf. 2 für die entsprechenden Versuche mit der Grauserie zeigen.

Ich führe hier nur die Summe der gezählten Bienen aus allen fünf (im Anhang, Tab. 39—43, S. 126, im einzelnen wiedergegebenen) Versuchen an:

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	9	14	131	475	862	273	275	30	1	2	10	10	0	14	3	2

In dieser Gesamt-Bienenfrequenz hat wiederum das Dressurgelb den stärksten Besuch aufzuweisen, und man könnte dies im Sinne eines feinen Unterscheidungsvermögens auch für Farbnuancen deuten. Bei einer genaueren Durchsicht der einzelnen Versuche müssen aber Bedenken aufsteigen. Nur in einem einzigen von den 5 Versuchen hat das Dressurgelb die stärkste Frequenz aufzuweisen (Tab. 43), in einem dagegen das Orangerot No. 3 (Tab. 39), in einem das Gelb No. 4 (Tab. 40), in einem das Gelb No. 6 (Tab. 41) und in einem das Gelbgrün No. 7 (Tab. 42); in allen Versuchen wurde außer dem Gelb₅ auch das Gelb₄ sehr stark besucht.²⁾

Und als ich den auf Orangerot No. 3 und den auf Rot No. 2 dressierten Bienen die Farbenserie vorlegte, da besuchten sie die Dressurfarbe meist nur schwach oder gar nicht und wandten sich in der Regel vorwiegend den gelben Papieren zu, wie es die gelbdressierten

1) Natürlich jedes Farbpapier in einem Glasröhrchen eingeschmolzen, vgl. S. 26.

2) Daß bei der oben geschilderten Dressur auf Gelb No. 4 bei öfterer Wiederholung der Versuche auch das Gelb No. 5 stark besucht worden wäre, ist mir nach den späteren Erfahrungen sehr wahrscheinlich. Leider habe ich damals nur 2 derartige Versuche angestellt.

Bienen getan hatten (Tab. 30, 31 u. 33—35). Wie diese umschwärmten sie, bevor sie sich setzten, sehr lebhaft die gelben, gelbgrünen und das orangefarbene Papier, während sie die blaugrünen, blauen und purpurroten nicht beachteten. In gleicher Weise benahmen sich die Bienen, wenn sie auf Gelbgrün No. 7, auf das „Grasgrün“ oder auf das mit Chlorophyll gefärbte Papier dressiert waren. Beim Gelbgrün, und beim Chlorophyllgrün stellte ich Kontrollversuche an, bei welchen die ganze Farbenserie mit einer großen Glasplatte bedeckt wurde. Die Resultate blieben die gleichen (vgl. hierzu Anhang, S. 128, 132 u. 135).

Es mag auf den ersten Blick sonderbar anmuten, daß die auf Orangerot oder Grün dressierten Bienen in der Farbenserie auf andere Farben viel stärker gingen als auf die Dressurfarbe. Ich glaube, man wird daraus schließen müssen, daß alle die oben genannten Farben, vom Rot No. 2 bis zum Grasgrün, in ihrem Farbton für das Bienenauge nicht wesentlich verschieden sind. In ihrer Helligkeit und Sättigung freilich werden sie sich voneinander unterscheiden. Die Farben, die reichlich rot enthalten, so das Orangerot No. 3, werden dem Bienenauge als dunkles „Gelb“ erscheinen müssen; und wenn sie ein Blaugrün als ein Grau von mittlerer Helligkeit sehen, wird für sie ein Grasgrün ein mit Grau vermisches, ungesättigtes „Gelb“ bedeuten. Es scheint mir nun durchaus verständlich — besonders da wir schon wissen, wie schwer eine Dressur auf eine bestimmte Helligkeit zu erreichen ist —, daß die auf ein Orangerot oder auf ein Grün in der Grauserie dressierten Bienen, wenn ihnen plötzlich das bunte Durcheinander der ganzen Farbenserie vorgelegt wird, diejenigen Papiere am ehesten aufsuchen, welche für sie die Dressurfarbe am intensivsten zeigen, und daß so die auf Orangerot, also — nach der oben ausgesprochenen Ansicht — auf ein „dunkles Gelb“ dressierten Bienen und die auf Grün, also auf ein „ungesättigtes Gelb“ dressierten Tiere durch das reine Gelb stärker angezogen werden als durch die Dressurfarbe.

Es wurde schon erwähnt, daß die auf blaugrüne Papiere (No. 10 und No. 11) dressierten Bienen die Dressurfarbe aus der Grauserie nicht herausfanden. Auch wenn ihnen die Farbenserie vorgelegt wurde, schwärmten sie gänzlich ziellos über den Papieren umher.

Dagegen wandten sich die auf Blau No. 12, No. 13 und No. 14 dressierten Bienen in der Farbenserie mit der gleichen Konsequenz den blauen und purpurroten Papieren zu, mit der die

gelbdressierten Tiere diese Farben gemieden hatten, und ließen nun die roten, gelben und grünen Papiere unbeachtet (vgl. die Tab. 81—110 u. 113—119, S. 150 ff.). Daß sie zwei für uns so verschiedene Farben wie das Blau No. 13 und das Purpurrot No. 15 so völlig verwechselten, kann nicht verwundern, nachdem wir wissen, daß das Bienenauge für ein reines Rot unempfindlich ist; das „purpurrote“ Papier wirft ja wesentlich rote und blaue Strahlen zurück; wenn die rote Komponente von den Bienen nicht gesehen wird, bleibt für sie eben nur die blaue Komponente übrig.

Dementsprechend zeigte sich, daß die auf Purpurrot No. 15 dressierten Bienen auch die blauen, nicht aber die roten, gelben und grünen Papiere besuchten (vgl. S. 172 u. 173).

Bei den auf Blau dressierten Bienen war auffallend, daß sie die purpurroten Papiere, namentlich das Purpurrot No. 15, oft weit stärker frequentierten als die blauen. In Kontrollversuchen, bei welchen die Farbenserie mit einer Glasplatte bedeckt war, verhielten sie sich anders. Zwar kam es auch hier vor, daß das Purpurrot No. 15 den stärksten Besuch erhielt (Tabelle 107), und in angenähert gleichem Grade wie im Durchschnitte die 3 blauen Papiere (No. 12—14) wurde es in der Regel besucht; es wurde aber nicht derart auffallend bevorzugt, wie es der Fall war, als den auf Blau₁₃ dressierten Bienen die unbedeckte Farbenserie vorgelegt wurde. Daß es sich hier um Zufälligkeiten handelt, kommt mir wenig wahrscheinlich vor. Denn ich habe eine eigene Versuchsreihe an blauredressierten Bienen durchgeführt, in welcher nur die Frequenz von Blau No. 13 und Purpurrot No. 15 miteinander verglichen wurde und die Papiere in stetem Wechsel einmal unbedeckt, das andere Mal mit einer Glasplatte bedeckt waren. Hierbei entstand in allen 5 Versuchen, in welchen die Papiere unbedeckt waren, auf dem Purpurrot ein großer Bienenklumpen, während das Blau zwar auch stark, aber doch weit schwächer als das Purpurrot besucht wurde. In den 5 Versuchen hingegen, in welchen die Papiere mit einer Glasplatte bedeckt waren, entstand nur einmal der Klumpen auf dem Purpurrot, in den anderen 4 Fällen entstand er auf dem Blau, und das Purpurrot erhielt den schwächeren Besuch. Man könnte vielleicht denken, daß das purpurrote Papier relativ viel ultraviolettes Licht zurückwerfe und daß dieses die Reaktionen der Bienen beeinflusse, daß durch das Überdecken mit der Glasplatte ein Teil der ultravioletten Strahlen absorbiert und dadurch der andere Ausfall des Versuches bedingt würde. Um dies zu prüfen, habe ich die Versuche im Hintergrunde einer gedeckten Veranda wiederholt und nun das eine Mal eine Glasplatte auf die Papiere gelegt, das andere Mal die Glasplatte vor den Papieren derart aufgestellt, daß alles, was noch von direktem Himmelslichte auf die Papiere fallen konnte, die Glasplatte passieren mußte, während nun für die Bienen die Papiere frei zugänglich waren. Auch so wurde bei 4 Versuchen im 1. Falle das Blau₁₃, im 2. Falle das Purpurrot₁₅ bevorzugt. Ich weiß demnach keine andere Erklärung, als

daß in diesem Falle eine Geruchs- oder sonstige Qualität des purpurroten Papieres, die durch das Überdecken mit der Glasplatte aufgehoben wird, die Bienen zu der Bevorzugung des Purpurrot gegenüber dem Blau veranlaßt.¹⁾ Das wesentliche Resultat, daß nämlich Blau und Purpurrot dem Bienenauge sehr ähnlich oder identisch erscheint, wird durch diese Feststellung nicht berührt. Denn 1. genügt die fragliche Qualität des purpurroten Papieres allein noch nicht, um den Besuch des Purpurrot von seiten der blaadressierten Bienen zu erklären — sonst müßten auch die auf Gelb, Grün etc. dressierten Bienen das Purpurrot befliegen; und 2. lehren auch die Versuchsreihen, bei welchen die Papiere unter Glas waren, die Verwechslung von Blau und Purpurrot mit aller Deutlichkeit.

Einen weiteren Versuch möchte ich nicht unerwähnt lassen, da er nicht nur eine Bestätigung der oben geschilderten Verwechslungsversuche bildet, sondern auch besonders klar erkennen läßt, daß das Blaugrün No. 11 für die Bienen mit Blau keine Ähnlichkeit besitzt. Die Bienen waren auf Blau No. 13 dressiert; wenn ihnen ein reines Blau₁₃ in der Grauserie vorgelegt wurde, bildete sich, wie gewöhnlich, auf dem Blau sogleich ein mächtiger Bienenklumpen, während die grauen Papiere unbeachtet blieben; das Gleiche war der Fall, wenn diesen Bienen ein reines Blau No. 12, Blau No. 14, Purpurrot No. 15 oder No. 16 in der Grauserie vorgelegt wurde; wenn ihnen aber ein Blaugrün No. 11 oder ein grünes, gelbgrünes oder gelbes Papier in der Grauserie geboten wurde, schwärmten sie ziellos über dem Versuchstische umher und beachteten das farbige Papier nicht mehr als die grauen (vgl. die Protokolle S. 158—161).

Aus all diesen Versuchen habe ich geschlossen, daß die Bienen zwar „warme“ und „kalte“ Farben mit Sicherheit unterscheiden, daß ihnen aber innerhalb derselben ein feineres Unterscheidungsvermögen für Farbenabstufungen nicht zukommt. Nun war die Methode der bisher geschilderten Experimente nicht gerade günstig, um ein etwa doch vorhandenes, im Vergleich mit dem unserigen jedenfalls geringes Unterscheidungsvermögen für Farbennuancen erkennen zu lassen. Denn die Bienen, die auf einem unter die Grauserie gemischten Blatte der Dressurfarbe gefüttert worden waren, hatten keine Gelegenheit gehabt, die Erfahrung zu machen, daß auf den „Verwechslungsfarben“ für sie nichts zu holen sei.

1) Ob die Bevorzugung des Purpurrot tatsächlich auf eine Geruchsqualität dieses Papiers zurückzuführen ist, läßt sich experimentell entscheiden. Ich werde demnächst in einer anderen Arbeit hierauf zurückkommen.

Und so läßt sich aus dem Ausgang der Verwechslungsversuche nur schließen, daß ihnen die gewissen Farben mit der Dressurfarbe ähnlich erscheinen; über den Grad dieser Ähnlichkeit aber ist schwer etwas auszusagen.

Ich stellte darum noch folgenden Versuch an. Von einem Versuchstische, auf welchem die Bienen bereits seit drei Tagen auf Blau No. 14 in der üblichen Weise dressiert waren, entfernte ich die Grauserie und legte statt dessen, auf einer weißen Unterlage, nur vier Papiere auf, und zwar ein Blau No. 12, ein Blau No. 13, ein Blau No. 14 und ein Purpurrot No. 15, derart, daß die Papiere in einigem Abstände (je ca. 10 cm) voneinander lagen. Nun wurde in dieser Anordnung vom Blau No. 14 weiter gefüttert, wobei natürlich die gegenseitige Lage der Papiere wieder ständig gewechselt wurde. Waren die genannten Papiere für die Bienen in ihrem Farbton überhaupt merklich verschieden, so war zu erwarten, daß sich dies bei solcher Versuchsanordnung offenbaren müßte. Denn nun konnten sie fortwährend die Erfahrung machen, nicht nur, daß es auf dem Blau₁₄ Futter gab, sondern auch daß auf den anderen Farben für sie nichts zu holen war. Bei den Zählversuchen wurden vier reine, mit reinen Uhrschildchen besetzte Papiere (Blau₁₂, Blau₁₃, Blau₁₄ und Purpurrot₁₅) auf einem reinen weißen Untergrunde in veränderter gegenseitiger Lage an Stelle der Dressurpapiere aufgelegt. Vielleicht kann man es als einen Erfolg dieser Dressur betrachten, daß nun das Purpurrot No. 15 gegenüber den blauen Papieren nicht mehr wesentlich bevorzugt wurde, obwohl keine Glasplatte über die Papiere gedeckt war (vgl. S. 39, 40). Aber ein sicheres Herausfinden der Dressurfarbe war auch so nicht zu erzielen, obwohl die Dressur in dieser Weise durch fünf Tage fortgesetzt wurde. Fast immer wurden alle vier Papiere in beträchtlicher Zahl besucht, und ganz regellos entstand bald auf dieser, bald auf jener Farbe ein größerer Bienenklumpen. Die folgende Tabelle enthält die Resultate der Zählversuche:

Die Bienen sind vom 4. Sept. bis zum 7. Sept. 1913 auf Blau₁₄ in der Grauserie, seit dem 7. Sept. auf Blau₁₄ in der eben beschriebenen Anordnung dressiert.

Bienenfrequenz beim Versuch am	Blau ₁₂	Blau ₁₃	Blau ₁₄	Purpur ₁₅
8. Sept. 3 ³⁰ –35	30	16	6	21
8. Sept. 3 ⁴⁰ –45	6	109	8	87
9. Sept. 11 ⁵⁵ –12 ⁰⁰	3	15	208	33
9. Sept. 12 ⁰⁵ –10	10	5	16	65
10. Sept. 11 ⁰⁰ –05	63	28	205	140
10. Sept. 11 ¹⁵ –20	0	33	2	36
10. Sept. 11 ²⁵ –30	10	166	55	35
12. Sept. 10 ¹⁰ –15	48	2	100	0
12. Sept. 11 ²⁰ –25	0	185	6	65
12. Sept. 11 ³⁰ –35	7	29	19	339

So ist denn wohl für das Bienenauge die Ähnlichkeit der genannten Farben außerordentlich groß.

Das Verhalten der Bienen bei den in diesem Kapitel geschilderten Versuchen erinnert sehr an die Symptome, die für rot-grünblinde Menschen, und zwar für die Protanopen (im Sinne von v. KRIES) oder relativ blausichtigen Rotgrünblinden (im Sinne von HERING) charakteristisch sind. Für den Protanopen ist das Spektrum am langwelligen Ende verkürzt; rote Lichter erscheinen ihm sehr dunkel, dunkelrote Gegenstände so gut wie schwarz (vgl. z. B. KÖLLNER 46 p. 46); im Spektrum besteht für ihn in der Gegend des Blaugrün eine „neutrale Stelle“, die er farblos grau sieht; gewisse blaugüne Pigmentfarben sieht er wie ein Grau von mittlerer Helligkeit; purpurrote Farben verwechselt er mit blauen; am Spektrum sieht er „an stelle der etwa 160 Farbentöne, welche der Normale unterscheidet, nur noch zwei, nämlich eine ‚warme‘ Farbe, wahrscheinlich Gelb, entsprechend der langwelligen Hälfte des Spektrums, welche der Normale Rot bis Grün sieht, und eine ‚kalte‘, wahrscheinlich blaue, entsprechend der kurzwelligen Spektralhälfte, dort, wo der Normale grünblau bis violett sieht“ [46, p. 42, vgl. auch v. HIPPEL (37, p. 180) und HOLMGREN (38)]. All diese, für den Farbensinn des protanopen Menschen charakteristischen Merkmale sind uns auch bei der Analyse des Farbensinnes der Bienen entgegengetreten.

Ich bin Herrn Dr. J. ROSMANT in Wien, Sanitäts-Chef der Südbahn, zu Dank verpflichtet, daß er es mir ermöglichte, einem typisch Protanopen die farbigen Papiere vorzulegen, wie ich sie bei den Bienenversuchen verwendet hatte. Als ich dem betreffenden Herrn ein Blau No. 13 (Taf. 5) gab und ihn bat, die ihm ähnlich erscheinenden Papiere aus der Farbenserie auszusuchen, wählte er

Blau No. 12, Blau No. 14, Purpurrot No. 15 („dunkler, im Farbton gleich“) und Blaugrün No. 11 („ganz licht“); das Purpurrot No. 16 bezeichnet er auf Befragen als „Grau mit einem schwachen bläulichen Einschlag“. Zu Gelb No. 4 legte er als ähnlich: Gelb No. 5, Gelb No. 6, Gelbgrün No. 7. Das Grasgrün, das Rot No. 2 und das Orangerot No. 3 bezeichnete er als „braun“. Ich gab ihm nun das Rot No. 1 und die dunkelsten Papiere der Grauserie mit der Frage, ob ihm unter diesen Papieren eines auffalle. Nach einer Pause gab er die überraschende Antwort: „Jetzt spekuliere ich, weil Sie mir da alle roten Papiere zusammengelegt haben“ und bezeichnete dann das Rot und die dunkelgrauen Papiere als verschiedene Rotnuancen („Kirschrot“ etc.).¹⁾ Das Blaugrün No. 10 bezeichnete er als gleich mit Grau No. 6 und den angrenzenden Nummern der (aus 15 Abstufungen bestehenden) Grauserie. Zu Blaugrün No. 11 äußerte er, „das könnte man auch noch zu den grauen Papieren dazulegen, es hat aber doch einen deutlich bläulichen Einschlag“. Die Bienen hatten das Blaugrün No. 11 ebensowenig wie das Blaugrün No. 10 aus der Grauserie herausgefunden. Es bestehen also wohl gewisse Differenzen zwischen dem Farbensinn der Bienen und dem eines Protanopen; in allen wesentlichen Punkten aber herrscht, wie man sieht, Übereinstimmung.

Wenn zwei Augen von derart verschiedenem anatomischem Bau wie das Facettenauge der Bienen und das Linsenauge des Menschen physiologisch so wenig voneinander differieren, daß man den Farbensinn der Biene einer bestimmten Form anomalen Farbensinnes beim Menschen zur Seite stellen kann, so darf man wohl darin einen Hinweis sehen, daß die Grundlagen des Farbensinnes beim Facettenauge die gleichen sind wie beim Wirbeltierauge.

3. Der Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben.

a) Die Blumenfarben im allgemeinen.

Daß eine Beziehung besteht zwischen der Anpassung der Blüten an Insectenbestäubung und der Entwicklung eines „Schauapparats“,

1) Ein Rot von solcher Ausdehnung pflegt auch von Rotblinden als „Rot“ erkannt und von Schwarz unterschieden zu werden. Wenn es auch in dem vorliegenden Falle vielleicht von Einfluß war, daß die Versuchsperson — wie sie später sagte — meinte, es würden ihr nur farbige Papiere vorgelegt, so geht doch die Unsicherheit in der Unterscheidung von Rot und Schwarz aus der Angabe klar hervor.

d. h. der Entwicklung von farbigen, augenfälligen Blumen-, Kelch- oder Hochblättern, kann nicht bezweifelt werden. In unsern einschlägigen Hand- und Lehrbüchern findet man übereinstimmend die Angabe, daß jene Blüten, bei denen die Übertragung des Pollens durch Wind oder Wasser vollzogen wird, im allgemeinen unscheinbar gefärbt und klein sind, während jene Blüten, bei denen Insecten die Befruchtung vermitteln, im allgemeinen durch Größe und Farbe der Blütenblätter auffallen — sie sind zu „Blumen“ geworden. Dies gilt für ausländische Pflanzen nicht minder wie für unsere heimische Flora. So stellt LOVELL (54, p. 456) in einem ausgedehnten Gebiete Nordamerikas 1048 Pflanzenarten fest, bei denen die Übertragung des Pollens durch Luft oder Wasserströmungen geschieht; von ihnen blühen 1021 grün, 1 weiß, 11 gelb, 3 rot, 12 purpurfarben. Dagegen haben von den 2972 Arten des gleichen Gebiets mit Insecten- oder Selbstbefruchtung¹⁾ 223 grüne, 254 rote, 325 blaue, 425 purpurne, 790 gelbe und 955 weiße Blüten.

Man hat des öfteren darauf hingewiesen [so BONNIER (8), HESS (36), PLATEAU (79)], daß es auch unscheinbare Blüten gibt, die von Insecten bestäubt werden, und daß andererseits auffällige Farben bei manchen anemophilen Blüten vorkommen, und hat dies in dem Sinne gedeutet, daß ein Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Blumenfarben und der Insectenbestäubung somit nicht zu bestehen brauche. Man hat dabei nur vergessen, daß man eine Regel durch das Konstatieren von Ausnahmen nicht umstößt. Mir scheint durch das Vorkommen farbiger Blüten bei anemophilen Pflanzen nur das Verständnis für die Entwicklung der „Blumen“ erleichtert zu werden. Denn woher hätte diese Anpassung der Blüten an Insectenbestäubung ihren Ausgangspunkt nehmen sollen, wenn nicht von einem gelegentlichen, „zufälligen“ Auftreten gefärbter Blütenblätter? Und was das Vorkommen unscheinbarer Blüten bei insectenblütigen Pflanzen betrifft, so ist ja genugsam bekannt, daß die Farbe nicht das einzige Mittel ist, durch das sich die Blüten den Insecten bemerkbar machen. Sagt doch schon HERMANN MÜLLER (62, p. 429): „Daß den Pflanzen auch der Duft der Blumen dadurch von Vorteil ist, daß er dieselben den Insecten von weitem bemerkbar macht und dadurch gesteigerten Insectenbesuch und häufigere Fremdbestäubung bewirkt, erscheint von vornherein unzweifelhaft und kann durch ebenso entscheidende Beispiele belegt werden, wie die Wirkung der Augenfälligkeit; es

1) Kleistogame Blüten sind hierbei, wie mir LOVELL schriftlich mitteilte, nicht mitgerechnet.

läßt sich sogar durch direkte Beobachtung des Insectenbesuches mit voller Sicherheit feststellen, daß Blumenduft ein weit kräftigeres Anlockungsmittel ist als bunte Farben.“ Es steht also der Annahme nichts im Wege, daß die Insecten beim Auffinden jener unscheinbaren Blüten durch den Geruchssinn geleitet werden, selbst da, wo für uns die Blüten geruchlos sind¹⁾; denn wir kennen auch andere Fälle, wo Insecten aus großen Entfernungen durch einen für uns nicht wahrnehmbaren Duft angelockt werden. Es steht mit dieser Annahme in guter Übereinstimmung, daß die Mehrzahl jener unscheinbaren Insectenblüten nur von niedern Bienenarten und Fliegen besucht wird [vgl. PLATEAU (79) und LOVELL (57)], für welche die Annahme begründet ist, daß sie sich viel mehr als die Honigbiene durch den Geruchssinn leiten lassen [ANDREAE (2), FOREL (21)].

Die im vorigen Kapitel mitgeteilten Ergebnisse bieten uns nun einen neuen Prüfstein für die alten Anschauungen über den Ursprung der Blumenfarben. Denn wenn die Tatsache, daß weitaus die meisten Windblütler unscheinbare Blüten, weitaus die meisten Insectenblütler auffallende, farbige Blüten besitzen, so zu verstehen ist, daß sich die farbigen Blumen als Anpassung an den Insectenbesuch, als Merkzeichen für die Insecten entwickelt haben, dann muß man erwarten, zwischen der Beschaffenheit des Farbensinnes der Insecten und der Beschaffenheit der Blumenfarben einen Zusammenhang zu finden. Und ein solcher Zusammenhang besteht in der Tat: jene Farben, welche von der Biene, der wichtigsten Blütenbestäuberin, nicht farbig gesehen werden²⁾, kommen in unserer Flora als Blumenfarben nur äußerst selten oder gar nicht vor.

Ein Blaugrün, wie das auf Taf. 5 als No. 11 aufgeklebte, sticht für unser Auge von dem Grün des Laubes sehr deutlich ab; auf das Bienenauge wirkt es nicht als Farbe, sondern wie ein Grau von mittlerer Helligkeit (S. 34); und mir ist keine Blume von blaugrüner Farbe bekannt geworden.

Wir haben ferner gesehen, daß auch ein reines Rot von den Bienen nicht als Farbe erkannt, sondern mit Schwarz verwechselt wird. Und der Mangel an rein roten Blumen ist den Botanikern schon längst an unserer Flora aufgefallen. Das Rot der meisten

1) Vgl. KERNER (40), Vol. 2, p. 201.

2) Die übrigen Hymenopteren werden sich darin wohl ebenso verhalten wie die Honigbiene. Über die anderen Insecten möchte ich keine Vermutung äußern.

„rotblühenden“ Pflanzen ist ein Purpurrot, das reichlich Blau enthält; ich erinnere nur an *Erica* und *Calluna*, an *Lamium*- und *Polygonum*-Arten, an *Cyclamen*, an die Alpenrose (*Rhododendron*)¹⁾, die rotblühenden Klee- und Orchideenarten — alles Pflanzen, die von Honigbienen und andern Apiden reichlich besucht werden und deren Purpurrot die Bienen ebenso wie unser Purpurrot No. 15 (Taf. 5) als Farbe sehen werden. Blumen mit rein roter, von einer Blaubeimischung freier Farbe, wie das Rot No. 1 und No. 2 auf Taf. 5, sind bei uns sehr spärlich (von Kulturpflanzen natürlich abgesehen). Die Farbe der Mohnblüte (*Papaver*) steht dem Rot No. 2 sehr nahe; wir haben gefunden, daß ein solches Rot von den Bienen als sehr dunkles Gelb gesehen wird; und so dürfte hier der Farbe keine große Bedeutung zukommen; auch als dunkle Blume ist wohl die Mohnblüte, bei der Größe ihrer Blumenblätter, noch auffallend genug. An den hochroten Blüten von *Glaucium corniculatum* sind nur Schwebfliegen und Schmetterlinge beobachtet²⁾ (vgl. unten); die Feuerlilie (*Lilium bulbiferum*) mit ihren „feuerroten“ Blüten ist eine Tagfalterblume³⁾ (vgl. unten). Als „brennend rot“ wird die Blütenfarbe einiger *Adonis*-Arten (*A. aestivalis*, *autumnalis* und *flammea*) bezeichnet; über den Blumenbesuch bei *A. flammea* finde ich keine Angaben, an den beiden andern Arten sind pollensammelnde Honigbienen beobachtet worden.⁴⁾ Als Ziegelrot sind mir ferner die Blüten von *Anagallis arvensis* L genannt worden; in KNUTH'S Blütenbiologie⁵⁾ finde ich bei dieser Species die Angabe, daß Selbstbestäubung möglich ist, „von welcher die Pflanze ausgiebigen Gebrauch macht, da Insektenbesuch bisher nicht beobachtet ist“.

Es ist merkwürdig, daß jene purpurroten Blüten, die relativ arm an Blau sind, auffallend häufig entweder ausschließlich oder vorwiegend von Schmetterlingen bestäubt werden (so: *Adenostyles alpina*⁶⁾, viele *Dianthus*-Arten⁷⁾, *Daphne striata*⁸⁾, *Erigeron*

1) Für die Alpenrose bestreitet v. HESS (36, p. 88) meine Angabe; sie sei angenähert rein rot oder nur schwach bläulich-rot, die Außenseite der Blütenblätter sogar leicht gelblich-rot. Bei der geöffneten Alpenrose ist die „Außenseite“ der Blütenblätter die Rückseite; ihre Farbe interessiert uns also in diesem Zusammenhange nicht. Im übrigen brauche ich nur zu erwähnen, daß nach NAGEL (64a, p. 22) der Protanope die Blüten der Alpenrosen „blau oder doch stark bläulich“ sieht.

2) KNUTH (45), Vol. 2, 1, p. 66. 6) *ibid.*, Vol. 2, 1, p. 573.

3) *ibid.*, Vol. 2, 2, p. 482. 7) *ibid.*, Vol. 2, 1, p. 157 ff.

4) *ibid.*, Vol. 2, 1, p. 15. 8) *ibid.*, Vol. 2, 2, p. 359.

5) *ibid.*, Vol. 2, 2, p. 305.

*alpinus*¹⁾ und *E. uniflorus*²⁾, *Silene acaulis*³⁾, *Viscaria alpina*⁴⁾; daß die roten Blüten von *Glaucium corniculatum* und von *Lilium bulbiferum* von Schmetterlingen besucht werden, wurde oben schon erwähnt; ihnen fügen sich als weitere, vorwiegend von Tagfaltern aufgesuchte Blumen die orangeroten Blüten von *Crepis aurea*⁵⁾, *Hieracium aurantiacum*⁶⁾ und *Senecio abrotanifolius*⁷⁾ an. Auf diese Bevorzugung roter Blumen durch manche Tagfalter und eine Beziehung zur Färbung der Schmetterlinge machte schon HERMANN MÜLLER⁸⁾ aufmerksam: „Es ist gewiß nicht bloß zufällig, daß von den Tagfaltern, welche auf den Alpen als die häufigsten Blumenbesucher auftreten, die meisten selbst lebhaft rot gefärbt sind (zahlreiche *Argynnis*- und *Melitaea*-, mehrere *Polyommatus*- und *Vanessa*-Arten), und daß gerade lebhaft rot gefärbte Blumen mit ganz entschiedener Vorliebe von diesen selbst lebhaft rot gefärbten Faltern besucht werden.“ Es wäre in Hinblick auf diese Tatsache von Interesse, zu untersuchen, ob der Farbensinn der Tagfalter von dem der Honigbiene abweicht.

In starkem Gegensatz zu der Seltenheit scharlachroter Blumen in unsern Ländern steht deren weite Verbreitung in anderen Gebieten. Bei den Insectenblütern freilich scheint das Scharlachrot im Auslande so selten zu sein wie bei uns; dagegen ist es bei jenen Blumen, welche durch Vögel (durch Kolibri in Amerika, durch die Honigvögel in Afrika und Australien) bestäubt werden, so allgemein verbreitet, daß eine scharlachrote Blütenfarbe von manchen Beobachtern als eines der verlässlichsten Kennzeichen für Ornithophilie angesehen wird. Von den 107 ornithophilen Pflanzen, die SCHNARF (100) in seiner „vergleichenden Charakteristik der Vogelblumen“ anführt⁹⁾, haben 56 einen roten Schauapparat, in 9 Fällen tritt Rot und Gelb nebeneinander auf, 13 blühen gelb oder gelblich, nur 4 blau, 4 violett, 7 weiß, 1 weiß und gelb, 3 purpurn, in 7

1) KNUTH (45), Vol. 2, 1, p. 590.

2) *ibid.*, Vol. 2, 1, p. 590.

3) *ibid.*, Vol. 2, 1, p. 169.

4) *ibid.*, Vol. 2, 1, p. 172.

5) *ibid.*, Vol. 2, 1, p. 690.

6) *ibid.*, Vol. 2, 1, p. 693.

7) *ibid.*, Vol. 2, 1, p. 631.

8) *ibid.*, Vol. 1, p. 149.

9) Vielfach erwähnt SCHNARF nicht die einzelnen Arten, sondern gibt die Blütenfarbe für eine Artengruppe gemeinsam an; solche Fälle habe ich nur einfach gezählt, da mir die Artenzahl nicht bekannt ist.

Fällen tritt Blau neben Rot im Schauapparat auf, in 3 Fällen sind die Blüten unscheinbar.

Besonders deutlich geht der Zusammenhang zwischen Ornithophilie und dem Auftreten roter Blumenfarben aus der Betrachtung verwandter Pflanzenarten hervor, die an verschiedene Bestäuber angepaßt sind. Ich zitiere aus SCHNABF (100):

(S. 5) „*Ranunculaceae*. *Aquilegia truncata*, deren Blüten nach MERRITT dem Besuche von Kolibri angepaßt erscheinen, blüht prächtig scharlachrot, eine in dieser Familie seltene Farbe.“

(S. 6) „*Scrophulariaceae*. Die amerikanischen *Pentstemon Bridgesii* und *barbatus* var. *labrosus* (nach MERRITT ornithophil) blühen scharlachrot, während die lavendelblaue *Pentstemon Palmeri* Hymenopteren angepaßt ist . . .“

(S. 6) „*Labiatae*. In dieser Familie ist grellrote Farbe recht selten. Um so auffallender ist sie daher bei den ornithophilen Arten . . .“

(S. 7) „*Lobeliaceae*. Unter den Lobelien zeichnen sich gerade die ornithophilen großblütigen Arten durch leuchtendrote Blütenfarbe aus. So ist *Lobelia cardinalis* purpurrot, *Lobelia salicifolia* ziegelrot; hingegen zeigen entomophile Lobelien meist kleine, violette und blaue Blüten . . .“

Auch SCOTT-ELLIOT bemerkt, daß jenes gewisse Rot, wie wir es bei der Mehrzahl der ornithophilen Blumen Südafrikas finden, eine bei Blumen ungewöhnliche Farbe ist, daß aber Labiaten, Aloen, Irideen und Leguminosen alle diese Farbe annehmen, wenn sie ornithophil werden (102, p. 279).

Schließlich möchte ich als weiteren Beleg für das Gesagte eine Stelle aus KERNER'S „Pflanzenleben“¹⁾ zitieren, die zugleich zeigt, wie richtig dieser Forscher die Beobachtungen beurteilt hat:

Nachdem er auseinandergesetzt hat, daß „Blüten mit Purpurrot und Karminrot sowie mit allen weiteren Abstufungen zu Violett“ von der Honigbiene sehr gerne aufgesucht, scharlachrote Blüten aber von ihr gemieden werden, fährt er fort: „Ich sage hier ausdrücklich gemieden und nicht verabscheut, weil es fraglich ist, ob das Ausfallen des Bienenbesuchs bei den scharlachroten Blüten wirklich durch eine förmliche Scheu vor der Scharlachfarbe veranlaßt wird, und ob nicht vielmehr Farbenblindheit hierbei ins Spiel kommt, welche bekanntlich die Ursache ist, daß auch manche Menschen das Rot nicht sehen . . . Das schließt nicht aus, daß wieder andere Tiere diese Farbe gut sehen, ja daß für sie die scharlachrote Farbe sogar ein wichtiges, weithin wirkendes Anlockungsmittel ist . . . Insbesondere wirken solche Blüten auf die Kolibris, ja es scheint sogar, daß diese nach Honig lüsternen kleinen Vögel ganz besonders gern den Scharlachblüten zufliegen. Vielleicht hängt es hiermit auch zusammen,

1) (40) Vol. 2, p. 191.

daß die Pflanzen mit scharlachroten Blumen vorwiegend in jenen Gegenden verbreitet sind, wo die Kolibris ihre Heimat haben. Gewiß ist es auffallend, daß die scharlachrote Farbe in Asien und Europa . . . nur spärlich vertreten ist, daß dagegen in Amerika . . . eine ausnehmend große Zahl solcher Blüten vorkommt. In den zentralamerikanischen Urwäldern fällt jedem Besucher sofort die große Zahl der Schlinggewächse und Überpflanzen aus den Familien der Akanthaceen, Bignoniaceen, Bromeliaceen, Cyrtandreen und Gesneraceen auf, welche scharlachrote Blüten tragen . . . In dem oben umgrenzten amerikanischen Gebiete ist ja auch die Heimat der Lobelien, Fuchsien und Begonien mit brennendroten Blumenkelchen . . ., der von den Kolibris umschwärmten, in Scharlach gekleideten Salbeiarten (*Salvia coccinea*, *cardinalis*), der verschiedenen zu den Skrofularineen gehörigen Arten der Gattung *Alonsoa* und *Russelia*, der merkwürdigen Erythrina (*Erythrina crista galli*, *herbacea*, *speciosa*) und der Cäsalpineaen aus der Gattung *Amherstia* und *Brownea* (*Amherstia nobilis*, *Brownea coccinea* und *grandiceps*), deren Blüten durchweg so gebaut sind, daß ihr Honig kaum anders als von schwebenden Kolibris gewonnen werden kann.“

Man wird vielleicht sagen: es ist bei der Rotblindheit der Bienen wohl verständlich, daß die scharlachrote Farbe bei Bienenblumen so selten ist, und eine größere Häufigkeit des Scharlachrot bei Vogelblumen wäre leicht zu begreifen; aber warum herrscht es bei diesen in so auffallender Weise vor? Warum ist bei den ornithophilen Blumen ein Blau und Violett fast ebenso selten, wie bei den entomophilen ein Scharlachrot?

Die Antwort darauf geben uns wohl die HESS'schen Untersuchungen über den Farbensinn der Vögel. Er fand, daß die von ihm untersuchten Tagvögel (Hühner, Tauben, Falken u. a.) das Spektrum am langwelligen Ende so weit wie wir, am kurzwelligen Ende aber verkürzt sehen (34, S. 563); diese Eigentümlichkeit ist durch ein anatomisches Merkmal der Vogelnethzhaut bedingt: durch die Einlagerung roter und gelber Ölkugeln in die Nethzhautzapfen; so kommt es, daß „die untersuchten Tagvögel die Welt der Farben ungefähr so sehen, wie wir, wenn wir unsere Augen mit rotgelben Gläsern bewaffnen“ (p. 576). Ein für uns leuchtendes Blau werden sie „selbst bei heller Beleuchtung weniger schön, mehr schmutzig blaugrau sehen; bei etwas weniger hellem Lichte, bei dem wir aber noch immer ein schönes Blau sehen, wird dieses Vögeln mit verkürztem Spektrum nur als schwach bläuliches Grau bzw. reines Grau erscheinen . . . Aus solchen Gesichtspunkten ist vielleicht auch die Tatsache genauerer Untersuchung wert, daß, wenigstens in unseren Gegenden, die in der Natur vorkommenden Früchte, die den Tagvögeln zur

Nahrung dienen und so verbreitet werden können, vorwiegend rote, rotgelbe und gelbe Farbe zeigen; die bei uns vorkommenden, für uns blauen Früchte sind, soweit ich übersehen kann, fast durchweg tief dunkelblau, fast schwarz und heben sich schon für unser Auge, in noch höherem Maße für Vogelaugen mit verkürztem Spektrum, mehr durch ihre Schwärzlichkeit als durch ihre Färbung von der Umgebung ab. Ein leuchtend helles Blau gehört bei den in Rede stehenden Früchten, soweit mir bekannt ist, zu den großen Seltenheiten“ (p. 577).

Hess selbst weist also hier auf die Spärlichkeit blauer Früchte und das häufige Vorkommen roter und gelber Früchte bei unsern heimischen Pflanzen hin, das der Spärlichkeit des Scharlachrot und der weiten Verbreitung des Blau bei unsern entomophilen Blumen seltsam gegenübersteht. Wir wissen nun, daß die bisher untersuchten Vögel blaue Farben relativ schlecht wahrnehmen können; und sowohl bei den an die Verbreitung durch Vögel angepaßten Früchten wie bei den an den Vogelbesuch angepaßten Blumen fällt uns die Seltenheit blauer Farben auf. Wir wissen andererseits, daß die Bienen rotblind sind, und die Seltenheit roter Blumenfarben bei Bienenblumen ist eine altbekannte Sache. Und so dürfen wir wohl die Entwicklung dieser Farben in der Pflanzenwelt zum Farbensinn der Bienen und Vögel in Beziehung setzen und in diesen Tatsachen eine Bestätigung für die alte Anschauung sehen, daß sich die Farben der Blumen als Anpassung an ihre Bestäuber entwickelt haben.

Ich habe auf diese Dinge schon in einem Vortrage (25) hingewiesen. Hess erwiderte nun kürzlich darauf (36, p. 88), in unserer Flora herrsche gar kein Mangel an roten Blumen, und erwähnt eine Angabe Hermann Müller's, der unter 150 Alpenblumen mit verstecktem Honig 52 mehr oder weniger rot fand. Hierbei sind die purpurroten mitgerechnet; ich sprach aber von den rein roten¹⁾ Blüten im Gegensatz zu den purpurroten. Hess meint: „Für die Frage, ob das Rot der Blumen um der Insecten willen oder unabhängig von ihnen sich entwickelt hat, ist es selbstverständlich gleich-

1) Womit ich natürlich nicht ein spektral reines Rot meinte. Daß das Mohnrot auch Gelb enthält (Hess, 36, p. 88), war mir nicht unbekannt. Übrigens können verschiedene Mohnpflanzen auch auf dem gleichen Stadium der Blüte in ihrer Färbung beträchtlich voneinander abweichen.

gültig, ob dieses Rot etwas ins Gelbliche oder ins Bläuliche spielt, sofern es sich nur um eine für uns vorwiegend rote Farbe handelt.“ Ich möchte demgegenüber behaupten, daß es für diese Frage gleichgültig ist, wie die Farbe „für uns“ aussieht, und daß das einzig Wesentliche ist, wie sie den Insecten erscheint. „Nach v. FRISCH würde sich die Mehrzahl der bunten Blüten, nämlich alle nicht rein gelben und blauen, anders gefärbt haben, als sie gesehen werden können; sie hätten sich in Orange, gelblich Rot, Rot, Purpur und Violett gefärbt, um gelb, schwarz oder blau auszusehen!“ Es ist schwer zu verstehen, was HESS hier anstößig findet. Hält er es für einen Luxus von seiten der Blume, wenn ihr Pigment die roten Strahlen durchläßt, statt sie zu absorbieren, wo der Effekt für das Bienenauge in beiden Fällen der gleiche bleibt? Wenn es ein Wesen gäbe, welches „Ultraviolett“ als eigene, von Blau verschiedene Farbe wahrnehme, und es würde bei uns blaue Signallampen sehen, deren Scheiben auch ultraviolette Strahlen reichlich durchlassen — würde jenes Wesen wohl zu der Behauptung berechtigt sein, daß diese Signalscheiben nicht um unsertwillen gefärbt sein könnten, denn sie wären ja dann „Ultraviolett-Blau“ gefärbt, um blau auszusehen? Und HESS glaubt zu dem Ausspruch berechtigt zu sein, die rot-blauen Blumen seien nicht „um der Insecten willen“ gefärbt, denn sie hätten sich ja sonst rot-blau gefärbt, um blau auszusehen!

b) Der „Farbwechsel“ der Blüten, „Kontrastfarben“
und „Saftmale“.

„Höchst merkwürdig ist auch die Erscheinung, daß bei manchen Pflanzen die Blumen nach dem Verblühen noch längere Zeit erhalten bleiben und dabei eine intensivere Färbung annehmen, als sie vorher besaßen. . . DELPINO . . . hat zuerst eine Erklärung des Farbenwechsels der Blüten von *Ribes aureum* gegeben, indem er ihm die Bedeutung zuschreibt, den Besuchern die bereits verblühten Blumen als solche bemerkbar zu machen und dadurch vergebliches Probieren zu ersparen. Das kann aber, nach HERM. MÜLLER . . ., erst in zweiter Linie in Betracht kommen, denn käme es bloss darauf an, so würden Blüten mit solchem Farbenwechsel vor solchen, welche unmittelbar nach dem Verblühen welken oder abfallen, nicht das Mindeste voraus haben. Tatsächlich fallen aber die ganzen Blumen-gesellschaften durch das Bleiben und sich intensiver Färben der

verblühten Blumen weit stärker in die Augen und locken dadurch reichlicheren Insektenbesuch an sich, der freilich erst dadurch, dass die verblühten Blumen als solche leicht kenntlich sind, von vollem Nutzen sein kann“ (KNUTH 45, Vol. 1, p. 104 u. 105).

Nach unseren neuen Erfahrungen über den Farbensinn der Biene dürfen wir Farbenkontraste¹⁾, die für unser Auge als solche auffällig sind, nicht ohne weiteres auch für das Insectenauge als Farbenkontraste gelten lassen. So sind in den Blütenständen von *Pulmonaria officinalis* — einem der bekanntesten Beispiele — die jungen Blüten purpurrot, die älteren färben sich blau (Besucher hauptsächlich Bienen und Hummeln), und bei *Lathyrus vernus* (Besucher: Hummeln) geht gleichfalls der Farbenumschlag von Purpurrot nach Blau. So auffallend hier für unser Auge die älteren und jüngeren Blumen des Blütenstandes voneinander verschieden sind, dem Bienenauge müssen sie ähnlich oder gleich gefärbt erscheinen, und es ist zu vermuten, daß hier der Farbenumschlag, der durch Einflüsse chemischer Natur leicht hervorgerufen werden kann, keine biologische Bedeutung hat. Und wenn in den Blütenköpfchen von *Trifolium spadiceum* das von den jungen Blüten gebildete hellgelbe Mittelfeld von einer Zone kastanienbrauner alter Blüten umgeben ist, „wodurch ein sehr auffallender Farbenkontrast hervorgebracht wird“, so wird auch dies für das Bienenauge nach unseren Kenntnissen keinen Farbenkontrast, sondern nur einen Helligkeitskontrast bedeuten, und das Gleiche gilt für *Telekia speciosa* (Umschlag von Gelb nach Braun) und *Melampyrum nemorosum* (Umschlag von Goldgelb nach Orange gelb). Dagegen gibt es auch nicht wenige Fälle, wo der Farbenumschlag von Weiß nach Rosenrot (*Trifolium hybridum*, *Ribes sanguineum*, *Fumaria capreolata* f. *pallidiflora*, alles Bienen- und Hummelblumen) oder nach einem tiefen Purpurrot (*Pteroma Sellowianum*, Bienenblume) geht oder von Gelb nach Karminrot (*Ribes aureum*, Bienenblume), von Gelb nach Purpurrot (*Lantana*, Tagfalterblume) oder von Gelb nach Blau (*Myosotis versicolor*, von Bienen besucht)²⁾; hier bestehen auch für das Bienenauge Farbengegensätze, und hier mögen sie eine biologische Bedeutung im Sinne HERMANN MÜLLER'S gewonnen haben.

1) Ich behalte diesen Ausdruck bei, da er in der Blütenbiologie eingebürgert ist. Ich mache aber darauf aufmerksam, daß nicht „Farbenkontraste“ in physiologischem Sinne gemeint sind.

2) Die Angaben entnehme ich aus KERNER (40, Vol. 2, p. 187 u. 188), KNUTH (45) und LUDWIG (60, 61).

Eine weitere Verbreitung als solche Farbendifferenzen in Blütenständen, die durch einen Farbenumschlag der alternden Blüten verursacht sind, haben jene Farbenkontraste, welche an ein und derselben Blume während ihrer ganzen Blütezeit bestehen und meist durch verschiedene Färbung der Blumenblätter selbst, aber auch durch Verschiedenheiten zwischen Blumen- und Kelchblättern oder Blumen- und Hochblättern zustandekommen. Diese wird man mit größerer Sicherheit als jene erste Gruppe von Farbenkontrasten als Anpassung an den Insectenbesuch auffassen können, nicht nur aus Mangel an einer anderen befriedigenden Erklärung, sondern weil hier, soweit ich sehe, die Farbenkontraste durchwegs solche sind, daß sie auch für das Bienenauge als Farbenkontraste gelten müssen. Ich habe mehrere Werke mit farbigen Abbildungen unserer Flora (3, 33, 98) durchgesehen und keine Blume gefunden, welche dem widerspräche; dagegen ist das Vorwiegen der Kombination von Gelb mit Blau oder Purpurrot (so bei *Viola tricolor*, *Scutellaria alpina*, *Linaria cymbalaria*, *Melampyrum nemorosum* und *M. arvense*, *Sisyrinchium anceps*, *Cypripedium calceolus*, *Erigeron*-Arten u. a.) sehr auffallend, also die Kombination jener Farben, die gerade für das Bienenauge als Kontrastfarben gelten müssen; außerdem kommt die Kombination verschiedener Farben mit Weiß nicht selten vor.

Eine besondere Bedeutung schreibt man den Kontrastfarben in jenen (bei dem eben Gesagten nicht einbezogenen) Fällen zu, wo durch sie die Stelle der Blume hervorgehoben wird, an der sich der Nektar befindet. Man spricht dann von „Saftmalen“. KNUTH sagt hierüber (45, Vol. 1, p. 116): „Um den durch die Farbe oder den Duft angelockten Insekten die Auffindung des Honigs zu erleichtern, finden sich, wie schon SPRENGEL hervorgehoben hat, vielfach Flecken oder Striche auf der Blüte, welche durch ihre Stellung oder ihre Richtung den Ort andeuten, wo der Honig verborgen ist. Solche ‚Saftmale‘ finden sich naturgemäß aber nur bei solchen Blumen, welche am Tage von Insekten aufgesucht werden. Bei den Nachtfalterblumen fehlen sie, weil sie hier nutzlos sind.“

Bei der Durchsicht der oben genannten Werke habe ich 94 Blumen mit Saftmalen¹⁾ gefunden. Bei 33 von diesen sind die

1) Von den feinen Tüpfel- und Strichzeichnungen, wie man sie an vielen Orchideenblüten findet und die man auch als Saftmale gedeutet hat, wurde hierbei abgesehen, da man wegen ihrer Kleinheit an ihrer Bedeutung zweifeln kann und da sie sich auch bei weitem nicht immer nur am Eingang zum Saftbehälter finden.

Kontrastfarben: Gelb und Blau¹⁾, Gelb und Violett²⁾, Gelb und Purpurrot³⁾ oder Orangerot und Blau⁴⁾ (für das Bienenauge also in all diesen Fällen „Gelb“ und „Blau“). Bei 47 von ihnen ist Weiß mit einer Farbe kombiniert: Weiß mit Gelb⁵⁾, Weiß mit Blau⁶⁾, Weiß mit Violett⁷⁾, Weiß mit Purpur-

1) Bei folgenden Arten (die hinter die Pflanzennamen gesetzten Buchstaben A, H und R geben an, welchem Pflanzenatlas die betreffende Angabe entnommen ist [A = Atlas der Alpenflora (3), H = HEGI's Flora von Mitteleuropa (33), R = REICHENBACH's Icones (98)]); die in REICHENBACH's „Icones“ gebrauchten Namen sind vielfach heute nicht mehr gangbar; ich habe in solchen Fällen den heute gebräuchlichen Namen eingesetzt und den Namen, unter welchem die Pflanze in den „Icones“ abgebildet ist, in Klammern beigelegt; dies gilt auch für die folgenden Anmerkungen):

- | | |
|---|--|
| 1) <i>Convulvulus tricolor</i> (R) | 5) <i>Aesculus Hippocastanum</i> (H) |
| <i>Dianthus superbus</i> (H) | <i>Androsace lactea</i> (R) |
| <i>Eritrichium Terglouense</i> (A) | <i>A. obtusifolia</i> (A) |
| <i>Galeopsis speciosa</i> (<i>G. versicolor</i> R) | <i>A. villosa</i> (A) |
| <i>Iris spuria</i> (R) | <i>Antirrhinum majus</i> (H) |
| <i>Linaria alpina</i> (H) | <i>Aretia helvetica</i> (A) |
| <i>Myosotis alpestris</i> (A) | <i>Cistus salvifolius</i> u. a. (R) |
| <i>M. palustris</i> (H) | <i>Crocus biflorus</i> (R) |
| <i>Nonnea rosea</i> (<i>Lycopsis rosea</i> R) | <i>Euphrasia Rostkoviana</i> (H) |
| <i>Pinguicula leptoceras</i> (R) | <i>Iris ochroleuca</i> (R) |
| <i>P. vulgaris</i> (<i>P. macroceras</i> R) | <i>Narcissus poeticus</i> (H) |
| <i>Primula latifolia</i> (R) | <i>Pinguicula alpina</i> (R) |
| <i>P. sibirica</i> (<i>P. intrusa</i> R) | <i>Ranunculus circinatus</i> (H) |
| <i>Veronica fruticans</i> (A) | <i>R. fluitans</i> (H) |
| <i>Viola canina</i> (R) | 6) <i>Anchusa italica</i> (<i>A. azurea</i> R) |
| <i>V. stagnina</i> (<i>V. lactea</i> R) | <i>Astragalus australis</i> (A) |
| 2) <i>Euphrasia minima</i> (H) | <i>Geranium pyrenaicum</i> (<i>G. umbrosum</i> R) |
| <i>E. officinalis</i> (R) | <i>Iris pallida</i> (R) |
| <i>Galeopsis pubescens</i> (R) | <i>Papaver somniferum</i> (H) |
| <i>G. Tetrahit</i> (R) | <i>Pinguicula grandiflora</i> (R) |
| <i>Scutellaria-Arten</i> (R) | <i>Primula marginata</i> (<i>P. crenata</i> R) |
| <i>Viola calcarata</i> (A) | <i>Veronica Tournefortii</i> (H) |
| 3) <i>Cistus albidus</i> (R) | <i>Viola montana</i> (R) |
| <i>C. polymorphus</i> (<i>C. incanus</i> R) | <i>V. odorata</i> (H) |
| <i>C. villosus</i> (R) | <i>V. silvestris</i> (R) |
| <i>Galeopsis angustifolia</i> (R) | 7) <i>Anchusa sempervirens</i> (<i>A. vul-</i> |
| <i>G. Ladanum</i> (<i>G. Reuteri</i> R) | <i>garis</i> R) |
| <i>Gladiolus communis</i> (R) | <i>Ballota nigra</i> (R) |
| <i>G. byzantinus</i> u. a. (R) | <i>Geranium phaeum</i> (A) |
| <i>Linaria triphylla</i> (R) | <i>G. silvaticum</i> (A) |
| <i>Pedicularis Scepterum Carolinum</i> (H) | <i>Iris germanica</i> (R) |
| <i>Polygala chamaebuxus</i> (A) | <i>Scutellaria-Arten</i> (R) |
| 4) <i>Omphalodes verna</i> (R) | <i>Viola alpina</i> (A) |

rot⁸⁾, oder Weiß mit Rot⁹⁾ oder Orange¹⁰⁾, in 3 Fällen Schwarz mit Purpurrot¹¹⁾ oder Gelb¹²⁾, in 3 Fällen dunkel Rotbraun mit Purpurrot¹³⁾ oder Gelb.¹⁴⁾ Nur in 1 Falle ist das „Saftmal“ Purpurrot in Blau¹⁵⁾, also derart, daß für das Bienenauge hier wohl kein Farbenkontrast, vielleicht aber ein Helligkeitskontrast besteht. In 6 Fällen heben sich Grundfarbe und Saftmal nur durch verschiedene Intensität der Färbung¹⁶⁾ oder — was für das Bienenauge das Gleiche bedeutet — als Orangerot und Gelb¹⁷⁾ voneinander ab. Das „Saftmal“ von *Papaver Rhoeas*¹⁸⁾, das uns tief dunkelblau in einem hellen Rot erscheint, wird das Bienenauge dunkel „blau“ in dunkel „gelb“ sehen.

Es mag mir manche Pflanze entgangen sein, die ein „Saftmal“ besitzt; es mag auch manche Farbennuance infolge einer unzutreffenden Abbildung nicht richtig bezeichnet worden sein; doch werden Ergänzungen und Korrekturen an dem wesentlichen Resultat dieser Zusammenstellung kaum etwas ändern: wir finden hier fast durchwegs Farben miteinander kombiniert, die sich nach unseren Erfahrungen für das Bienenauge deutlich voneinander abheben müssen, und es erwächst somit der Annahme, daß die „Saftmale“ als Anpassung an den Insectenbesuch aufzufassen seien, keine Schwierigkeit. Daß sie für die Insecten wirklich von Bedeutung sein können — was manchmal angezweifelt wird —, scheint mir aus gelegentlichen Beobachtungen, wie der folgenden, hervorzugehen: „*Sarcophaga carnaria* sucht an den Blüten von *Polygonum bistorta* eifrig nach Honig, gleitet aber in der Regel mit dem Rüssel an der Blüte vor-

- 8) *Arctostaphylos uva ursi* (A)
Cyclamen repandum (*C. hederaceifolium* R)
Dianthus alpinus (H)
Gladiolus segetum (R)
Melittis melissophyllum (*M. grandiflora* R)
Moricandia arvensis (R)
Primula carniolica (A)
P. oenensis (A)
P. villosa (R)
P. viscosa (A)
Sagittaria sagittifolia (R)
 9) *Asphodelus* (R)
Dianthus deltooides (*D. glaucus* R)
Hibiscus syriacus (R)
 10) *Saxifraga aspera* (R)

- 11) *Fumaria major* (R)
Papaver dubium (*P. laevigatum* R)
 12) *Asphodeline lutea* (R)
 13) *Hibiscus roseus* (R)
H. syriacus (R)
 14) *Hibiscus trionum* (R)
 15) *Delphinium consolida* (H)
 16) *Iris*-Arten (H), dunkelblau in hellblau
Linaria genistifolia (H), dunkelgelb in hellgelb
Linaria vulgaris (H), dunkelgelb in hellgelb
 17) *Iris*-Arten (H)
Linaria spartea (R)
Primula officinalis (H)
 18) *Papaver Rhoeas* (H)

bei; *Andrena albicans* geht es anfangs längere Zeit ebenso, sie lernt aber allmählich die Sache geschickter anfangen und den Rüssel mit größerer Sicherheit in die Blüten senken; die Honigbiene verfehlt von Anfang an keine Blüte“ (HERM. MÜLLER 62, p. 428). Wo der Zugang zum Honig durch einen auffallenden Farbfleck gekennzeichnet ist, wird das Insect leichter und rascher lernen, den Rüssel an der richtigen Stelle einzusenken als bei einfarbigen Blumen. Doch glaube ich nicht, daß die biologische Bedeutung der „Saftmale“ nur in dieser Richtung zu suchen ist. Ich komme darauf später zurück (S. 73).

c) Die „Lieblingsfarben“ der Bienen.

J. LUBBOCK (59) war zu der Anschauung gekommen, daß die Bienen eine „ausgesprochene Vorliebe für Blau“ zeigen; er setzte ihnen in langen Versuchsreihen auf verschiedenfarbigen Unterlagen Honig vor und fand, daß sie dem Honig auf einer blauen Unterlage durchschnittlich stärker zuflogen als auf andersfarbigen oder weißen Unterlagen. HERMANN MÜLLER (64) hat dieses Resultat bestätigt, nur fand er, daß ein gewisses Purpurrot die Bienen genau so stark anzieht wie Blau — wir verstehen jetzt warum. Auf diese Versuche geht die oft zitierte Angabe zurück, Blau und Purpurrot seien die Lieblingsfarben der Bienen. Hierdurch schien auch eine Tatsache erklärt, die den Botanikern schon lange aufgefallen ist: daß die Blumen mit primitiveren Blüteneinrichtungen, die ihren Honig den Insecten mehr oder weniger offen darbieten und deren Besucherkreis hauptsächlich die unsteten, kurzrüsseligen Wespen, Fliegen und Käfer bilden, vorwiegend weiß und gelb gefärbt sind, während man bei den Blumen mit vollkommeneren Einrichtungen zur Sicherung der Fremdbestäubung, mit tief im Blütengrunde geborgenem Honig, deren Besucherkreis sich neben Schmetterlingen hauptsächlich aus den langrüsseligen Bienen und Hummeln zusammensetzt, vorwiegend blaue und purpurrote Blütenfarben antrifft.

Gegen die Ansicht, daß die Bienen durch Farben im allgemeinen und durch bestimmte Farben in besonderem Grade angelockt werden, sprach sich FOREL aus: „Die Farbe bildet ein Merkzeichen, aber keine Anziehung an und für sich für das Insect“ (21, p. 194); v. DOBKIEWICZ (19) kommt zu demselben Resultat, und ich bin der gleichen Ansicht. Denn würden bestimmte Farben an und für sich auf die Bienen anziehend wirken, dann hätte sich dies wohl in den Versuchen zeigen müssen, wo den auf Weiß, auf Grau oder auf das neutrale Blaugrün (No. 10 oder No. 11) dressierten Bienen die

ganze Farbenserie vorgelegt wurde. In solchen Fällen schwärmten sie aber stets ziellos über dem Versuchstische herum, und wenn sie sich setzten, geschah dies ohne ausgesprochene Zuneigung zu bestimmten Farben. So hatte ein Versuch, bei welchem den auf Weiß dressierten Bienen die Farbenserie vorgelegt wurde, folgendes Resultat:

No.d.Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in 5 Min.	0	0	0	4	3	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0

Das gleiche Experiment an Bienen, die auf Blaugrün No. 10 dressiert waren, ergab folgende Zahlen:

No.d.Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in 5 Min.	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	3	0	0	1

Zahlreiche andere Versuche führten zu dem gleichen Ergebnis.

LUBBOCK und HERMANN MÜLLER haben gewiß nicht falsch beobachtet. Ich glaube nur, daß man ihre Resultate auch anders erklären kann als durch eine „Farbenliebhaberei“ der Honigbiene. LUBBOCK selbst sagt (59, p. 202): „Ich habe niemals behauptet, daß es möglich sei, für die Beurteilung der Vorliebe der Bienen . . . für gewisse Farben gegenüber anderen einen vollkommen genauen Maßstab zu gewinnen . . . So wird vermutlich z. B. etwas auf die Blumenart ankommen, welche die Biene zu besuchen gewohnt ist: Eine Biene, welche an Maßliebchen gesogen hat, verhält sich wahrscheinlich sehr anders in dieser Hinsicht wie eine, die auf einer blauen Blumenart verkehrte.“ Ähnlich äußert sich HERMANN MÜLLER (64), und er führt auch Beobachtungen an, die zeigen, daß dieselbe Biene tagelang zu derselben Pflanze wiederkehrte. Solche Bienen sind dann auch sozusagen auf eine bestimmte Farbe „dressiert“. Und wenn man nun bedenkt, daß bei den „Immenblumen“ Blau und Purpurrot als Blütenfarben vorherrschen, kann man sich wohl die durchschnittliche (keineswegs übermäßig starke) Bevorzugung des Blau in jenen Experimenten so erklären, daß von den beteiligten Bienen eine größere Zahl vorher an blauen Blumen verkehrt hatte als an gelben oder weißen.

Doch wie ist nun das Vorherrschen des Blau als Blütenfarbe bei den hochorganisierten „Immenblumen“ zu verstehen? Die Tatsache selbst kann nicht bezweifelt werden [ich verweise nur auf KIRCHNER (44) p. 104, 122, 139, 170, 227; KNUTH (45) Bd. 1, p. 127 bis 164; VERHOEFF (107) p. 126]. Ihre alte Erklärung durch die Blauliebe der Biene mußten wir aufgeben. Nun möchte ich auf folgendes aufmerksam machen: Blau ist diejenige Blütenfarbe, die sich für das Bienenauge von der Farbe des Laubes — soweit sich dies beurteilen läßt — am wirksamsten abheben muß. Denn es hat sich gezeigt, daß das Blattgrün von den Bienen in einem gelben Farbton gesehen wird, aus dem die Farbe der gelben Blumen nur durch ihre größere Sättigung herausleuchten wird (vgl. S. 38); auch weiße Blumen sind vielleicht für das Bienenauge in dem „ungesättigten Gelb“ weniger auffallend als für unser Auge in dem satten Grün des Laubes. Ein Farbenkontrast besteht nur bei blauen Blüten (und bei purpurroten, die ja für die Bienen gleichfalls blau sind). Da scheint es mir verständlich, daß die „Immenblumen“, die in ihrem Bau im allgemeinen die höchste Anpassung an den Insectenbesuch erkennen lassen, die die kompliziertesten und besten Vorkehrungen zur Sicherung der Kreuzbefruchtung entwickelt haben, so häufig auch diejenige Farbe erworben haben, durch die für die Biene die Augenfälligkeit der Blüte aufs höchste gesteigert ist.

Mancher mag diesen Satz allzu gewagt finden. Darum sei noch betont: das Vorherrschen der blauen und purpurroten Blütenfarbe bei den höchstorganisierten Insectenblüten wurde von den Botanikern ohne Rücksicht auf den Farbensinn der Insecten festgestellt. Unabhängig davon ergibt sich aus meinen Versuchen, daß bei blauer oder purpurroter Färbung die Augenfälligkeit einer Blüte für das Bienenauge am größten ist. Und so läßt sich zwanglos die blaue oder purpurrote Blütenfarbe der „Immenblumen“ den anderen Merkmalen einreihen, durch welche sich diese Blumengruppe vor den primitiveren Insectenblüten auszeichnet.

4. Der Formensinn der Biene und seine Bedeutung beim Blumenbesuch.

Fliegen und Käfer sind ein unstetes Volk; sie lassen sich bald auf diesen, bald auf jenen Blumen nieder, und es gehört ein gut Teil Zufall dazu, daß sie beim Blütenbesuch Kreuzbefruchtung herbeiführen. Bei manchen Fliegen und bei den Hymenopteren geht mit

der morphologischen Anpassung an den Blumenbesuch, die eine bessere Ausnützung der Blüten ermöglicht, eine größere Blumenstetigkeit Hand in Hand, um bei den bestangepaßten Blütenbesuchern, den langrüsseligen Bienen, den höchsten Grad zu erreichen.¹⁾ Vor allem die Honigbiene ist in hohem Grade blumenstet, d. h. in der Regel besucht jedes Individuum bei seinen Ausflügen durch längere Zeit hindurch (stunden- und tagelang) nur Blüten der gleichen Pflanzenart.²⁾ Dies ist für beide Teile von Vorteil: die Biene, welche nur Blumen der gleichen Art befliegt, trifft überall auf die gleiche Blüteneinrichtung, mit der sie schon vertraut ist, und wird so in der gleichen Zeit eine größere Ausbeute machen, als wenn sie wahllos an verschiedene Pflanzen flöge; für die Blüte ist es zur Sicherung der Kreuzbefruchtung von größter Bedeutung.

Wie rasch und sicher eine Biene auf einer blumenreichen Wiese die Blüten einer bestimmten Pflanzenart herausfindet, davon kann man sich leicht überzeugen. Daß sie sich hierbei vor allem nach der Blütenfarbe orientiere, war eine naheliegende Annahme, solange man bei der Biene einen Farbensinn voraussetzte, der dem unserigen an Vollkommenheit nicht nachstünde. Nun wissen wir aber, daß das Bienenauge „rotgrünblind“ ist und im Unterscheidungsvermögen für Farbennuancen dem normalen, farbentüchtigen Menschaugen weit nachsteht. So wenig die Bienen bei unseren Versuchen Violett von Blau und Purpurrot, Gelb von Grün und Orange-rot unterscheiden lernten, so wenig werden sie beim Blumenbesuch solche Farben auseinanderhalten können. Wenn sie nun da, wo für uns eine Fülle von Farbennuancen besteht, nur „blaue“, „gelbe“ und „weiße“ Blumen sehen, dann kommen wir mit der Blütenfarbe allein zur Erklärung der Blumenstetigkeit bei weitem nicht aus; es müssen auch andere Merkmale zur Unterscheidung der Blumen von den Bienen benutzt werden.³⁾ Als solche kommen Zeichnung und Form der

1) Vgl. KNUTH (45), Vol. 1, p. 229, 230.

2) Ausnahmen kommen vor, besonders bei spärlicher Tracht. Belege für die Blumenstetigkeit findet man bei BENNETT (4), BERLEPSCH (5, p. 86), CHRISTY (14), DALLA-TORRE (15), DETTO (18), KNUTH (45, Vol. 1, p. 197), KRONFELD (48), MÜLLER (64), NEGER (65, p. 635), PÉREZ (67) u. A. Ausnahmen konstatiert BULMAN (10, 11) und PLATEAU (86).

3) Daß nicht die Blütenfarbe allein für die Bienen bestimmend sein kann, geht auch schon aus älteren Angaben hervor. Es wurde mehrfach beobachtet, daß Bienen da, wo verschiedenfarbige Varietäten einer Pflanzenart nebeneinander standen, die Blumen dieser

Blumen und ihr Duft in Betracht. Meines Wissens wurde nie untersucht, ob die Bienen verschiedene Blumendüfte zu unterscheiden vermögen und wie weit sie sich beim Blumenbesuch durch den Geruchssinn leiten lassen; ich will daher auf diesen Punkt nicht näher eingehen. Dagegen möchte ich nun über Versuche berichten, die entscheiden sollten, ob die Form der Blumen und — bei mehrfarbigen Blüten — die Anordnung der Farben in der Blüte von den Bienen als Merkzeichen benutzt wird.

In der Literatur findet man über den Formensinn der Insecten nur äußerst spärliche Angaben, und diese stehen miteinander in Widerspruch. PLATEAU (69—76, 84, 87) kam durch zahlreiche, freilich nicht einwandfreie Versuche zu dem Schlusse, daß die Bienen und andere Arthropoden die Form der Objekte sehr schlecht oder gar nicht unterscheiden könnten. FOREL dagegen führt zwei Beobachtungen an, die dafür sprechen, daß Hummeln und Wespen Formunterschiede erkennen und beachten.

Er fütterte in seinem Zimmer eine Hummel auf einer blauen Papierscheibe mit Honig. Nachdem sie wiederholt heimgeflogen und wieder-gekehrt war, ersetzte er die blaue Scheibe durch einen blauen, mit Honig versehenen Streifen und legte die blaue Scheibe ohne Honig etwa 9 cm entfernt nieder. „Bei ihrer nächsten Wiederkehr flog die Hummel geradenwegs nach der Scheibe, obwohl diese sich jetzt an einem anderen Ort befand. Doch machte sie hier nur eine einzige Tour und begab sich dann nach dem schmalen Streifen, an demselben süßen Anstrich sie sich ergötzte. Nun gab ich ihr wieder die erste Scheibe mit Honig, zu der sie mehrfache Beutezüge unternahm. Nach zwei Stunden legte ich den blauen honigbestrichenen Streifen genau dorthin, wo zuvor die blaue honigbestrichene Scheibe gewesen war, und eine blaue Scheibe ohne Honig in zirka 6 cm Entfernung. Diesmal flog meine Hummel zunächst zu dem

Pflanzenart ohne Unterschied der Farbe besuchten [BENNETT (4), CHRISTY (14), PLATEAU (78, 82)]. Hier haben sie sich von anderen, diesen Blumen gemeinsamen Merkmalen leiten lassen. Dagegen sind auch andere Fälle bekannt, wo Bienen und Hummeln zum Besuche der Blüten verschiedener Pflanzenarten offenbar durch deren identische Farbe veranlaßt wurden. So teilt mir FRITZ V. WETTSTEIN mit, daß er im Wiener botanischen Garten die gleichen Bienen die verschiedensten *Salvia*-Arten besuchen sah, die die gleiche, blauviolette Blütenfarbe hatten (*Salvia limbata*, *S. pratensis*, *S. nemorosa*, *S. silvestris* u. a.); weißblühende *Salvia*-Arten (*S. austriaca* und *globosa*), welche zwischen den blauen standen, wurden von diesen Bienen gemieden. Ich selbst sah eine Hummel abwechselnd an *Trifolium pratense* und *Lamium maculatum* saugen, die beide purpurrot blühten. Ähnliche Beobachtungen an Hummeln machten BENNETT (4) und CHRISTY (14).

schmalen Streifen (also an den vorherigen Platz), doch verweilte sie hier kaum einen Augenblick, sondern begab sich sogleich nach der leeren Scheibe, die sie von allen Seiten untersuchte und um die sie zwei bis drei Mal herumflog. Nun erst ging es zu dem schmalen Streifen zurück, wo sie nunmehr den Honig ausfindig machte“ (21, p. 28).

An einer Wespe stellte er ähnliche Versuche an. Er fütterte sie auf einer weißen Papierscheibe von ca. 3 cm Durchmesser (das Experiment fand auf dem grauen Deckel eines Koffers statt). Dann strich er Honig auf ein Kreuz aus weißem Papier, dessen Arme 11 cm lang und $2\frac{1}{4}$ cm breit waren. „Das Kreuz mit und die Scheibe ohne Honig legte ich nun ziemlich nahe voneinander zu beiden Seiten der Stelle, wo die Wespe vorher ihre Labung gefunden hatte. Als sie jetzt zurückkam, suchte sie ein wenig, fand aber den Honig bald genug. Ich dachte nun, daß vielleicht das Kreuz der Scheibe zu ähnlich sei und schnitt deshalb einige Streifen Papier von 10 cm Länge und 8 mm Breite. Nach dem Wegfliegen der Wespe entfernte ich das Kreuz und legte nun auf jede Seite der Stelle, wo dasselbe gelegen hatte, und zwar 3—4 cm von dieser entfernt, eins meiner Präparate: auf die eine Seite die Scheibe ohne Honig, auf die andere einen Streifen mit Honig. Sobald die Wespe sich nahte, flog sie stracks zu der weißen Scheibe, die sie lange Zeit vergeblich nach Honig absuchte. Dann suchte sie die leere Mitte, also das Stück grauen Koffers, wo das Kreuz gelegen hatte, ab und flog, da sie auch dort nichts fand, wieder fort. Sehr bald kehrte sie indessen zurück, suchte nochmals auf der weißen Papierscheibe, nochmals auf dem leeren Stück grauen Koffers und roch und suchte so hartnäckig und eifrig nach rechts und links, daß sie schließlich doch den Honig ausfindig machte.

„Ich legte nun einen zweiten schmalen Papierstreifen ohne Honig neben den ersten (den ich sodann entfernte) und strich etwas Honig auf das große Kreuz, das ich auf die andere Seite legte, beide Gegenstände in der gleichen Entfernung von der Stelle, wo die Wespe das letztmal gefressen hatte. Jetzt kam die Wespe zurück und flog geradenwegs zu dem neuen schmalen Papierstreifen. Da sie hier nichts fand, suchte sie in der Umgebung und fand sehr schnell das Kreuz.

Es ist interessant zu beobachten, wie dieselbe Wespe . . . sich bei jeder Gelegenheit des Papiers erinnerte, von dem sie ihren letzten Imbiß genommen hatte, und zwar nach seiner Form und Größe, denn ich ersetzte das honigbestrichene Papier jedesmal durch ein anderes, das genau nach demselben Muster geschnitten war.“

Am folgenden Tage wurde die Wespe wieder von dem Papierkreuz gefüttert; sie flog dann auf ein leeres Kreuz, obwohl daneben ein honigbestrichener Streifen lag (21, p. 25—27).

Um zu sehen, ob sich bei der Biene eine Dressur auf eine bestimmte Form erzielen ließe, ging ich zunächst so vor: Aus einem Karton, der mit gelbem Papier (Gelb No. 4, Taf. 5) überzogen war, wurden Ellipsen und sechseckige Sternchen ausgeschnitten, die gleichen Flächeninhalt hatten; sie sind in Fig. Ca

wiedergegeben. Diese Schablonen erhielten in der Mitte ein Loch, welches genau auf Glasröhrchen von 1 cm Durchmesser paßte (vgl. Fig. Cb). Jedes solche Röhrchen (Länge 3 cm) wurde an einem Ende durch einen mit Stift (*St*) versehenen Kork (*K*) verschlossen, am anderen Ende wurde ein Sternchen oder eine Ellipse (*S*) angebracht und die Befestigung dieser Schablonen durch etwas Plastilin (*P*) gesichert. Nun wurden drei mit gelben Sternchen und drei mit gelben Ellipsen versehene Röhrchen mittels der Stifte *St* auf einem

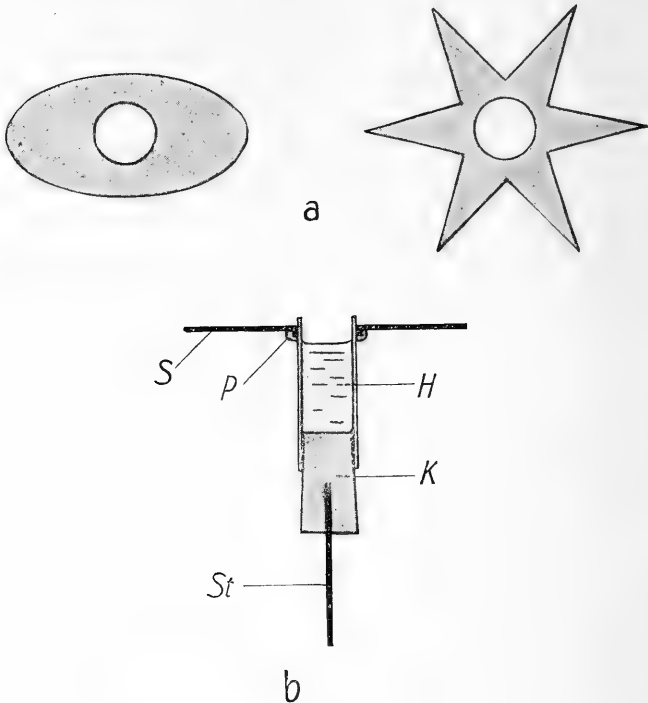


Fig. C.

Tische aufrecht in beliebiger Anordnung befestigt und die Sternröhrchen mit verdünntem Honig (*H*) gefüllt, während die Ellipsenröhrchen leer blieben. Die Bienen lernten rasch, die neue Honigquelle auszubeuten und krochen durch das Loch inmitten der Sternchen gänzlich in die Röhrchen hinein, sobald der Honig für sie von außen nicht mehr erreichbar war. Bei jeder Fütterung wurde die gegenseitige Lage der Sternchen- und Ellipsenröhrchen verändert und so die Dressur durch mehrere Tage fortgesetzt.

Nach 3tägiger Dressur wurde ein Zählversuch vorgenommen; die 6 Dressurröhrchen wurden entfernt und durch 6 reine, mit neuen Schablonen versehene Röhrchen ersetzt, derart, daß an die Stellen des Tisches, wo zuletzt ein Sternröhrchen gewesen war, ein Ellipsenröhrchen gesteckt wurde und umgekehrt. Wir zählten nun 5 Minuten lang (16. August 1913, 9⁴⁰—45) die Bienen, die sich auf die Schablonen setzten; jede Biene wurde sofort, nachdem sie sich gesetzt hatte, aufgejagt, so daß es zu keiner Klumpenbildung kam. Es setzten sich:

Auf die 3 Sternchen: 31, 29 und 25 Bienen,

„ „ 3 Ellipsen: 4, 5 und 6 „

Am folgenden Tage wurde der Versuch in gleicher Weise wiederholt, nur wurden diesmal die Bienen nicht aufgejagt; es waren ziemlich wenige da, so daß es zu keiner Klumpenbildung kam. Es setzten sich (17. August 1913, 8⁰⁵—10):

Auf die 3 Sternchen: 31, 24 und 19 Bienen,

„ „ 3 Ellipsen: 4, 3 „ 2 „

Ein 3. Versuch hatte den gleichen Erfolg. Die Dressur auf die Sternform war also gelungen.

Wo Farbe und Form in Konkurrenz treten, scheint die Farbe für die Biene von größerer Bedeutung zu sein. Als ich nämlich den auf die gelben Sternchen dressierten Bienen schwarze Sternchen und gelbe Ellipsen vorsetzte¹⁾, flog weitaus die Mehrzahl der Tiere nach den gelben Ellipsen, und die schwarzen Schablonen blieben trotz ihrer Sternform fast unbeachtet. Es setzten sich (17. Aug., 8²⁰—24):

Auf die 3 schwarzen Sternchen: 6, 3 und 5 Bienen.

Auf die 3 gelben Ellipsen: 41, 304 und 55 Bienen.

Leider habe ich den Versuch nicht wiederholt.

Zur Kontrolle wurden die Bienen von jetzt ab bei im übrigen gleicher Anordnung auf die gelben Ellipsen dressiert. Bei einem Versuche nach 1tägiger Dressur erhielten noch die Sternchen einen stärkeren Besuch als die Ellipsen. Nach 2- und 3tägiger Dressur wurden in insgesamt 8 Versuchen stets die Ellipsen stärker, und zwar ca. doppelt so stark, frequentiert als die Sternchen. So setzten sich in einem Versuche (am 20. August 1913, 6⁰⁵—10), bei welchem jede Biene, die sich gesetzt hatte, sofort aufgejagt wurde, Klumpenbildung somit verhindert war:

Auf die 3 Ellipsen 89, 23 und 39 Bienen

„ „ 3 Sternchen 26, 21 „ 20 „

1) Die Bienen waren an dieser Futterstelle vor Beginn der Formdressur auf Blau dressiert gewesen.

Sehr ähnlich waren die Zahlenverhältnisse in den übrigen Versuchen, auch wenn Klumpenbildung nicht verhindert wurde.

Daß hier nach 3tägiger Dressur noch kein besserer Erfolg zu vermerken war, ist gewiß zum Teil auf die vorangegangene Sternchendressur zurückzuführen; die Erinnerung an diese mußte einem raschen Erfolg bei der Ellipsendressur hinderlich sein. Wichtiger aber schien mir ein anderer Umstand, der sich störend bemerkbar machte. Bei der Kleinheit der Schablonen waren die Ellipsen während der Dressur von dem Klumpen der saugenden Bienen in der Regel fast ganz verdeckt, so daß die neu anfliegenden Bienen die Ellipsengestalt nur schlecht oder gar nicht wahrnehmen konnten¹⁾; darum brach ich diesen Versuch am 3. Tage der Ellipsendressur ab und traf eine andere Anordnung, bei welcher der erwähnte Übelstand vermieden wurde.

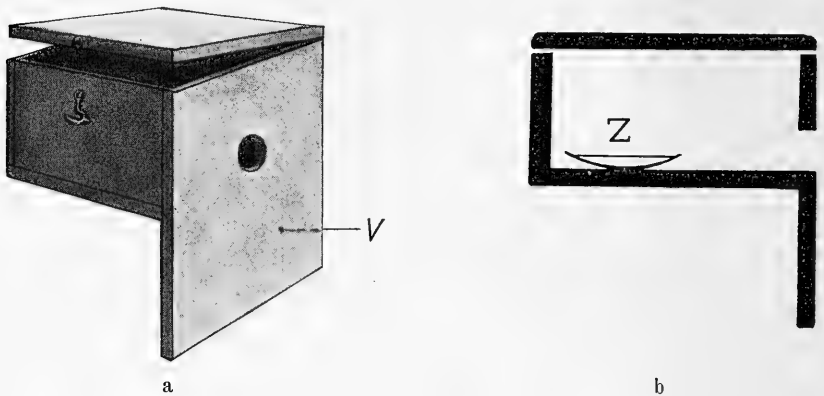


Fig. D.

Ich ließ mir eine größere Zahl von Holzkästchen anfertigen, von denen eines in Fig. D abgebildet ist. Die Maße betragen (innen) $10 \times 10 \times 5$ cm. Der Deckel ist mit Scharnieren befestigt und auf der anderen Seite durch ein Häkchen verschließbar. Die Vorderwand (V) des Kästchens mißt (außen) 11×11 cm und hat unmittelbar über dem Boden des Kästchens ein Loch von $1\frac{1}{2}$ cm Durchmesser (vgl. auch den Längsschnitt durch das Kästchen, Fig. Db). Bei der Dressur wurden die Kästchen auf einem Brett so aufgestellt, wie es Fig. E zeigt. Auf der Vorderwand jedes Kästchens ist mit 4 Reiß-

1) Bei der Dressur auf die Sternchen waren, auch wenn ein Bienenklumpen auf dem Röhrchen saß, die Sternzacken deutlich sichtbar.

nägeln ein Karton befestigt, auf dem Schablonen aufgeklebt sind. Schablone und Karton tragen ein (mit Locheisen ausgestanztes) Loch, das sich mit dem Loch in der Vorderwand des Kästchens deckt. Die Bienen müssen durch dieses Loch, um ins Innere des Kästchens zu gelangen. In der Regel wurden 4 Kästchen nebeneinander aufgestellt, von denen je zwei die gleiche Schablone trugen. Die beiden Kästchen, die jene Schablonen trugen, auf welche die Bienen dressiert werden sollten, enthielten innen eine Schale mit Zuckerwasser (Fig. Db, Z), die ca. alle $\frac{3}{4}$ Stunden neu gefüllt wurde; die beiden anderen Kästchen waren leer. Fast bei jeder Fütterung wurden die Plätze der Kästchen verändert.

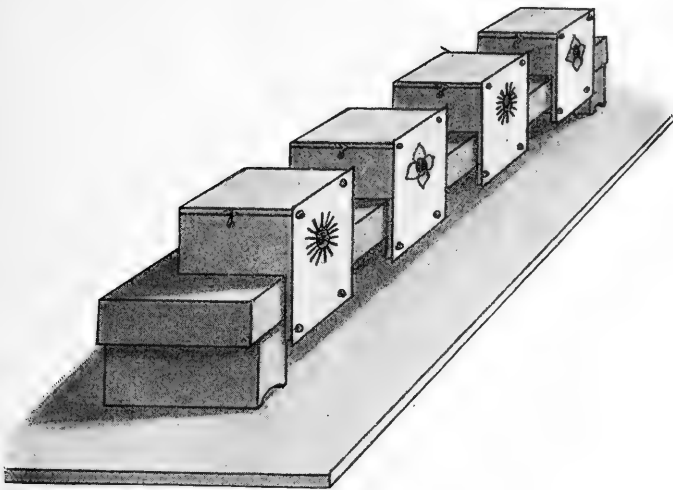


Fig. E.

So war die Anordnung während der Dressur. Sollte ein Versuch gemacht werden, so wurde er folgendermaßen vorbereitet: 4 reine Kästchen, die den Dressurkästchen vollständig glichen, aber nie zur Dressur benutzt wurden und nie mit Zuckerwasser in Berührung kamen, wurden in gleicher Weise wie die Dressurkästchen an der Vorderseite mit unbenutzten, reinen Kartons und Schablonen versehen. Alle 4 Kästchen blieben leer. Nun wurden die Dressurkästchen entfernt¹⁾ und die Versuchskästchen an ihre Stelle gesetzt,

1) Meist nachdem unmittelbar vorher gefüttert worden war, vgl. die Anm. 2 auf S. 13.

und zwar in vertauschter Anordnung, so daß das Ortsgedächtnis der Bienen, wenn es trotz des häufigen Platzwechsels während der Dressur das Resultat beeinflussen sollte, zuungunsten des erwarteten Erfolges wirken mußte. Und nun wurde die Zahl der Bienen festgestellt, die sich innerhalb einer bestimmten Zeit auf der Vorderseite der Kästchen niederließen.¹⁾

Auf diese Weise stellte ich außer anderen, später zu besprechenden Versuchsreihen auch die folgende an: Auf weiße Kartonblätter (12×12 cm) wurden Schablonen aus blauem Papier (Blau No. 12,

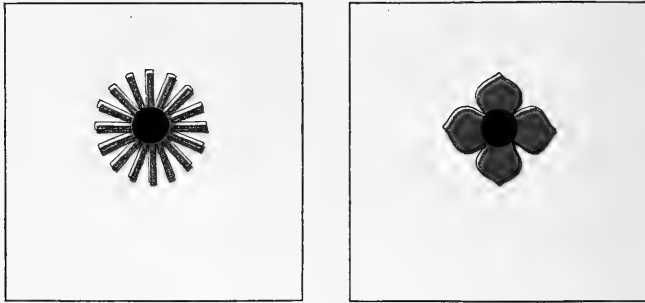


Fig. F.

Taf. 5) von zweierlei Form aufgeklebt; die eine Form war derart, daß blaue Streifen strahlenförmig um das Loch in der Mitte des Kartons angeordnet waren, so wie die Strahlenblüten um die Scheibe einer Composite; die andere Form erinnerte etwa an das Aussehen einer Enzianblüte (vgl. Fig. F); ich bezeichne die beiden Formen im Folgenden kurz als „Strahlenform“ und „Enzianform“. Es wurden nun an 4 Holzkästchen 2 Strahlenformen und 2 Enzianformen in der geschilderten Weise befestigt. Nachdem ich mich überzeugt

1) Anfangs zählten wir die Bienen, die durch das Loch ins Innere jedes Kästchens krochen. Diese Methode erwies sich rasch als unpraktisch. Denn oft kroch eine Biene teilweise in ein Loch hinein und kehrte dann um, offenbar weil sie durch den Geruchssinn erkannt hatte, daß das Kästchen leer sei. In solchen Fällen konnte es zweifelhaft sein, ob ein Tier gezählt werden sollte oder nicht. Ferner entstand bei reichlichem Bienenbesuch in der engen Öffnung durch den Gegenstrom der Bienen, die das Kästchen verließen, häufig ein solches Gedränge, daß ein exaktes Zählen der hineinkriechenden Tiere nicht möglich war. Dagegen war es leicht, festzustellen, wie viele Bienen sich am Flugloch und in dessen Umgebung niederließen. Zur Vermeidung von Unsicherheiten wurde jede Biene gezählt, die sich auf der Vorderseite eines Kästchens niederließ; naturgemäß setzten sich fast alle Tiere in unmittelbarer Nähe des Flugloches.

hatte, daß die Bienen von vornherein keine der zwei Formen vor der anderen bevorzugten, wurden sie auf die Enzianform dressiert. Die Dressur begann am Morgen des 12. September 1913. Bereits nach wenigen Stunden war ein deutlicher Erfolg zu verzeichnen. Am Nachmittag des 12. September wurden 4 Zählversuche in der geschilderten Weise vorgenommen; sie ergaben folgende Resultate:

Kästchen-No.	Enzianform		Strahlenform	
	a	b	c	d
Bienenfrequenz 250—55	60	141	37	37
„ 300—05	155	250	39	30
„ 435—40	89	60	17	7
„ 445—50	216	83	24	24

In dieser und in den weiteren, unten beschriebenen Versuchsreihen wurde die Anordnung der Schablonen an den Versuchskästchen häufig vertauscht, um dem Einwande vorzubeugen, die stärkere Frequenz der mit der Dressurform versehenen Kästchen könnte das erstemal durch Zufall zustande gekommen sein und von dem einmaligen starken Besuche könnte an diesen Kästchen ein starker Bienengeruch haften geblieben sein, der nun auch in den weiteren Versuchen die Bienen zu der Bevorzugung dieser Kästchen veranlaßt hätte.

Am Morgen des folgenden Tages (13. September), also nach 1tägiger Dressur, wurde ein solcher Versuch photographisch festgehalten (Taf. 3 Fig. 10). Man sieht deutlich, wie die Bienen, obwohl alle Kästchen leer und rein sind, auf die mit der Dressurform versehenen Löcher zueilen, während die beiden anderen Kästchen (die an den Plätzen stehen an denen die Bienen zuletzt gefüttert wurden) wenig Beachtung finden.

Auch so war also die Dressur auf eine bestimmte Form gelungen, und zwar sehr rasch. So eklatante Zahlendifferenzen wie bei den in den ersten Kapiteln geschilderten Versuchen ergaben die Zählungen bei den Kästchenversuchen nie. Man könnte hierin eine Bestätigung für die auf S. 63 ausgesprochene Vermutung sehen, daß die Bienen auf die Farbe mehr achten als auf die Form (mit der Kästchenmethode nahm ich nur Formdressuren vor). Doch kommt auch in Betracht, daß die Frequenzunterschiede meist in den ersten 2—3 Minuten am stärksten waren, daß aber dann die Bienen, wenn sie die mit den Dressurformen versehenen Kästchen leer fanden, nach einigem vergeblichen Suchen auch die verführerischen Löcher der Nachbarkästchen visitierten, trotz der abweichenden Schablonen;

die geringe Zahl der Kästchen und ihre große Ähnlichkeit mußte ein solches Verhalten begünstigen.

Ich wollte nun ferner wissen, ob bei Blütenformen, bei welchen mehrere Farben miteinander in bestimmter Anordnung kombiniert sind, auch die Anordnung der Farben in der Blüte von den Bienen als Merkzeichen benutzt wird.

Zunächst sei ein Vorversuch erwähnt; zwar erwiesen sich die Gründe, die ihn ursprünglich veranlaßt hatten, später als hinfällig, doch lieferte er ein Nebenresultat, das von einigem Interesse ist.

An den Vorderseiten der Kästchen wurden Kartons (12×12 cm) befestigt, die mit gelbgrünem Papier (Gelbgrün No. 7, Taf. 5) überzogen waren. Das Loch in der Mitte der Kartons war an allen Schablonen von einem 1 cm breiten gelben Ringe (Gelb No. 4) umgeben; an diesen schloß sich bei den einen Schablonen ein weißer Strahlenkranz an, bei den anderen ein solcher von gelbgrünem Papier No. 7 (vgl. die Photographie Taf. 3 Fig. 11); der letztere war also in der Farbe mit dem Untergrunde identisch und wurde nur angebracht, um zwischen beiden Schablonen alle Bedingungen bis auf die Farbe des Strahlenkranzes gleich zu machen.¹⁾

Die Bienen sollten auf die Schablonen mit dem weißen Strahlenkranz dressiert werden. Vor Beginn der Dressur wurde geprüft, ob die Bienen nicht etwa von vornherein eine der beiden Schablonen bevorzugten; das überraschende Ergebnis war, daß dies in der Tat geschah. 3 Zählversuche ergaben folgende Resultate:

Kästchen-No.	Weißer Strahlenkranz auf grünem Grunde		Grüner Strahlenkranz auf grünem Grunde	
	a	b	c	d
Bienenfrequenz 30. Aug. 1913 135-40	33	52	3	8
" " 440-45	82	108	18	61
" " 450-55	92	118	28	42

Zwischen dem 2. und 3. Versuche wurden die Schablonen derart vertauscht, daß die Kästchen, welche mit einem weißen Strahlenkranze versehen gewesen, nun einen grünen erhielten und umgekehrt; das Resultat blieb das Gleiche, zu seiner Erklärung konnte also nicht etwa ein ungleicher Geruch der Kästchen herangezogen werden. Auch als ich andere Schablonen anwandte, bei welchen der mittlere gelbe Ring statt von einem

1) Ich stellte diesen Versuch zu einer Zeit an, als ich mich an einem anderen Dressurplatz vergeblich bemühte, eine Dressur auf Weiß zu erzielen (vgl. S. 21); er sollte zeigen, ob auch bei dieser Anordnung das Weiß nicht beachtet würde. Als die Weißdressur später gelang, verlor er seine Bedeutung.

weißen Strahlenkranze von einem einheitlichen weißen Ringe (von ca. $2\frac{1}{2}$ cm Breite) und bei den anderen Schablonen statt von einem grünen Strahlenkranze von einem grünen Ring umgeben war, wurden in 2 Zählversuchen die weißgelben Schablonen stark bevorzugt. Sowohl die Schablonen mit dem weißen Strahlenkranz wie jene mit dem weißen Ring um das gelbe Zentrum besaßen nach unseren Begriffen eine viel größere Blumenähnlichkeit als die anderen Schablonen; das mag auch die Bienen zum stärkeren Besuch dieser Schablonen veranlaßt haben. Doch habe ich diesen Punkt nicht weiter verfolgt, und die angeführten Versuche sind nicht zahlreich genug, um sichere Schlüsse ziehen zu können.

Die Bienen wurden nun mehrere Tage lang aus den mit weißen Strahlenkränzen versehenen Kästchen gefüttert. In 4 Zählversuchen wurden stets die weißen Strahlenkränze stark bevorzugt. Auf Taf. 3 Fig. 11 ist die Photographie eines solchen Versuches wiedergegeben.

Ebenso wie hier die papiernen weißen Strahlenkränze, werden in der Natur die Strahlenblüten der Compositen von den Bienen beachtet werden, und man sieht auch aus diesen Versuchen, wie wenig die gegenteilige Ansicht PLATEAU's (76), die ja schon vielfach kritisiert wurde, das Richtige trifft.

Ich stellte mir nun Schablonen her, welche die gleichen Farben in verschiedener Anordnung aufwiesen. Sie sind in Fig. G. abge-

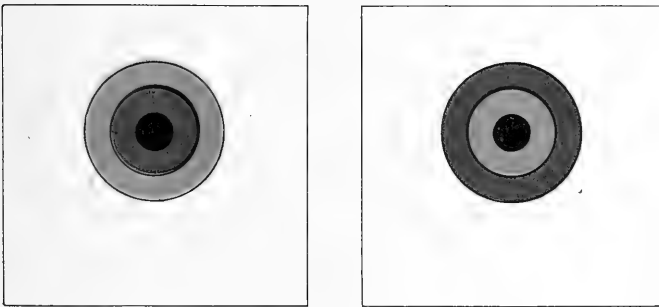


Fig. G.

bildet. Die blauen und gelben Ringe (je 1 cm breit) waren aus Blau No. 13 und Gelb No. 4 auf weißem Karton aufgeklebt. Da die Bienen in den letzten Tagen auf Schablonen mit gelb gerändertem Flugloch dressiert worden waren (vgl. die eben geschilderte Versuchsreihe), war zu erwarten, daß sie von den neuen Schablonen noch vor Beginn der Dressur die bevorzugen würden, bei welchen das Flugloch unmittelbar von dem gelben Ringe umgeben war. Die Erwartung bestätigte sich; ein Zählversuch liefert folgendes Ergebnis:

Kästchen-No.	Innen Blau Außen Gelb		Innen Gelb Außen Blau	
	a	b	c	d
Bienenfrequenz 6. Sept. 1913 250—55	17	11	57	67
„ „ „ 255—300	11	3	35	47

Die Plätze der Kästchen wurden zwischen beiden Versuchen vertauscht.

Nun wurden die Bienen auf die weniger frequentierte Schablone (innen Blau, außen Gelb) dressiert. Nach 2 Tagen ergab ein Zählversuch eine deutliche Bevorzugung der Dressurschablonen, und nach 2 weiteren Tagen war der Erfolg noch besser:

Kästchen-No.	Innen Blau Außen Gelb		Innen Gelb Außen Blau	
	a	b	c	d
Bienenfrequenz 8. Sept. 1913 400—05	157	194	65	79
„ „ 10. Sept. 1913 920—25	195	232	53	74
„ „ „ 930—35	215	221	55	104

Besonders klar war der Erfolg, wie schon erwähnt wurde (S. 67), in den ersten Minuten der Versuche zu erkennen.¹⁾ Die Photographie Taf. 3 Fig. 12 gibt eine richtige Vorstellung von dem Benehmen der Bienen zu Beginn eines solchen Versuches.

Nun könnte man sagen: hier sind die Bienen vielleicht nur auf ein blaugerändertes im Gegensatz zu einem gelbgeränderten Flugloch dressiert worden; die äußeren Farbringe haben sie wegen ihrer größeren Entfernung vom Flugloch weniger beachtet. Daß sie die Anordnung der Farben an mehrfarbigen Objekten als Merkzeichen verwerten, lasse sich aus solchen Versuchen nicht mit Sicherheit entnehmen.

Ich verwendete nun in einer weiteren Versuchsreihe Schablonen, bei denen nur die Anordnung der beiden Farben (Blau und Gelb) verschieden, dagegen ihr Mengenverhältnis in jedem Abstand vom Flugloch gleich war (vgl. Fig. H). Zunächst versah ich 2 Kästchen mit Scheiben, die in 8 abwechselnd blau und gelb gefärbte Felder geteilt waren („ $\frac{8}{8}$ -Scheiben“) und 2 Kästchen mit Scheiben, die in

1) Da die Bienenfrequenz von Minute zu Minute notiert wurde, ist dies auch aus den Protokollen zu ersehen; doch halte ich es nicht für nötig, diese in extenso wiederzugeben.

4 solche Felder geteilt waren („ $\frac{4}{4}$ -Scheiben“) und dressierte auf die $\frac{8}{8}$ -Scheiben. Nach dreitägiger Dressur war noch kein Erfolg zu verzeichnen; die Bienen flogen bei den Versuchen in annähernd gleicher Zahl an alle Kästchen.¹⁾ Nun ersetzte ich die $\frac{4}{4}$ -Scheiben durch solche, die in eine blaue und eine gelbe Hälfte geteilt waren („ $\frac{2}{2}$ -Scheiben“); diese wurden derart befestigt, daß die Trennungslinie zwischen der blauen und der gelben Hälfte vertikal stand.

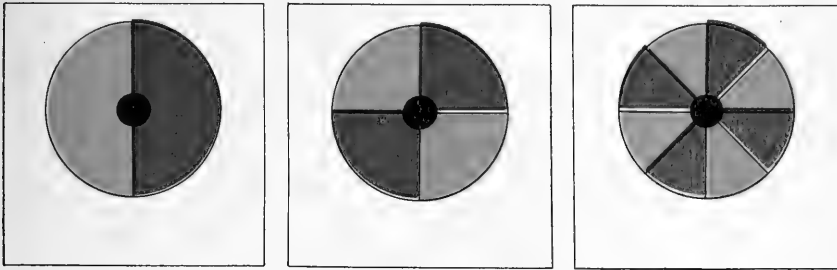


Fig. H.

Es wurde weiter auf die $\frac{8}{8}$ -Scheiben dressiert. Nun war die Dressur bald erfolgreich. Beim 1. Versuch (nach 2 Tagen) wurden die Dressurschablonen angenähert doppelt so stark besucht wie die $\frac{2}{2}$ -Scheiben. Vier andere Versuche lieferten das gleiche Resultat. Nach fünftägiger Dressur war ein weiterer Fortschritt zu verzeichnen; es wurden 3 Zählversuche mit folgenden Resultaten angestellt:

No. des Kästchens	$\frac{8}{8}$ -Scheiben		$\frac{2}{2}$ -Scheiben	
	a	b	c	d
Bienenfrequenz 29. Aug. 1913 950—55	237	266	61	114
„ „ 205—10	210	249	54	76
„ „ 235—40	200	210	82	91

Auf Taf. 3 Fig. 13 ist ein solcher Versuch photographisch festgehalten.

Am folgenden Tage versuchte ich nochmals, ob jetzt vielleicht die $\frac{8}{8}$ -Scheiben von den $\frac{4}{4}$ -Scheiben unterschieden würden. Dies war nun in der Tat der Fall, wenn auch in recht bescheidenem Maße. Drei Zählversuche lieferten folgende Zahlen:

1) Es ist bemerkenswert, daß unserem Auge solche Scheiben, aus einiger Entfernung betrachtet, sehr ähnlich erscheinen.

No. des Kästchens	$\frac{3}{8}$ -Scheiben		$\frac{4}{4}$ -Scheiben	
	a	b	c	d
Bienenfrequenz 30. Aug. 1913 9 ⁴⁵ -50	185	100	66	53
" " 11 ²⁵ -30	106	122	96	72
" " 12 ¹⁵ -20	151	96	91	75

Taf. 3 Fig. 14 zeigt die Photographie eines solchen Versuches. Man erkennt auch im Bilde den schlechteren Erfolg gegenüber der zuvor geschilderten Anordnung. Es muß freilich hervorgehoben werden, daß nun die Bienen nicht auf die $\frac{3}{8}$ -Scheiben im Gegensatze zu den $\frac{4}{4}$ -Scheiben, sondern auf die $\frac{3}{8}$ -Scheiben im Gegensatze zu den $\frac{2}{2}$ -Scheiben dressiert waren; auch bei den zuletzt beschriebenen Versuchen waren in den Zwischenzeiten an den Dressurkästchen $\frac{3}{8}$ - und $\frac{2}{2}$ -Scheiben angesteckt. Durch länger fortgesetzte Dressur hätte sich wahrscheinlich auch eine bessere Unterscheidung der $\frac{3}{8}$ - und $\frac{4}{4}$ -Scheiben erzielen lassen.

Bei diesen Scheiben war durch die verschiedene Verteilung der Farben in gewissem Sinne auch eine Verschiedenheit der Form gegeben; man kann sagen, daß die Bienen auf eine sternförmige Figur dressiert waren. Es schien mir von Interesse, ob die Tiere auch solche Schablonen voneinander unterscheiden lernten, die die gleichen zwei Farben in gleicher Menge und Verteilung enthielten und bei denen nur die relative Lage der Farben verschieden war.

Ich brachte an den 4 Kästchen Scheiben an, die zur Hälfte blau, zur Hälfte gelb waren. Bei allen Kästchen stand die Trennungslinie der blauen und gelben Hälfte vertikal. Doch bei 2 Kästchen war die blaue Hälfte links, die gelbe rechts vom Flugloch, bei den zwei anderen war die gelbe Hälfte links, die blaue rechts vom Flugloch. Bei einem Vorversuch vor Beginn der Dressur besuchten die Bienen alle 4 Kästchen in angenähert gleicher Zahl. Nun wurden sie auf „links Gelb, rechts Blau“ im Gegensatze zu „links Blau, rechts Gelb“ dressiert. Sie erlernten die neue Aufgabe überraschend schnell. Nach 1- und 2tägiger Dressur wurden je zwei Zählversuche angestellt, mit folgendem Ergebnis:

Nummer des Kästchens	links Gelb rechts Blau		links Blau rechts Gelb	
	a	b	c	d
Bienenfrequenz 11. Sept. 1913 4 ⁰⁰ -04	140	118	20	9
" 11. Sept. 1913 4 ¹⁵ -20	132	217	48	33
" 12. Sept. 1913 9 ¹⁸ -23	191	170	36	31
" 12. Sept. 1913 9 ³⁰ -35	133	181	29	21

Wie klar das Resultat in den ersten 1—2 Minuten eines solchen Versuches war, zeigt die Photographie Taf. 3 Fig. 15.

Das rasche Erfassen eines solchen scheinbar abstrakten Merkmales ist nicht so verwunderlich, wie es auf den ersten Blick manchem erscheinen mag. Denn das bekannte gute „Ortsgedächtnis“ der Biene beruht ja zum großen Teile auf der Fähigkeit, sich einzuprägen, was links, was rechts von dem Orte ist, den sie wiederfinden soll.

Aus all diesen Versuchen geht hervor, daß neben der Blumenfarbe auch die Blumenform, daß bei mehrfarbigen Blumen auch die Anordnung der Farben an der Blüte oder am Blütenstand von den Bienen als Merkzeichen verwertet werden kann. Und hiermit sind wohl ^{ausreichend} genügend viele Merkmale gegeben, um die Blumenstetigkeit der Bienen, trotz ihres beschränkten Farbensinnes, befriedigend zu erklären, auch dann, wenn sich herausstellen sollte, daß für sie der Blütenduft bei der Unterscheidung der Blumen keine wesentliche Rolle spielt. Denn der Formenreichtum in der Blumenwelt ist groß, und auch die Farbenkombinationen sind höchst mannigfaltig, wenn wir die „Saftmale“ in die Betrachtung einbeziehen. Diese sind wohl geeignet, ein charakteristisches Merkmal für eine Blume abzugeben und deren Unterscheidung von anderen, ähnlichen Blumen zu erleichtern. Und hierin dürfte zum guten Teile ihre biologische Bedeutung liegen (vgl. S. 56). Dann ist auch die Tatsache nicht mehr rätselhaft, daß sich ein „Saftmal“ auch bei manchen „Saft“losen Pollenblumen findet, das „immer nach den Stellen hinweist, wo sich Nektar finden würde, nicht aber dahin, wo sich der Pollen befindet“ (KNUTH 45, Vol. 1, p. 119).

5. Mißglückte Dressurversuche mit unnatürlichen Formen. Ein Beitrag zur Psychologie der Biene.

Die Bienen lieferten bei den Dressurversuchen unzählige Beweise von Assoziations- und Erinnerungsvermögen. — Wie rasch man unter günstigen Umständen eine Dressur erzielen kann, habe ich nicht untersucht. In der Regel ließ ich vom Beginn einer neuen Dressur bis zum ersten Zählversuch ein bis zwei Tage verstreichen. Hier handelte es sich aber darum, möglichst alle Bienen, welche an einem Futterplatze verkehrten, auf die neue Vorlage zu dressieren, und da gewiß manche Tiere den Flug zeitweilig einstellten, läßt sich aus solchen Versuchen kein Maßstab für das Lernvermögen des

einzelnen Individuums ableiten. Es ist bemerkenswert, daß bei einem spät im September vorgenommenen Versuche (Dressur auf Chlorophyllfarbstoff), an dem wegen der vorgeschrittenen Jahreszeit nur wenige Bienen beteiligt waren und wo ich daher, ohne ein Überhandnehmen der Tiere fürchten zu müssen, ununterbrochen füttern konnte, schon nach zwei Stunden die Dressur vollkommen gelungen war. Sie mag unter günstigen Verhältnissen noch rascher gelingen. — Etwas genauere Mitteilungen kann ich über das Gedächtnis der Bienen machen. Wenn diese auf eine neue Farbe dressiert wurden, habe ich gelegentlich geprüft, wie lange sie die frühere Dressurfarbe im Gedächtnis behielten. So waren die Bienen zu Anfang des Sommers 1912 sechs Tage lang auf Gelb (No. 4) dressiert worden; dann wurde mit der Dressur auf Blau (No. 13) begonnen. Von Zeit zu Zeit wurden ein reines blaues und ein reines gelbes Blatt an zwei Plätzen der Grauserie, von denen (mit Rücksicht auf den Anflug der Bienen) keiner vorm andern begünstigt war, aufgelegt, alle Papiere mit leeren reinen Uhrschildchen besetzt und die sich setzenden Bienen auf den grauen und farbigen Papieren 20 Minuten lang gezählt. In der Zwischenzeit zwischen den Versuchen hatten die Bienen am Futterplatze und in seiner Umgebung kein gelbes Papier zu sehen bekommen. Ich brauche hier nur die Frequenz des blauen und gelben Blattes mitzuteilen; die grauen Papiere wurden so gut wie gar nicht besucht.

Versuch nach	zweitägiger Blaudressur		dreitägiger Blaudressur		viertägiger Blaudressur	
	Gelb ₄	Blau ₁₃	Gelb ₄	Blau ₁₃	Gelb ₄	Blau ₁₃
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	23	19	11	43	8	51
„ zweiten 5 „	37	4	23	74	3	38
„ dritten 5 „	36	9	25	73	9	43
„ vierten 5 „	24	4	18	94	3	13
Summa	120	36	77	284	23	145

Ein gleicher Versuch wurde im Sommer 1913 angestellt, als die Bienen auf die in Glasröhrchen eingeschmolzenen Farbpapiere (vgl. S. 25) dressiert wurden. Nach fünftägiger Dressur auf Gelbröhrchen (Gelb No. 5) wurde mit der Dressur auf Blauröhrchen (Blau No. 12) begonnen. In den nächsten Tagen wurde zweimal ein reines Gelb- und ein reines Blauröhrchen in die Serie der Grauröhrchen eingefügt, mit folgendem Resultat:

Versuch nach	zweitägiger Blaudressur		viertägiger Blaudressur	
	Gelb ₅	Blau ₁₂	Gelb ₅	Blau ₁₂
Bienenfrequenz in 5 Minuten	57	192	17	490

Die Grau-Röhrchen wurden in beiden Versuchen sehr schwach (durchschnittlich etwa jedes von einer Biene) besucht.

Wie deutlich bei der Dressur auf Grün No. 9 in den ersten Tagen eine Nachwirkung der vorangegangenen achttägigen Schwarz-Dressur zu erkennen war, ist aus den Tabellen 62—68 (S. 138) zu ersehen.

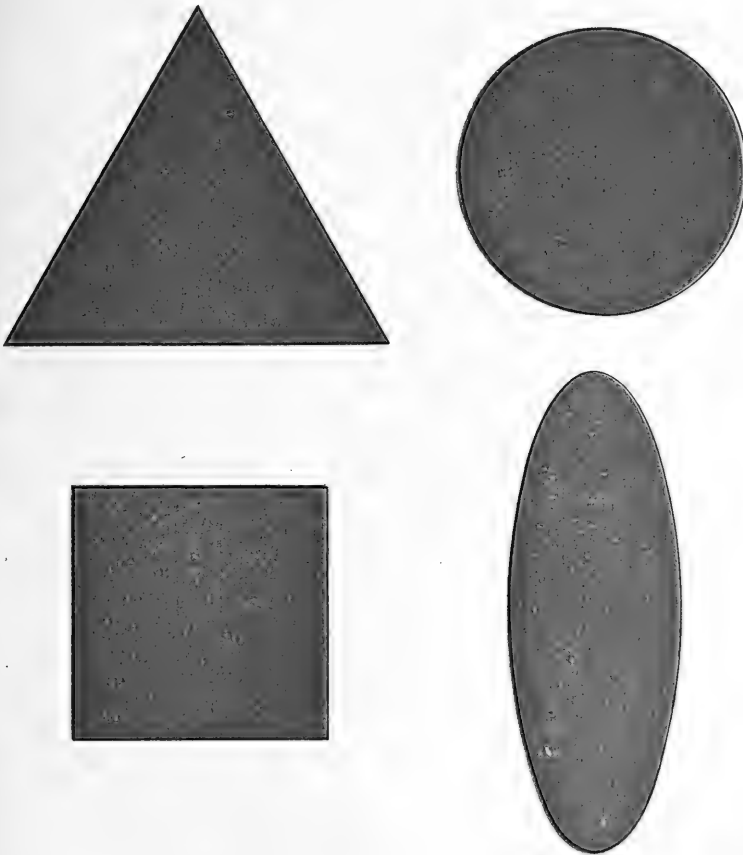


Fig. J.

Die Erfahrung, daß die Bienen ein gutes Gedächtnis besitzen, ist keineswegs neu. Und wenn man nun ferner gesehen hat, wie rasch sie sich an die verschiedensten Versuchsanordnungen anzupassen lernten, kann man wohl geneigt sein, vor den Leistungen des kleinen Bienenhirns Respekt zu bekommen.

Um so mehr war ich über den Ausgang anderer Versuchsreihen erstaunt, zu deren Schilderung ich nun übergehe.

Aus einem mit blauem Papier (Blau No. 12) überzogenem Karton wurden geometrische Figuren ausgeschnitten: ein Quadrat von 10 cm Seitenlänge und ein Dreieck, ein Kreis und eine Ellipse, die mit dem Quadrat gleichen Flächeninhalt hatten. Die vier Schablonen wurden auf einem Tische aufgelegt, und die Bienen sollten nun auf das Quadrat dressiert werden. Die Fig. J zeigt die Verhältnisse der Schablonen und ihre Anordnung auf dem Versuchstisch. Die gegenseitige Lage wurde natürlich wieder häufig gewechselt. Die Bienen wurden neun Tage lang auf dem Quadrat gefüttert, ohne daß der geringste Erfolg dieser Dressur erkennbar wurde. So oft ihnen reine, mit leeren Uhrschildchen besetzte Schablonen vorgelegt wurden, schwärmten sie zunächst gänzlich ziellos über ihnen herum, und dann war es sichtlich dem Zufall überlassen, wo eine größere Klumpenbildung zustande kam. Es wurden 11 Zählversuche vorgenommen, deren Resultate in der folgenden Tabelle eingetragen sind.

Beginn der Dressur: 22. August 1913.

	Dreieck	Kreis	Ellipse	Quadrat
Bienenfrequenz in 5 Min., 24. August	0	61	260	10
" " 27. "	12	21	6	9
" " 27. "	0	68	1	9
" " 28. "	4	12	9	340
" " 28. "	0	11	287	11
" " 28. "	3	188	17	4
" " 28. "	0	96	4	4
" " 28. "	5	0	410	4
" " 28. "	56	3	155	13
" " 30. "	48	71	4	4
" " 31. "	3	25	15	12

Man könnte meinen, daß die verwendeten Schablonen zu groß, die Formen zu unübersichtlich für das Bienenauge gewesen seien. Ich habe daher den Versuch mit kleineren Schablonen wiederholt, und zwar nach der Kästchenmethode (S. 64), so daß die Formen

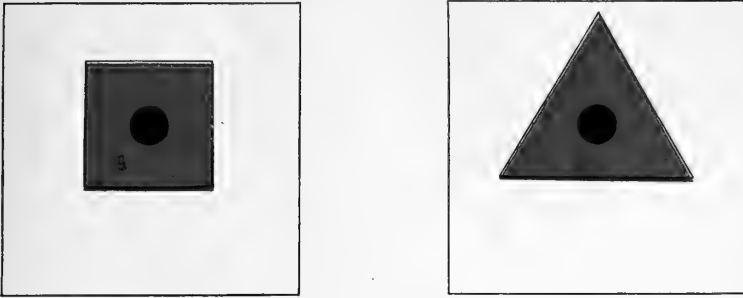


Fig. K.

für die anfliegenden Bienen möglichst deutlich sichtbar waren. Auf Kreis und Ellipse wurde verzichtet. Die Quadrate (5 cm Seitenlänge) und Dreiecke (von gleichem Flächeninhalt) waren aus blauem Papier auf weißem Karton (12×12 cm) aufgezogen und durchlocht, wie dies früher beschrieben wurde (vgl. Fig. K). Zwei Kästchen wurden an den Vorderseiten mit Dreiecken, zwei mit Quadraten

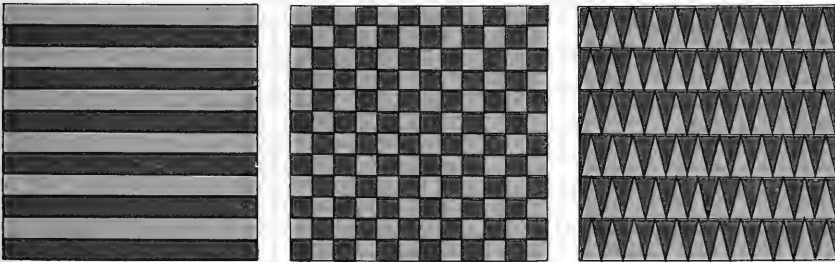


Fig. L.

versehen, und auf die letzteren wurde nun in der gewohnten Weise dressiert. Es war mir leider nicht möglich, die Dressur länger als zwei Tage fortzusetzen. Doch war nach dieser Zeit das Resultat völlig negativ, während die gleichen Bienen bei der gleichen Versuchsanordnung kurz vorher die blaue „Strahlenform“ von der blauen „Enzianform“ schon nach wenigen Stunden mit großer Sicherheit unterschieden hatten (vgl. S. 66, 67).

Zu einer dritten Versuchsreihe dienten quadratische Kartons von 12 cm Seitenlänge, welche auf dreierlei Art blaugelb gemustert waren (vgl. Fig. L). Die einen waren auf blauem Grunde (Blau No. 12) mit gelben (Gelb No. 4) Streifen beklebt; die Breite der

Dressur auf das Quadratmuster. Beginn 31. August 1913.

Schablone No.	Quadratmuster		Dreieckmuster		Streifenmuster	
	a	b	c	d	e	f
Bienenfrequenz beim Versuch						
am 1. Sept. 4 ¹⁵ —20	85	34	335	60	14	17
„ 2. „ 9 ¹⁰ —15	33	174	111	167	6	18
„ 5. „ 1 ²⁵ —30	80	96	157	23	31	2
„ 7. „ 10 ¹⁰ —45	39	2	1	70	0	1
„ 7. „ 11 ⁰⁵ —10	272	36	43	27	7	16
„ 7. „ 11 ¹⁵ —20	58	9	35	23	4	0
„ 7. „ 11 ²⁵ —30	35	24	8	54	1	3

Dressur auf das Streifenmuster. Beginn 7. September 1913.

Schablone No.	Quadratmuster		Dreieckmuster		Streifenmuster	
	a	b	c	d	e	f
Bienenfrequenz beim Versuch						
am 8. Sept. 9 ³⁵ —40	70	267	27	128	5	2
„ 10. „ 3 ⁴⁵ —55	5	20	15	11	15	9
„ 11. „ 3 ⁴⁰ —45	47	133	8	12	32	15
„ 12. „ 11 ⁵⁰ —55	0	28	2	18	2	79
„ 12. „ 12 ⁰⁰ —05	17	7	5	12	88	1
„ 12. „ 12 ¹⁰ —15	16	2	7	0	1	106
„ 13. „ 10 ³⁵ —11 ⁰⁰	41	12	4	20	123	51
„ 13. „ 11 ⁰⁵ —10	19	17	0	174	2	0

Streifen betrug 1 cm. Die zweiten waren blaugelb quadriert (Seitenlänge der Quadrate = 1 cm), die dritten auf blauem Grunde mit gelben Dreiecken beklebt (Basis = 1 cm, Höhe = 2 cm). Sechs solche Kartons (von jedem Muster zwei) wurden auf dem Dressurtische aufgelegt und mit Uhrschildchen beschildert; auf den Quadrat-Mustern wurden die Bienen gefüttert. Bei den Zählversuchen wurden natürlich 6 reine Schablonen in veränderter Anordnung aufgelegt und mit leeren Uhrschildchen beschildert. Das Resultat läßt sich dahin zusammenfassen, daß während einer siebentägigen Dressur keine Unterscheidung des Quadratmusters von dem Dreieckmuster erreicht wurde; dagegen wurde das Streifenmuster weniger stark frequentiert als die beiden anderen (wie auch für unser Auge diese untereinander mehr Ähnlichkeit besitzen als mit dem Streifenmuster). Doch war auch die Unterscheidung des Streifenmusters keine sichere. Zur Kontrolle wurde im Anschluß daran eine Dressur auf das Streifenmuster begonnen und sechs Tage lang fortgesetzt. Es war insofern ein Erfolg zu verzeichnen, als nun bei den Zählver-

suchen das Streifenmuster viel stärker als in der ersten Versuchsreihe und meist stärker als die anderen Schablonen frequentiert wurde. Wie wenig vollkommen jedoch die Dressur gelungen war, lehrte die Unsicherheit der Bienen beim Anflug und zeigt auch die obenstehende Tabelle.

Man könnte hier wiederum die Ursache für die schlechten Resultate in der Kleinheit der verwendeten Formen sehen wollen; man könnte sagen: die Bilder, die das Bienenauge liefert, sind vielleicht zu verschwommen, als daß man eine scharfe Unterscheidung solcher Muster erwarten könnte. Demgegenüber brauche ich nur auf die im vorigen Kapitel beschriebenen Dressurversuche hinzuweisen, vor allem auf den Versuch mit den konzentrischen blauen und gelben Ringen, die genau so breit waren wie die Streifen des Streifenmusters.

Aber wie kommt es denn, so wird man fragen, daß das eine Mal die Dressur auf Farbenmuster und Formen gelingt, das andere Mal nicht? Mir scheint das Gemeinsame der mißlungenen Versuche darin zu liegen, daß hier von der Biene die Unterscheidung von Mustern und Formen verlangt wurde, die ihr von Natur aus völlig fremd waren. Bei der Dressur auf die Sternform, auf die Enzianform handelte es sich um Formen, mit denen die Biene vertraut ist; die in 8 Felder geteilte Scheibe ist mit strahlenförmigen Zeichnungen, wie sie an Blüten vorkommen, wohl vergleichbar; die blaugelben konzentrischen Ringe erinnern an die Farbenanordnung bei vielen Compositen; warum mit dem „Links-Rechts-Versuch“ den Bienen keine unnatürliche Aufgabe gestellt ist, wurde bereits erörtert (S. 73). Aber Quadrate, Dreiecke und Ellipsen übersteigen die Fassungskraft des kleinen Bienenhirns, weil sie ihm neu sind, und nur wo die Unterschiede sehr in die Augen fallen, wie bei den langgestreckten Rechtecken des Streifenmusters gegenüber den kleinen Quadraten und Dreiecken, läßt sich mit Mühe ein unsicherer Erfolg erreichen. Wir finden hier eine neue Bestätigung für eine alte Erfahrung: daß die Insecten, und mögen sie zu den kompliziertesten Instinkten befähigt sein, mit ihren Handlungen den engen Kreis des Gewohnten und durch Generationen Vererbten nicht leicht verlassen.

Erst nach Abschluß der Versuche wurde ich mit einer Arbeit TURNER's bekannt (106), deren Ergebnis mit meinen zuletzt beschriebenen Befunden vielleicht auf den ersten Blick in Widerspruch zu stehen scheint. TURNER

versuchte gleichfalls Bienen auf Farbmuster zu dressieren. Meine Kästchenmethode ist der seinigen sehr ähnlich. Er verwendete Kartonkästchen, die mit einem Loch versehen waren. Im Inneren des Dressurkästchens wurde den Bienen Honig geboten. Die Kästchen waren außen verschieden gefärbt und gemustert, und zwar einfarbig grün, einfarbig rot, rotgrün längsgestreift, rotgrün quergestreift, grün mit roten Sprenkeln und schwarzweiß längsgestreift. Er dressierte auf ein rotgrün längsgestreiftes Kästchen und gibt an, daß die Dressur vollkommen gelang, d. h. daß die Bienen dieses Kästchen von allen anderen mit Sicherheit unterschieden. Einen Widerspruch zu den hier geschilderten Versuchen könnte man nur darin sehen, daß die Bienen das rotgrün längsgestreifte vom rotgrün quergestreiften Kästchen unterschieden; bei allen anderen bestand nicht nur ein Unterschied des Musters, sondern auch ein Unterschied der Farbe — zwischen den rotgrün gestreiften und dem rotgrün gesprenkelten Kästchen wenigstens ein Unterschied im Mengenverhältnis der beiden Farben, wie seine Abbildung lehrt. Für die Frage nach der Unterscheidung des rotgrün längsgestreiften vom quergestreiften Kästchen kommen nur zwei von seinen Versuchen in Betracht, da bei den übrigen das Dressurkästchen Honig enthielt, während die anderen leer waren. Auch wenn man durch diese zwei Versuche, auf die ich im Detail nicht eingehen möchte, die Frage für entschieden hält, dürfte trotz der „Unnatürlichkeit“ des Musters ein Widerspruch mit meinen Resultaten nicht bestehen. Denn die Abbildungen TURNER's zeigen, daß bei dem quergestreiften Kästchen das Flugloch rechts und links rot, oben und unten grün begrenzt war, während es bei dem längsgestreiften Kästchen rechts und links grün, oben und unten vorwiegend rot begrenzt war; die Unterscheidung könnte also in ähnlicher Weise erfolgt sein wie bei meinem „Links-Rechts-Versuch“ (S. 72, 73).

6. Biologische Notizen.

Zum besseren Verständnis des Folgenden verweise ich auf den Situationsplan Fig. M auf S. 81. B_1 und B_2 sind die beiden Bienenstände, welche für meine Versuche in Betracht kamen. Andere Stände waren in der näheren Nachbarschaft nicht vorhanden. Bei B_1 standen im Sommer 1912 sechs, 1913 fünf Völker; bei B_2 standen drei Völker.

Die Dressurversuche spielten sich im Sommer 1912 ausschließlich an der mit α bezeichneten Stelle ab. Ich erwartete, daß vor allem die Bienen aus dem nächstgelegenen Stande B_1 , die nur einen freien, ebenen Wiesenstreif zu überfliegen brauchten, an der Futterstelle erscheinen würden. Indessen fiel mir bald auf, daß alle von α abfliegenden Bienen die Richtung nach dem entfernteren, durch einen Baum und einen Hügel verdeckten Bienenstand B_2 einschlugen. Um Klarheit zu gewinnen, markierte ich 2 Tage, nachdem ich die Dressur begonnen hatte, an der Futterstelle eine große Zahl von

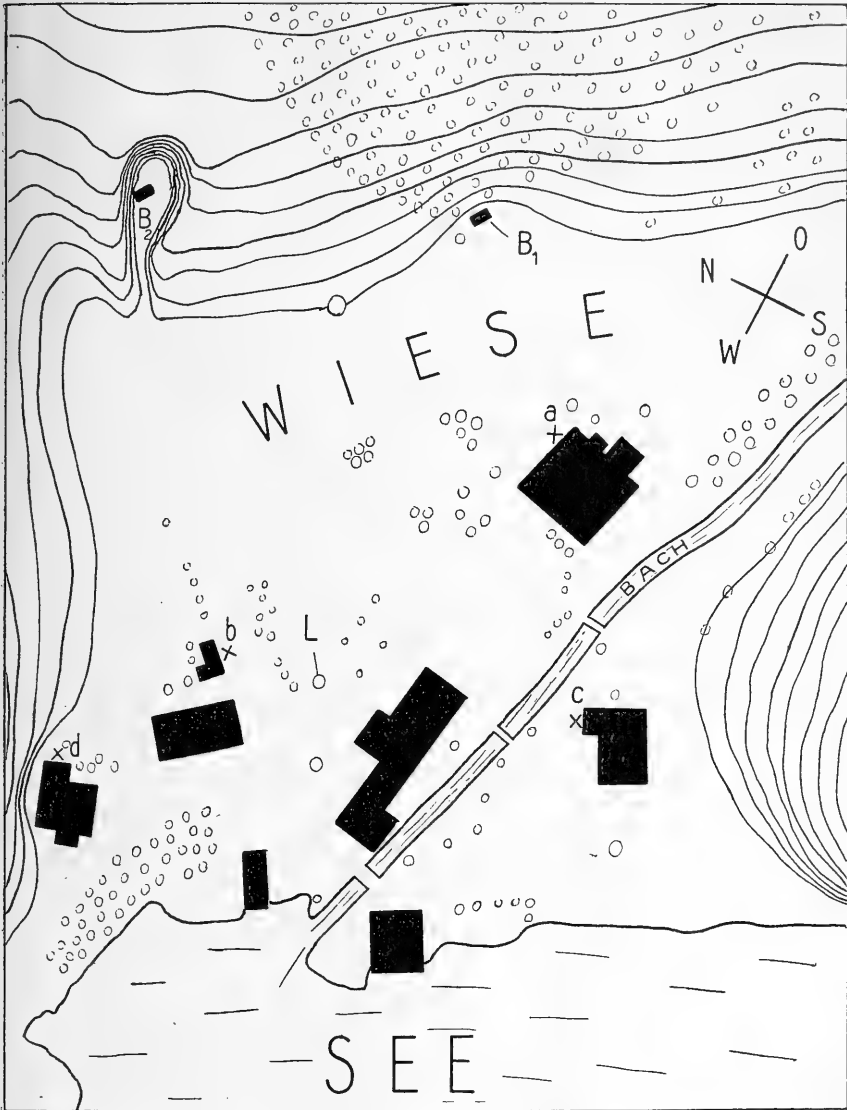


Fig. M. Brunnwinkl. 2880:1.

■ Häuser. × Dressurplätze. ○ Bäume. B_1, B_2 Bienenhäuser. L Linde.

Bienen durch Betupfen des Thorax mit Ölfarbe und beobachtete dann alle Bienenstöcke an beiden Ständen. Da zeigte sich, daß die am Dressurplätze verkehrenden Bienen ausschließ-

lich aus **einem** Stocke des Bienenstandes B_2 stammten. Und dies blieb so während des ganzen Sommers.

Wenn eine Biene eine neue Nahrungsquelle entdeckt hat, folgen ihr bekanntlich meist andere Bienen ihres Volkes nach, in wechselnder Zahl, je nach der Ergiebigkeit der Nahrungsquelle. Demnach wäre es wohl verständlich, daß zunächst nur Bienen von einem Volke an den Futterplatz kamen — von dem Volke, dem die erste Entdeckerin des neu gebotenen Honigs angehörte. Aber ist es denkbar, daß von so vielen nahen Bienenvölkern durch Wochen hindurch kein zweites den Platz gefunden hätte, wo täglich von früh bis abends Nahrung in reichlicher Menge geboten wurde? Wo doch manche Köchin, die Früchte einkocht, mancher Imker, der Waben ausschleudert, manche Hausfrau, die im Freien Honig auf den Frühstückstisch setzt, über die Findigkeit der Bienen zu klagen weiß!

Ich habe des öfteren versucht, ein anderes Volk an den Futterplatz zu locken, teils indem ich mit Honig bestrichene Bogen vor den Bienenstand hielt und Bienen, die sich darauf niederließen, samt dem Honigbogen an den Futterplatz trug, teils indem ich Bienen vor dem Stock abfing und an die Futterschale brachte. Solche Tiere fanden wohl in den Stock heim, kehrten aber niemals an den Futterplatz zurück. Die Biene muß einen Ort selbst entdecken, wenn sie wiederkehren soll; ich kann hierin die Beobachtungen anderer Autoren nur bestätigen.

Aber daß eben die Futterstelle nicht auch von anderer Seite entdeckt wurde, blieb mir rätselhaft. Und erst die Beobachtungen im folgenden Sommer brachten Aufschluß.

Ich habe schon früher erwähnt, daß ich im Sommer 1913 an 3 Versuchsstellen (a, b und c, S. 81) zugleich arbeitete, später auch an einer vierten (d). Diesmal stammten die beteiligten Bienen aus zwei Völkern, und zwar diesmal vom Bienenstande B_1 . Weder in einen anderen Stock dieses Bienenstandes, noch in einen Stock des Standes B_2 habe ich während des ganzen Sommers, trotz häufiger Kontrolle, eine markierte Biene einfliegen sehen. Die Bienen aus jenen beiden Völkern aber verkehrten an allen Futterstellen. Betrachten wir zunächst nur das erste Auffinden der neuen Futterstellen — die nicht zu gleicher Zeit, sondern sukzessive aufgerichtet wurden — so ist es leicht verständlich, daß die Völker, welche die erste Futterstelle gefunden hatten, auch an den folgenden die ersten Entdecker waren; ich habe schon erwähnt (S. 12), daß nicht ununterbrochen gefüttert wurde; war die Futterschale geleert, so schwärmten

die Bienen suchend umher, erst in der nächsten Umgebung, dann in größerer Entfernung, und es war zu erwarten und ließ sich direkt beobachten, daß sie dann auch entferntere Plätze inspizierten, die mit ihrer Futterstelle eine gewisse Ähnlichkeit besaßen, so vor allem die anderen Häuser des Tales¹⁾ — und so blieb ihnen eine neue Futterstelle an einem solchen Orte nicht lange verborgen. Die Befürchtung lag nahe, daß die gleichen Bienenindividuen in buntem Durcheinander an die verschiedenen Futterstellen kommen würden, was das Vornehmen verschiedener Dressuren an den verschiedenen Plätzen natürlich unmöglich gemacht haben würde. Dies traf aber nicht zu. Es mußte nur an den 4 Futterplätzen stets annähernd gleichzeitig gefüttert werden, so daß die Bienen, wenn sie an einer Stelle die Schale geleert hatten und nun nach einigem Suchen an eine andere Futterstelle gerieten, auch dort nichts vorfanden. So trat alsbald eine säuberliche Scheidung der beteiligten Bienen in 3, resp. 4 Scharen ein, von denen jede nur an einem der Dressurplätze verkehrte. Während des ganzen Sommers waren nur sehr selten einzelne Tiere an „falschen“ Plätzen zu sehen (sie waren in verschiedenen Farben markiert), und solche pflegte ich zu töten.

Wenn ich oben sagte, daß in diesem Sommer die Bienen von zwei verschiedenen Völkern an die Futterstellen flogen, so muß ich nun hinzufügen, daß dies nicht dauernd, sondern nur einige Wochen hindurch so war. In den allerersten Tagen kamen die Bienen, so wie im Vorjahre, nur aus einem einzigen Stocke; er sei mit I. bezeichnet. Dies wurde am 2. Tage, nachdem wir mit der Dressur begonnen hatten, festgestellt. Schon am 3. und 4. Tage fiel uns eine merkwürdige Erscheinung auf, die im vergangenen Sommer nicht zu beobachten war. Auf dem Versuchstische und auf dem Boden in der nächsten Umgebung lagen tote und halbgelähmte, nur mehr schwach sich regende Bienen. Die Todesursache blieb nicht lange verborgen. Man sah häufig, wie am Futternapf selbst oder in seiner Umgebung plötzlich eine oder zwei Bienen über eine andere herfielen und sie in heftigem Kampfe über den Tisch zertraten. Sie packten sich meist mit den Kiefern an den Flügeln und suchten sich gegenseitig Stiche beizubringen. Dies gelang ihnen wohl meistens nicht, denn in der Regel endete der Kampf damit, daß die Gegner über die Tischkante kollerten und dann nach verschiedenen Richtungen davonflogen. Daß aber der

1) Ähnliches beobachtete auch v. BUTTEL-REEPEN (12, p. 192, 193).

Streit nicht immer so harmlos endete, bewiesen die zahlreichen Toten. Und als wir nun nach 5tägiger Fütterung abermals in größerem Umfange Bienen markierten und ihre Herkunft feststellten, da zeigte sich, daß nun auch ein zweites Volk (es sei mit II bezeichnet) in beträchtlicher Zahl an den Futterstellen vertreten war. Es lag nahe, die Streitereien als Kampf zwischen diesen beiden Völkern aufzufassen, und die weiteren Beobachtungen begünstigen diese Annahme. Die Kämpfe an den Futterstellen dauerten an, und gleichzeitig war zu bemerken, daß im Laufe der nächsten 3 Wochen an allen Dressurplätzen die Bienen des zweiten Volkes immer mehr überhandnahmen und die Bienen des anderen Volkes, die in den ersten Tagen die Alleinherrscher gewesen waren, immer mehr an Zahl zurückgingen. In der letzten Augustwoche fiel uns auf, daß an allen Futterstellen Friede und Eintracht herrschte. Keine Streitereien mehr, keine toten Bienen. Und nun sahen wir bei der Beobachtung der Bienenstände keine einzige der frisch markierten Bienen mehr im Stock I einfliegen. Wiederum gehörten alle beteiligten Bienen einem einzigen Stocke an, und zwar dem Stock II, und dies blieb so auch während der folgenden Septemberwochen. Das zweite Volk hatte das erste an allen Futterstellen vollständig verdrängt. Es ist vielleicht von Interesse, daß dieser zweite Stock im Volke wesentlich stärker war als der erste.

Nun ist es verständlich, warum nicht eine größere Zahl verschiedener Völker zu den Dressurplätzen kam. Wohl werden gelegentlich auch Bienen von anderen Stöcken die Futterstellen entdeckt haben, aber die Bienen, die von diesen schon Besitz ergriffen hatten, werden sie als Fremdlinge erkannt und vertrieben haben.¹⁾

An den natürlichen Nahrungsquellen, etwa an einem reichlich blühenden Baume, dürften solche Unverträglichkeiten kaum vorkommen. Hier liegen ja auch die Verhältnisse ganz anders, vor allem drängen sich nie solche Mengen von Bienen an einer Stelle zusammen wie bei unseren Futterschälchen. Ich habe mich auch davon überzeugt, daß an einer Linde (L auf dem Plan S. 81), die in voller Blüte stand und die angenähert ebensoweit wie die Dressurplätze von den Bienenständen entfernt war, Bienen aus den ver-

1) Es sei erwähnt, daß die Bienenvölker, um die es sich hier handelt, alle derselben (deutschen) Rasse angehören. Sämtliche Stöcke auf beiden Bienenständen sind (binnen 12 Jahren) aus einem gemeinsamen Mutterstocke hervorgegangen.

schiedensten Stöcken friedlich nebeneinander sammelten. Nachdem ich an der Linde ein paar Dutzend Bienen markiert hatte, konnten wir an 6 von den 8 Stöcken beider Stände die gezeichneten Tiere einfliegen sehen. Ob die übrigen 2 Stöcke (einer vom Stande B₁, einer von B₂) nur in geringerem Grade oder gar nicht beim Besuche dieser Linde beteiligt waren, kann ich nicht entscheiden.

Es ist eine altbekannte Sache, daß eine Biene, die eine neue ergiebige Nahrungsquelle entdeckt hat, alsbald eine größere Zahl von Gefährten herbeizubringen pflegt. Auch ich konnte dies jedesmal beobachten, wenn eine neue Futterstelle errichtet werden sollte und zu diesem Zwecke große, mit Honig bestrichene Papierbogen aufgelegt wurden. Es währte in der Regel einige Stunden, bis diese von einer Biene entdeckt wurden. Dann aber wuchs die Zahl der kommenden Bienen rasch an, und nach einer oder wenigen Stunden waren sie zu Hunderten an den Honigbogen geschäftig. Ich habe bei solchen Gelegenheiten zu Anfang, wo erst wenige Bienen zu den Honigbogen kamen und wo man daher noch die einzelnen Individuen im Auge behalten konnte, mehrmals beobachtet, daß eine Biene, die bereits an den Honigbogen gewesen und durch Markierung kenntlich gemacht war, bei der Wiederkehr vom Stocke gleichzeitig mit 1—3 neuen Bienen ankam. Es ist naheliegend, hier ein Mitteilungsvermögen anzunehmen. Doch muß auch die Möglichkeit zugegeben werden, daß beschäftigungslose Bienen des Stockes lediglich durch das Gebahren des mit reicher Beute heimkehrenden Tieres auf die neue Nahrungsquelle aufmerksam werden und der ausfliegenden Biene nachfolgen, ohne daß diese aktiv etwas dazu beiträgt.

Ähnliche Beobachtungen wie beim erstmaligen Auflegen eines Honigbogens waren an den Futterstellen stündlich zu machen, sobald die Dressur in Gang war. Es wurde schon mehrmals erwähnt, daß nicht andauernd, sondern mit etwa $\frac{1}{2}$ stündigen Pausen gefüttert wurde. War nun der Futternapf leer, so verflogen sich die Tiere allmählich; bald waren nur mehr wenige Bienen zur Stelle, und ab und zu kam eine neue angefliegen, die sich einige Zeit suchend bei der Futterschale umhertrieb. Wurde nun die Schale wieder gefüllt, so sogen sich die anwesenden Bienen voll, kehrten heim, und dann kamen nach wenigen Minuten die zu jener Futterstelle gehörigen (an ihrer Markierung kenntlichen) Bienen in großen Scharen angefliegen. Auch hier liegen zwei Möglichkeiten vor: entweder haben die heimgekehrten Bienen ihre Genossen auf irgendeine Weise direkt

davon verständigt, daß es wieder Futter gebe, oder die im Stocke befindlichen Bienen haben dies selbständig den mit gefüllter Honigblase heimkehrenden Tieren angemerkt. Beides aber setzt voraus — und dies scheint mir gerade das Bemerkenswerte daran —, daß unter den nach vielen Tausenden zählenden Bewohnern eines Stockes die wenigen Tiere, die an einer bestimmten Futterstelle verkehren, ständig miteinander in Fühlung sind und sich gewissermaßen persönlich kennen.

7. Die praktische Bedeutung eines farbigen Anstriches der Bienenstöcke; Versuche über die Orientierung der Bienen bei der Heimkehr in den Stock.

a) Historisches.

Es ist bei Imkern ein alter und weit verbreiteter Brauch, die Vorderfront der Bienenstöcke oder auch nur die Flugbrettchen in verschiedenen Farben zu streichen, um den heimkehrenden Bienen das Auffinden ihres Stockes zu erleichtern. Über den Wert dieses Verfahrens sind die Meinungen geteilt — nicht nur bei Imkern, die ihre Ansicht meist nur durch gelegentliche und nicht immer kritische Beobachtungen stützen, sondern auch bei Solchen, die ihre Meinung experimentell zu begründen suchten.

BETHE (6) maskierte einen (isoliert stehenden) gelben Bienenstock durch grüne Zweige und blaues Papier und veränderte auch seine Umgebung, indem er hinter ihm bunte Tücher anbrachte und den Rasen vor und neben dem Stocke mit Papier belegte. Die Bienen fanden trotzdem ihr Flugloch, teils nach einigem Zaudern, teils ohne merkliche Störung, je nach der Farbe der aufgetragenen Papiere. Vor einem anderen Bienenstocke erhob sich eine hohe Platane. Er ließ den Baum bei starkem Bienenfluge fallen; dies rief keine Störung hervor, und während die Bienen früher zwischen Platane und Stock steil herabgefliegen waren, flogen sie jetzt geradlinig schräg durch den Raum, wo die Platane gestanden hatte. BETHE schließt aus diesen Versuchen, daß das Finden des Heimweges nicht auf optischen Erinnerungsbildern beruhen könne. Aber auch durch den Geruchsinn werden sie nicht zum Stocke geleitet. Denn als er z. B. den freistehenden Bienenstock um 2 Meter nach rückwärts verschob, fanden ihn die Bienen nicht auf, sondern schwärmten da, wo der Stock gestanden hatte, in der Luft umher und bildeten

so eine Wolke, die am dichtesten genau an der Stelle war, wo sich vorher das Flugloch befunden hatte. Diese und andere Beobachtungen führen ihn zu dem Satze: Es bleibe uns „nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß die Bienen durch eine uns ganz unbekannte Kraft zum Stock zurückgeführt werden“ (6, p. 89).

Die These von der „unbekannten Kraft“ hat zu lebhaftem Widerspruch Anlaß gegeben. Vor allem waren es v. BUTTEL-REEPEN (12) und FOREL (21, S. 261—279), die die BETHE'schen Experimente im einzelnen kritisierten und ihnen jede Beweiskraft absprachen. Für ihre eigene Ansicht, daß sich die Bienen auf ihren Flügen vorwiegend durch den Gesichtssinn orientieren, brachten sie mancherlei Belege, sogar aus BETHE's eigenen Beobachtungen. Eine Erwiderung BETHE's (7) wirkt wenig überzeugend (vgl. auch v. BUTTEL-REEPEN (13)).

Von den Argumenten, die für die optische Orientierung der Bienen beigebracht wurden, seien hier nur zwei hervorgehoben.

Das Benehmen von Bienen, die das erstmalig ihren Stock verlassen, erklärt sich am einfachsten durch die Annahme, daß sie sich das Aussehen ihres Stockes und seiner Umgebung einzuprägen suchen. Solche Bienen „spielen vor“; v. BUTTEL-REEPEN schildert dies mit folgenden Worten (12, p. 215 u. 216):

„Wie sehr die Bienen der Augen beim Fortfluge von der Wohnung bedürfen, geht in sehr klarer Weise aus dem auffälligen Verhalten bei dem ersten Ausfluge hervor. Sowie die Biene abfliegt, wendet sie sich mit dem Kopf dem Stocke zu und in fortwährendem Auf- und Niederschweben (dem Mückentanz ähnlich) wird der Stock selbst, die Nachbarstöcke und das Bienenschauer genau gemustert und zwar, ich wiederhole es, stets mit den Augen der Wohnung zu gerichtet, wodurch also auch ein leichtes Rückwärtsfliegen bewirkt wird. Das ist das sog. „Vorspiel“, dessen von BETHE gar nicht gedacht wird und dessen für die Orientierung durch den Gesichtssinn überaus charakteristische und beweisende Ausführung von ihm nicht beachtet worden ist. Erst nach diesem engeren Vorspiel werden kleine und immer größere Orientierungskreise gezogen und dabei die nähere und fernere Umgebung eingeprägt.

„Eine alte Biene fliegt bei reicher Tracht grade und pfeilschnell aus dem Flugloche fort, sie „schießt“ aus dem Flugloche, sie hat sich völlig eingeflogen und kennt ihre Flugbahn, eine junge erstmalig Fliegende macht es stets wie eben geschildert . . .“

In guter Übereinstimmung mit dieser Auffassung steht die Beobachtung, daß Bienen nur dann, wenn sie vorher einen Orientierungs-

flug unternommen hatten und nur aus Gegenden, die ihnen von ihren Ausflügen her bekannt sind, in ihren Stock zurückfinden:

„1. Entnimmt man einem Stocke junge, flugfähige Bienen (Brutammen), die noch nicht ihren Orientierungsausflug gehalten haben, und läßt sie unweit des Standes fliegen, so findet keine in ihren Stock zurück.

2. Wirft man alte Flugbienen selbst in sehr weiter Entfernung auf, so finden sie alle zurück.

3. Bringt man aus einer fernen Ortschaft, die mehr als 7 km abgelegen ist, ein Volk herbei und läßt alte Flugbienen, bevor sie einen Orientierungsausflug machen konnten, auch nur 30—40 m von ihrer Wohnung fliegen, so findet keine in den Stock zurück.

4. Zwei Völker, die ich im Garten des Zoologischen Institutes in Jena zwecks anderweitiger Beobachtungen aufgestellt hatte, wurden am Schluß des Sommersemesters 1899 an einen ungefähr 2000 m entfernten Bienenstand eines Jenenser Imkers geschafft. Da die Völker nicht betäubt wurden, war es vorauszusehen, daß sehr viele der alten Flugbienen auf den Institutsstand zurückkehren würden, und zum Unterschlupf dieser Heimatlosen stellte ich eine Wohnung mit einigen leeren Waben genau dort auf, wo früher das Heim gestanden hatte. Es kamen viele Hunderte, die sich trotz voller Flugfreiheit zwei Tage lang verstört in der leeren Behausung herumtrieben und hernach mit Chloroform betäubt und in Formol zu Demonstrationszwecken aufbewahrt wurden. Ihr Ortsgedächtnis führte sie zurück.

Naturgemäß und zwanglos erklärt sich das verschiedene Verhalten der Bienen bei diesen vier Experimenten, wenn wir eine Orientierung durch die Augen, durch Erinnerungsbilder annehmen, während die unbekannte Kraft nur in Widersprüche verstrickt und uns vor unlösbare Rätsel stellt“ [v. BUTTEL-REEPEN (12, p. 188 u. 189); vgl. auch ROMANES (99)].

Wenn es auch durch solche Beobachtungen, denen sich viele ähnliche anreihen ließen, sehr wahrscheinlich wird, daß sich die Biene auf ihrem Heimwege vom Gesichtssinn leiten läßt, so ist doch meines Wissens noch nie in zweckentsprechender Weise untersucht worden, ob und in welchem Maße das Äußere ihres Stockes, insbesondere seine Farbe, von ihr zur Orientierung verwertet wird.

Zwar liegen einige Angaben hierüber vor, doch läßt sich nicht viel aus ihnen schließen:

KATHARINER (39) hatte auf einem freien Platze 2 Bienenstöcke aufgestellt. Der eine, grün gestrichene, stand links und war leer; der andere, gelb gestrichene, stand rechts und war besetzt. Nun wurde ein Ableger des gelben Stockes in den grünen Kasten gesetzt und nach Imkerregel der grüne Stock an Stelle des gelben gestellt — aber statt den gelben an den früheren Platz des grünen zu setzen,

verschob er ihn nach rechts, so daß wieder rechts der gelbe, links der grüne Stock stand. Er erreichte den gewünschten Erfolg nicht, die meisten heimkehrenden Bienen flogen in den (gelben) Mutterstock, und der Ableger war am folgenden Tage sehr volkarm. Doch kann man hieraus nicht schließen, daß es die gewohnte gelbe Farbe war, welche die Bienen in den alten Stock zurückleitete. Es kann — neben anderen Merkmalen des Stockes, der ja als ganzer verschoben wurde — vor allem seine relative Lage zum andern Stocke das Ausschlaggebende gewesen sein: die Bienen waren gewohnt in den rechtsstehenden der beiden Bienenstöcke einzufiegen und behielten diese Gewohnheit auch bei, nachdem beide Stöcke ein Stück weit nach rechts verschoben worden waren. Er fing später an jedem der beiden Stöcke eine Anzahl ausfliegender Bienen ab, markierte sie und versah dann die beiden Stöcke mit Pappdeckelschablonen, und zwar den grünen Stock mit einer gelben, den gelben mit einer grünen Schablone. Die Bienen stauten sich sofort vor den Stöcken an, krochen aber dann doch hinein; die markierten Tiere gingen fast alle in die richtigen Stöcke. Auch aus diesem Versuche läßt sich nichts über den Einfluß der Farbe entnehmen. Die Stauung braucht nicht durch den Wechsel der Farbe, sie kann auch nur durch die Anwesenheit der ungewohnten Pappdeckelschablone hervorgerufen sein; und daß die markierten Bienen in den richtigen Stock trotz der veränderten Farbe einkehrten, kann wieder — wie KATHARINER selbst andeutet — daher kommen, daß das auffallendste Merkzeichen für sie die relative Lage ihres Stockes war.

THEEN schreibt (104, p. 101): „Steckt man einem Volk während des Fluges ein andersfarbiges Flugbrett vor, so wird man sehen, wie die heimkehrenden Bienen sofort stutzen und nicht anfliegen mögen, wenn auch die Form und Größe dem des ersten gleich ist. Steckt man dann das altgewohnte Flugbrett wieder vor, so fliegen die Bienen sogleich wieder an . . .“ An dem „altgewohnten“ Flugbrett haftet gewiß ein intensiver Bienengeruch, und es wäre denkbar, daß das Fehlen dieses vertrauten Geruches die Bienen beim Anfluge stutzen machte. Ein Kontrollversuch mit gleichfarbigen neuen Flugbrettchen wurde nicht angestellt.

Mit mehr Berechtigung ließen sich manche Beobachtungen von Bienenzüchtern — wenn sie richtig sind — als Argumente für die Beachtung der Stockfarbe von seiten der Bienen anführen. So schreibt STÄHELIN (zitiert nach v. BUTTEL-REEPEN 12, p. 291 u. 292): „Ein schwacher Nachschwarm mit größtenteils jungen Bienen aus

einem vorn blau angestrichenen Kasten zerstreute sich bei starkem Vorspiel der anderen Völker und setzte sich überall in kleinen Klümpchen an. Bald suchten sie ihre alte Heimat wieder auf, aber nur einzelne fanden sie, die übrigen flogen zu anderen Stöcken und welchen? Überall wo ein blaues Türchen sie einlud, begehrten sie Einlaß, sonst nirgends; leider wurden sie aber so unfreundlich empfangen, daß vor allen blau markierten Kasten der Boden mit Leichen bedeckt war.“

LOSSING (50) hatte seine Stöcke abwechselnd rot, weiß und blau gestrichen. Wenn er einen weißen Stock entfernte, flog ein großer Teil der Bienen am roten oder blauen Stocke vorbei in den nächsten weißen. Ähnliche Beobachtungen machte KINYON (43).

Auch v. HESS hat sich in jüngster Zeit mit dieser Frage beschäftigt (36, p. 99—101); er meint, alle seine Versuche „zeigen schlagend die Unhaltbarkeit der verbreiteten Meinung von einem Einfluß der Farbe der Umgebung eines Flugloches auf die Flugrichtung der Bienen“. Doch zeigen sie in Wahrheit nur, daß bei seiner Versuchsanordnung den Bienen zum richtigen Auffinden ihres Flugloches andere, auffälligere Merkmale zu Gebote standen als die Farbe seiner (recht kleinen) Schablonen. Ob er die Versuche an einem größeren Bienenstande oder an einem einzeln stehenden Stocke ausgeführt hat, ist, wie manches andere, was von Wichtigkeit wäre, aus seinen Angaben nicht zu ersehen.

b) Eigene Versuche.

An kleinen Bienenständen bildet schon die relative Lage der Stöcke ein auffälliges Merkzeichen für die Bienen, welches ihnen ermöglicht, ihren Stock leicht und sicher aufzufinden. Nur an größeren Bienenständen, die mit zahlreichen Stöcken von gleichartigem Bau besetzt sind, wird ein farbiger Anstrich — wenn überhaupt — von Bedeutung sein. An solchen Bienenständen sind daher auch die Versuche anzustellen, wenn man über die Bedeutung eines farbigen Anstriches Aufschluß erhalten will. Ich bin Herrn Dr. W. HEIN, Vorstand des Kreisvereins für Bienenzucht und Obstbau in Oberbayern, zu großem Danke verpflichtet, daß er mir zu diesem Zwecke den Vereinsbienenstand in Pöcking am Starnberger-See bereitwillig zur Verfügung stellte.

Auf dem Bienenstande (Taf. 4 Fig. 16) befanden sich in zwei Reihen übereinander 30 Stöcke („Gerstung-Beuten“), die sämtlich weiß gestrichen waren und deren Äußeres aus der Photographie

zu ersehen ist. An ihren Vorderseiten waren kleine, verschiedenfarbige Blechplättchen angebracht; die Anflugbrettchen befanden sich alternierend in verschiedener Höhe. Nur ein Teil der Stöcke war bevölkert.

Ich stellte nun in der unteren Reihe nebeneinander fünf leere Stöcke auf (an den in Fig. 16 mit 1—5 bezeichneten Plätzen), deren Anflugbrettchen in gleicher Höhe waren und von denen die farbigen Blechplättchen entfernt wurden. Stock No. 4 wurde mit zwei Schablonen aus starkem Zinklech versehen, von denen die eine auf das Flugbrettchen gelegt, die andere (mit einem dem Flugbrettchen entsprechenden Ausschnitte) an der Vorderwand des Stockes leicht abnehmbar befestigt wurde (vgl. Taf. 4 Fig. 17). Beide Schablonen waren an der sichtbaren Seite blau, an der Unter- resp. Rückseite gelb gestrichen. Am Stock No. 5 wurden zwei genau gleiche Schablonen derart befestigt, daß die gelben Flächen sichtbar waren. Mein Plan war, ein Bienenvolk in den blauen Stock zu setzen und zu versuchen, ob die Bienen, nachdem sie sich eingeflogen hätten, durch Vertauschen der Farben in einen falschen Stock gelockt werden könnten. Hierbei durfte das Vertauschen der Farben nicht so vorgenommen werden, daß man die Schablonen miteinander vertauschte. Denn hätte dies ein positives Resultat gehabt, so wäre man im Zweifel gewesen, ob die Bienen durch die gewohnte blaue Farbe oder durch den an den blauen Schablonen haftenden „Nestgeruch“ zum falschen Stocke geleitet worden seien. Darum waren die blauen Schablonen auf der Rückseite gelb, die gelben auf der Rückseite blau gestrichen. Nun konnte man durch Umdrehen der Schablonen ihre Farben vertauschen, ohne ihre Plätze zu verändern.¹⁾

Am 29. Mai 1913 wurde ein starker Schwarm eingefangen und am Morgen des 30. Mai in den blau maskierten Stock No. 4 gesetzt. Die Bienen begannen alsbald kleine Orientierungsflüge zu unternehmen, und nach einer Stunde schwärmten sie in Menge vor ihrem

1) Im Prinzip die gleiche Versuchsanordnung hat schon vor mir Herr K. HOFMANN, kgl. Landesinspektor für Bienenzucht, angegeben. Er veranlaßte einen Imker, an seinen Bienenstöcken drehbare Flugbrettchen anzubringen, die oben und unten in verschiedenen Farben gestrichen waren. Der Imker gab an, daß sich die Bienen durch das Umdrehen der Flugbrettchen nicht hätten stören lassen. Herr HOFMANN selbst hat die Versuche nicht gesehen. Da ich über die Einzelheiten des Versuches nicht unterrichtet bin, kann ich über die Ursache des negativen Resultats keine Vermutungen äußern.

neuen Stocke umher. An diesem und an den folgenden Tagen herrschte strahlend schönes Wetter.

Nach zwei Tagen, am 1. Juni, flogen die Bienen im blauen Stocke sehr lebhaft und ohne Zögern aus und ein. Weder an dem linken, unmaskierten, noch an dem rechten, gelb maskierten Nachbarstocke war eine Biene zu sehen; die Flugspalten dieser Stöcke waren nicht verschlossen; in ihrem Inneren befanden sich einige leere Bienenwaben, die vor zwei Jahren ausgeschleudert worden waren. Wir zählten nun 5 Minuten lang die Bienen, die im blauen Stocke einflogen¹⁾; der Flug war sehr konstant. Dann wurden rasch am Stocke No. 4 und No. 5 die Schablonen umgedreht, so daß nun der früher blaue Stock No. 4 gelb, der früher gelbe Stock No. 5 blau maskiert war. Sofort war eine auffällige Veränderung im Benehmen der Bienen zu bemerken. Vor dem jetzt blauen Stocke, der vorher gänzlich verlassen war, schwärmten zahlreiche Bienen umher, und viele ließen sich sofort auf seinem Flugbrettchen nieder und krochen durch den Flugspalt in den leeren Stock. Aber auch den bewohnten, jetzt gelben Stock umschwärmten zahlreiche Tiere, und nicht wenige kehrten auch hier ein, sichtlich zögernd (die Zahlen folgen unten). Nach 5 Minuten wurden die Schablonen abermals umgedreht, so daß die frühere, normale Anordnung wiederhergestellt war; der Flugspalt vom Stock No. 5 wurde verschlossen, um nachher die Zahl der Bienen in seinem Inneren feststellen zu können. Mit einem Schlage wurde der jetzt wieder gelbe Stock No. 5 völlig ignoriert, und alles stürzte in geradem Fluge in das Flugloch des blauen Stockes.

Die Zahl der einfliegenden Bienen wurde von Minute zu Minute notiert.

Es ergab sich:

Bienenfrequenz 2³²⁻²⁷:

Stock No. 4 (blau)	Stock No. 5 (gelb)
57	0
63	0
60	0
54	0
56	0
<hr/> Summa 290	<hr/> 0

1) Herr Dr. W. HEIN hatte die Freundlichkeit, mich bei den Versuchen zu unterstützen.

Schablonen umgedreht.

Bienenfrequenz 2²⁷⁻³²:

Stock No. 4 (gelb)	Stock No. 5 (blau)
12	50
18	46
16	40
25	38
22	60
<hr/> Summa 93	<hr/> 234

Schablonen umgedreht; Flugloch von Stock No. 5 geschlossen.

Bienenfrequenz 2³²⁻³⁷:

Stock No. 4 (blau)	Stock No. 5 (gelb)
ca. 127	0
67	0
65	0
67	0
60	0
<hr/> Summa 386	<hr/> 0 ¹⁾

Im Innern des Stockes No. 5 befanden sich nach Abschluß des Versuches 182 Bienen.²⁾ Ich hatte mich natürlich davon überzeugt, daß zu Beginn des Versuches keine einzige Biene in diesem Stocke war.

Hierzu muß noch einiges bemerkt werden. Die Bienen, die in den leeren Stock einflogen, merkten offenbar bald, daß hier etwas nicht in Ordnung sei. Denn man sah sie häufig unruhig wieder aus dem Flugspalt hervorkommen, um oft nach einem kurzen Orientierungsfluge abermals einzukehren. Daher ist die Zahl der Bienen, welche in diesen Stock hineinflogen, höher als die Zahl der Bienen, die nachher in seinem Inneren waren. In der dritten Tabelle

1) Natürlich hätte hier, nachdem der Flugspalt verschlossen war, keine Biene ins Innere können; doch machte auch keine einen Versuch hierzu, keine umschwärmte den Stock oder ließ sich auf dem Flugbrettchen nieder.

2) Durch Öffnen eines im Deckel des Stockes angebrachten Loches konnten die Bienen einzeln entlassen und auf diese Weise zuverlässig gezählt werden.

fällt die hohe Zahl bei der ersten Minute auf; sie ist wohl so zu erklären, daß bei dem veränderten Aussehen der Stöcke eine Anzahl von Bienen mit dem Einfluge zögerten, die nun, nachdem die alte Situation wieder hergestellt war, sofort in ihren Stock eilten.

Nach einer Stunde wurde bei angenähert gleichstarkem Bienenfluge der Versuch in der gleichen Weise wiederholt, um das Verhalten der Bienen photographisch aufzunehmen.

Taf. 4, Fig. 17 zeigt den normalen Zustand. Der blau maskierte, bevölkerte Stock steht zwischen zwei leeren, von denen der linke unmaskiert, der rechte gelb maskiert ist. Unmittelbar nach dieser Aufnahme wurden die Schablonen der beiden maskierten Stöcke umgedreht. Die Fig. 18 zeigt den Effekt. Nach Ablauf von 5 Minuten wurden die Schablonen wieder in die normale Lage zurückversetzt und das Flugloch von Stock No. 5 verschlossen. Sofort trat wieder der normale Bienenflug ein. Im Innern des Stockes No. 5 befanden sich 193 Bienen.

Ich habe diesen Versuch an späteren Tagen noch mehrmals wiederholt. Das Resultat war im wesentlichen stets das Gleiche. Doch war der Prozentsatz der Bienen, die sich durch das Umdrehen der Schablonen in den falschen Stock locken ließen, beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Einen Grund für diese Schwankungen vermag ich nicht anzugeben.

Aus den bisher mitgeteilten Tatsachen geht hervor, daß die Farbe des Stockes von den Bienen beachtet und als Merkzeichen verwertet wurde. Es geht aber aus ihnen auch hervor, daß die Farbe für die Bienen nicht das einzige Kennzeichen ihres Stockes war. Denn ein Teil von ihnen flog ja trotz der veränderten Farbe in den richtigen Stock. Man könnte hieraus schließen wollen, daß die Bedeutung der Farbe des Stockes nicht allzugroß sei, daß den Bienen zum Mindesten außer der Farbe noch gleichwertige andere Merkzeichen zur Verfügung ständen. Doch wissen wir zunächst nicht, ob die Bienen nicht auch das Aussehen der Nachbarstöcke zur Orientierung verwerten. Ist dies der Fall, dann mußte so, wie die Versuche angestellt wurden, notwendigerweise eine Verwirrung eintreten. Die Bienen waren gewohnt, in einen blauen Stock zu fliegen, neben welchem links ein weißer, rechts ein gelber stand. Durch das Umdrehen der Schablonen wurde diese relative Lage verändert; nun stand neben dem blauen Stocke links ein gelber, rechts ein weißer. Es schien nicht ausgeschlossen, daß hierdurch ein Teil der Bienen veranlaßt wurde, sich nach Merk-

zeichen zu orientieren, deren Bedeutung sonst gegenüber der Farbe in den Hintergrund tritt, und so zum Auffinden des richtigen Stockes geführt wurde.

Um dies zu prüfen, modifizierte ich den Versuch in folgender Weise. Nachdem ich (am 8. Juni, $\frac{1}{2}$ 4 Uhr Nachm.) durch 10 Minuten hindurch die Frequenz des blauen Stockes gezählt und dann die Situation photographiert hatte (Taf. 4, Fig. 19), drehte ich die Schablonen des blauen Stockes (No. 4) an ihrem Platze um, nahm ferner die Schablonen vom Stock No. 5 ab und befestigte sie umgedreht am Stocke No. 3 (Fig. 20). Nun war die relative Lage der Farben nicht verändert, es stand, wie bei der normalen Anordnung, links von dem blauen Stocke ein weißer, rechts von ihm ein gelb maskierter Stock. Der Erfolg war überraschend. Kaum war ich zurückgetreten, so zog die ganze Bienenansammlung, die sich während der Manipulation an den Stöcken angestaut hatte, zielbewußt und ohne Zögern in den unbewohnten, blau maskierten Stock ein, keine einzige flog in den richtigen, jetzt gelb maskierten Stock. Fig. 20 zeigt dieses Einziehen der angestauten Bienen. Fig. 21 zeigt die Situation ein paar Minuten später: die ausfliegenden Bienen kommen aus dem gelb maskierten, die heimkehrenden fliegen in den blau maskierten Stock. Nach $7\frac{1}{2}$ Minuten (durch das Photographieren war eine kleine Verzögerung entstanden) gab ich den Schablonen wieder die normale Anordnung und verschloß das Flugloch von Stock No. 3. Sofort flogen nun die Bienen wieder in den richtigen Stock ein. Es wurden nun nochmals 10 Minuten lang die einfliegenden Bienen an diesem Stocke gezählt. Als Mittel aus den Zählungen vor und nach dem Versuche ¹⁾ ergibt sich eine Frequenz von 64,1 Bienen pro Minute. Demnach waren, wenn während der $7\frac{1}{2}$ Minuten alle heimkehrenden Bienen in den blau maskierten Stock No. 3 geflogen und daringeblieben waren, 481 Bienen in ihm zu erwarten. Tatsächlich enthielt er nach Abschluß des Versuches 491 Bienen. Sie hatten sich also bei dieser Versuchsanordnung quantitativ in den falschen Stock locken lassen.

Ich habe diesen Versuch an verschiedenen Tagen und zu ver-

1) Vor Beginn des Versuches waren in 10 Minuten je: 57, 59, 48, 62, 72, 69, 64, 49, 59 und 62 Bienen, nach dem Versuche in 10 Minuten je 62, 64, 69, 81, 68, 59, 68, 72, 73 und 65 Bienen in den Stock geflogen.

schiedenen Tageszeiten im ganzen 9mal angestellt.¹⁾ Das Resultat war insofern stets das Gleiche, als unmittelbar nach dem Vertauschen der Schablonen die Bienen stets ohne Zögern sämtlich in den falschen Stock einzogen. Dann aber benahmen sie sich in verschiedenen Versuchen verschieden. Sie blieben nämlich nicht immer, wie in dem oben geschilderten Versuche, ruhig in dem leeren Stocke, in den sie eingezogen waren, sondern meist lief ein Teil der Bienen alsbald wieder beim Flugloche des leeren Stockes heraus, lief unruhig auf dem Flugbrettchen umher, viele unternahmen von da aus kurze Flüge und kehrten dann entweder zum gleichen Stocke zurück oder fanden auch nach einigem Suchen den richtigen Stock auf. Doch ließen sich die Bienen in solchen Fällen quantitativ im falschen Stocke festhalten, wenn eine Brutwabe in ihm eingehängt wurde (2 Versuche). Bei der normalen Anordnung der Schablonen wurde dadurch keine einzige Biene veranlaßt, an diesen Stock zu fliegen.

Die folgenden Zahlen mögen das zuletzt Gesagte illustrieren. Wir stellten am Nachmittage des 15. Juni zunächst wieder die normale Bienenfrequenz am Stock No. 4 fest, nachdem in Stock No. 3 eine Brutwabe eingehängt worden war; ich zählte binnen 10 Minuten 622 in den Stock No. 4 einfliegende Bienen; nach Abschluß des Versuches zählte ich binnen 5 Minuten 320 einfliegende Bienen. In der Zwischenzeit waren die Schablonen so, wie es oben beschrieben wurde, (mit Beibehaltung der relativen Lage der Farben) vertauscht worden und diese Anordnung 10 Minuten lang belassen worden. Man sah die Bienen während dieser Zeit regulär in den falschen Stock (No. 3) einziehen, und nur bei genauer Beobachtung fiel es auf, daß auf seinem Flugbrettchen einzelne Bienen erregt umherliefen und manchmal abflogen, jedoch nur, um nach einem kurzen Bogen wieder zurückzukehren. Nach 10 Minuten wurde der Flugspalt dieses Stockes verschlossen und die normale Anordnung der Schablonen wiederhergestellt. Der oben erwähnten Frequenz entsprechend waren über 600 Bienen im Stocke No. 3 zu erwarten; 654 waren tatsächlich darin. Als der Versuch kurz vorher in genau der gleichen Weise angestellt worden war, jedoch ohne daß eine Brutwabe in den Stock

1) Es sei erwähnt, daß der Versuch ebensogut gelang, als ich die Schablonen einmal nach der anderen Seite verschob: es wurden die Schablonen von Stock No. 5 an ihrem Platze umgedreht, die Schablonen vom (bevölkerten) Stock No. 4 abgenommen und umgedreht an Stock No. 6 befestigt. Die Bienen gingen quantitativ in den jetzt blauen Stock No. 5.

No. 3 eingehängt war, sah man gegen Ende der 10 Minuten viele Bienen den Stock verlassen, und es befanden sich nach Abschluß des Versuches in ihm nur 390 Bienen.

Von diesem letzterwähnten Versuche stammen die Photographien auf Taf. 5 Fig. 22—24. Fig. 22 zeigt das normale Verhalten vor Beginn des Versuches. Fig. 23 ist 3 Minuten nach dem Vertauschen der Schablonen aufgenommen. Alle heimkehrenden Bienen flogen in den leeren, blau maskierten Stock; an dem gelb maskierten Stocke sieht man nur ausfliegende Bienen. Die Photographien zeigen dies leider bei weitem nicht so deutlich wie der unmittelbare Anblick. Fig. 24 ist aufgenommen eine Minute, nachdem die Schablonen wieder in die normale Lage zurück versetzt waren.

Auf die übrigen Versuche brauche ich im einzelnen nicht einzugehen. Sie alle zeigen, daß die Biene, wenn sich ihr Stock von den Nachbarstöcken durch seine Farbe in auffallender Weise unterscheidet, dieses Merkmal als Hauptorientierungsmittel zum Auffinden ihres Heimes benützt. Sie zeigen ferner, daß sie dabei nicht nur die Farbe des eigenen Stockes, sondern auch die Farbe der Nachbarstöcke und deren relative Lage beachtet.

Das letztere läßt sich sehr hübsch auch durch folgenden einfachen Versuch zeigen, den ich mehrmals mit stets gleichem Erfolge wiederholte: ich entfernte vom blau maskierten Stocke bei starkem Bienenfluge die Schablonen vollständig. Die unmittelbare Folge ist ein starkes „Vorspielen“ der Bienen vor diesem Stocke. Die anfliegenden Bienen stutzen und schwärmen einige Zeit vor ihrem Stocke umher, bevor sie schließlich zögernd ins Innere gehen. Entfernt man nun vom rechten Nachbarstock die gelbe Schablone und macht den bevölkerten Stock gelb, indem man seine Schablonen umgedreht an ihm befestigt, so verschiebt sich sofort die wogende Wolke der vorspielenden Bienen um einen Stock nach links; sie spielen wieder links vom gelben Stocke, jetzt vor dem unmaskierten, leeren Stock No. 3 vor; alle heimkehrenden Bienen flogen zunächst gegen diesen Stock an, manche setzten sich sogar auf sein Flugbrettchen und krochen in den Flugspalt, die meisten fanden nach einigem Umherschwärmen doch ihren Stock auf. Bringt man nun die gelben Schablonen vom Stock No. 4 an den Stock No. 5, so steht die Bienenwolke sofort wieder vorm Stock No. 4.

Die gleichen Versuche wie mit blauen und gelben Schablonen

habe ich an anderen Bienenstöcken auch mit schwarzen und weißen, sowie mit roten und grünen¹⁾ Schablonen ausgeführt. Die Versuche gelangen mit diesen Schablonen in gleicher Weise, und ich brauche daher nicht näher auf sie einzugehen.

Bei den bisher geschilderten Versuchen war es stets ein unbewohnter Stock gewesen, in den die Bienen durch die veränderten Schablonen gelockt worden waren. Wie verhalten sie sich unter solchen Umständen gegenüber einem bewohnten, fremden Stocke?

Ein erster Versuch zeigte, daß auch ein fremder Nestgeruch die Bienen nicht zurückhält, wenn sie, der gewohnten Farbe folgend, an einen falschen Stock geraten. Ich hatte vor dem Beginn der oben beschriebenen Experimente einige Vorversuche an alten, längst eingeflogenen Stöcken unternommen. So versah ich am 14. Mai den Stock No. 7 (vgl. Fig. 16) mit gelben, den Stock No. 9, dessen Flugloch sich mit dem von No. 7 auf gleicher Höhe befand, mit blauen Schablonen. Die nächste Folge war ein Stutzen und Umherschwärmen der ankommenden Bienen. In den ersten Minuten betrat kaum eine Biene die maskierten Stöcke; die meisten scheinen in Nachbarstöcke geflogen zu sein, denn die Zahl der vorspielenden Bienen nahm nicht auffällig zu. Während der folgenden Stunde nahm die Zahl der einfliegenden Bienen an den maskierten Stöcken nur wenig zu und blieb weit hinter der vorher beobachteten Frequenz zurück. Ich ließ trotzdem die Schablonen an den Bienenstöcken. Als ich am 22. Mai, also nach 8 Tagen, wieder nachsah, flogen (um $\frac{1}{2}$ 10 Uhr vorm.) die Bienen des blauen Stockes (No. 9) sehr lebhaft und völlig normal, die Bienen des gelben Stockes (No. 7) flogen fast gar nicht; einen Grund hierfür kann ich nicht angeben, das Volk war stark und flog auch später wieder ganz normal. Für einen Versuch war dieser Umstand sehr günstig. Nachdem wir die Bienenfrequenz festgestellt hatten, drehten wir an beiden Stöcken die Schablonen um, so daß die Farben vertauscht (die Schablonen aber an den gleichen Stöcken geblieben) waren. Die Folge war, daß an dem jetzt gelben Stocke sofort die Zahl der einfliegenden Bienen auffallend abnahm, in den jetzt blauen Stock aber, der vor-

1) Das Rot stand dem Rot No. 1 (Taf. 5) nahe, war also für das Bieneauge außerordentlich dunkel; das Grün war noch ziemlich weit vom dem „neutralen“ Blaugrün entfernt, erschien also dem Bieneauge jedenfalls deutlich gelb.

her fast gar nicht geflogen war, zahlreiche Bienen einkehrten. Dies läßt kaum eine andere Deutung zu, als daß die Bienen des Stockes No. 9 nun, durch die Farbe verführt, in den Stock No. 7 einflogen. Als nach 10 Minuten die Schablonen abermals umgedreht wurden, wodurch die frühere Anordnung wieder hergestellt war, herrschte auch sofort wieder das frühere Verhältnis in der Frequenz der beiden Stöcke. Die Zahlen sind:

	Stock No. 7 (gelb)	Stock No. 9 (blau)
Bienenfrequenz 1040—45	5	79
Schablonen umgedreht		
	Stock No. 7 (blau)	Stock No. 9 (gelb)
Bienenfrequenz 1046—51	37	21
„ 1051—56	70	18
Schablonen umgedreht		
	Stock No. 7 (gelb)	Stock No. 9 (blau)
Bienenfrequenz 1057—1102	8	65
„ 1102—07	2	53

Immerhin bleibt es ein Mangel an diesem Versuche, daß es nicht möglich war, den einzelnen Bienen anzusehen, welchem Stocke sie angehörten. Um ein klares Resultat zu erhalten, habe ich folgenden Weg eingeschlagen:

Auf einem größeren Bienenstande des „Bienenheims“ in Lochhausen¹⁾ standen übereinander zwei Reihen von Bienenstöcken. Inmitten der unteren Reihe war ein Stock unbesetzt, alle anderen Stöcke dieser Reihe waren bevölkert. Der leere Stock wurde nun am 7. Juni mit blauen, auf der Rückseite gelb gestrichenen Schablonen, der links daneben stehende (bevölkerte) Stock mit gelben, auf der Rückseite blau gestrichenen Schablonen versehen. Am 9. Juni wurde in den leeren Stock ein italienisches Bienenvolk gesetzt. Bekanntlich sind die „Italiener“ von den deutschen Bienen an ihrem gelb gefleckten Hinterleibe leicht zu unterscheiden.

Es wurde nun beiden Völkern einige Tage Zeit gelassen, sich an die Schablonen zu gewöhnen. Dann wurde am Nachmittage des 14. Juni folgender Versuch gemacht: wir stellten zunächst die normale Frequenz der beiden Stöcke fest. Beim italienischen Volke

1) Herrn HOFMANN, kgl. Landesinspektor für Bienenzucht sage ich für die freundliche Vermittlung der Erlaubnis, an dem Bienenstande experimentieren zu dürfen, auch an dieser Stelle besten Dank.

waren ganz vereinzelt auch deutsche Bienen, beim deutschen Volke vereinzelt italienische Bienen zu bemerken. Als wir nun die Schablonen an ihren Plätzen umdrehten, so daß die Farben vertauscht waren, flogen in den nächsten 10 Minuten beim deutschen Volk weit mehr italienische als deutsche Bienen, beim italienischen Stocke weit mehr deutsche als italienische Bienen an.¹⁾ Hierbei legte das italienische Volk ein anderes Temperament an den Tag als das deutsche. Während nämlich das deutsche Volk die fremden Italiener ohne weiteres einließ, entspannen sich auf dem Flugbrettchen des Italienvolkes heftige Kämpfe, und mit Bissen und Stichen wurde die Mehrzahl der Deutschen, die mit Zähigkeit einzudringen suchten, vom Eingange vertrieben. Der schwache Geruch, der dem fremden Bienenindividuum anhaftete, genügte, um die Wächter des Stockes zur Verteidigung herauszufordern²⁾; aber der starke Duft, der dem fremden Bienenvolke entströmte, genügte nicht, um die Eindringenden abzuhalten — so sehr überwiegt der Einfluß der Farbe den Einfluß des Duftes bei der Orientierung der heimkehrenden Biene.

Wollte jemand annehmen, die Bienen hätten in all diesen Versuchen die verschiedenfarbigen Schablonen nicht an der Farbe, sondern an einem

1) Die Zahlen sind:

		Deutscher Stock (gelb)		Italienischer Stock (blau)	
		Deutsche B.	Ital. B.	Ital. B.	Deutsche B.
Bienenfrequenz	5 ¹⁷ — ²²	65	0	78	1 od. 2
„	5 ²⁴ — ²⁹	58	3	62	3

Schablonen umgedreht.

		Deutscher Stock (blau)		Italienischer Stock (gelb)	
		Deutsche B.	Ital. B.	Ital. B.	Deutsche B.
Bienenfrequenz	5 ³⁰ — ³⁵	7	24	14	21
„	5 ³⁵ — ⁴⁰	9	24	19	31

Da gleich zu Beginn der Beobachtung, bevor noch an den Schablonen etwas verändert worden war, häufig Bienen bemerkt wurden, die aus dem Flugsplatt herauskrochen und, ohne abzufiegen, wieder in den Stock zurückkehrten, zählten wir nicht die in den Stock hineinkriechenden, sondern die anfliegenden (sich auf das Flugbrettchen setzenden) Bienen.

2) Es wird allgemein angenommen, daß sich die Angehörigen eines Volkes durch den Geruchssinn erkennen und ebenso die Angehörigen fremder Völker unterscheiden.

(für uns nicht wahrnehmbaren) spezifischen Gerüche der farbigen Anstriche unterschieden, so sei darauf hingewiesen, wie unwahrscheinlich dies schon durch die zuletzt beschriebenen Versuche wird. Es sei ferner betont, daß bei dem eben beschriebenen und bei anderen Versuchen die Farben mit einem farblosen Lack überzogen waren, so daß ein spezifischer Geruch kaum in Frage kommen konnte. Es wird aber wohl niemand auf einen solchen Gedanken verfallen, da aus den in den ersten Kapiteln geschilderten Versuchen klar hervorgeht, wie sehr die Farbe als Merkzeichen für die Biene von Bedeutung ist.

In Hinblick auf jene Versuche konnte ich auch den Farbensinn der Biene als erwiesen betrachten und brauchte dem Umstande kein Gewicht beizumessen, ob die gelben und blauen Schablonen für den total Farbenblinden gleichen oder verschiedenen Helligkeitswert besaßen. Doch sei erwähnt, daß ich auch eine Versuchsreihe anstellte, in welcher ich blaue und graue Schablonen verwendete, die für das total farbenblinde menschliche Auge gleichen Helligkeitswert hatten. Zu den Versuchen diente das auf Blau eingeflogene Volk im Stock No. 4 in Pöcking. Wurden die Schablonen an diesem Stocke umgedreht, so daß er gelb statt blau maskiert war, so ließen sich die Bienen wohl durch blaue, nicht aber durch graue Schablonen von gleichem farblosen Helligkeitswerte in den Stock No. 5 locken.

c) Ratschläge für den Imker.

Wir sehen also, daß der Imker, der den Bienen das Auffinden ihrer Stöcke erleichtern will, kaum ein besseres und zuverlässigeres Mittel anwenden könnte als einen farbigen Anstrich der Bienenwohnungen. Nur wird er einige Regeln befolgen müssen, wenn er seinen Zweck erreichen will.

1. Es wird sich empfehlen, die ganzen Bienenstöcke (soweit sie von außen sichtbar sind) und nicht nur die Flugbrettchen oder die nächste Umgebung der Fluglöcher farbig zu streichen. Denn die Biene beachtet das Aussehen des ganzen Stockes und sogar das Aussehen der Nachbarstöcke.

Daß derart kleine farbige Schildchen, wie eines auf Taf. 4 Fig. 20 am Stock No. 5 zu sehen ist, von den Bienen kaum beachtet werden, davon habe ich mich selbst überzeugt. Das Entfernen solcher Schildchen von Stöcken, an denen sie seit langer Zeit befestigt waren, hatte keine oder nur eine kaum merkliche Störung des Bienenfluges zur Folge.

2. Man soll nicht an benachbarten Stöcken Farben anwenden, die wohl für das Menschenauge, nicht aber für das Bienenauge voneinander abstechen. Man soll nicht neben einen blauen einen purpurroten, nicht neben einen schwarzen einen scharlachroten Stock setzen. Am besten wird man nur solche Anstriche verwenden, welche die

Bienen sämtlich mit Sicherheit voneinander unterscheiden: Blau, Gelb, Schwarz und Weiß. Hiermit dürfte man in der Regel ausreichen, da unter normalen Verhältnissen wohl kaum eine Biene um die Breite von vier Stöcken seitlich abirren wird.

3. Will man dennoch eine größere Mannigfaltigkeit, so soll man diese nicht durch weitere Farbtöne, die von den Bienen schlecht unterschieden werden, sondern durch Anbringen von Farbkombinationen erzielen. Ein Stock, der zur linken Hälfte gelb, zur rechten Hälfte blau gestrichen ist, wird von einem anderen, linkerseits blau, rechterseits gelb gestrichenen Stocke ebenso sicher unterschieden werden, wie die halb blau, halb gelb beklebten Scheiben in den auf S. 72, 73 geschilderten Versuchen; und ebenso wie die Farbe des linken und rechten Nachbarstockes (vgl. S. 94—97), wird die Farbe der linken und rechten Hälfte des eigenen Stockes zur Orientierung verwertet werden. Wenn man in dieser Weise Blau, Gelb, Schwarz und Weiß miteinander kombiniert, erhält man genügend viele verschiedenartige Anstriche, um selbst auf dem größten Bienenstande die Bedürfnisse zu befriedigen.

Zusammenfassung.

1. Die Biene besitzt Farbensinn. Dies läßt sich folgendermaßen nachweisen. Wäre sie total farbenblind, so sähe sie jede Farbe, z. B. ein Blau, nur als ein Grau von bestimmter Helligkeit. In einer Serie grauer Papiere, welche in hinreichend feinen Helligkeitsabstufungen von Weiß bis zu Schwarz führt, müßte also ein Grau enthalten sein, das für die Biene mit einem blauen Papiere von gleicher Form, Größe und Oberflächenbeschaffenheit identisch ist. Sie vermag aber ein blaues Papier (worauf sie durch Fütterung dressiert ist) von allen Helligkeitsabstufungen des Grau mit Sicherheit zu unterscheiden. Daß die bei den Versuchen verwendete Grauserie genügend fein abgestuft war, geht daraus hervor, daß eine Dressur auf ein bestimmtes Grau dieser Serie nicht gelang.

Der Einwand, daß die Bienen das farbige Papier nicht durch seine Farbe, sondern durch einen (für uns nicht wahrnehmbaren) spezifischen Geruch von den grauen Papieren unterschieden hätten, erledigt sich dadurch, daß die Versuche in gleicher Weise gelingen, wenn die farbigen und grauen Papiere mit einer Glasplatte bedeckt oder in Glasröhrchen eingeschmolzen sind.

2. Die Biene verwechselt Rot (Taf. 5, Rot No. 1) mit Schwarz, und Blaugrün (Taf. 5, No. 10 und 11) mit Grau. Sie unterscheidet

nur „warme“ und „kalte“ Farben und verwechselt Orangerot mit Gelb und mit Grün, Blau mit Violett und Purpurrot. Es zeigt somit ihr Farbensinn eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Farbensinn eines rotgrünblinden (protanopen) Menschen.

3. Jene Farben, welche vom Bienenauge nicht farbig gesehen werden, also ein Blaugrün und ein reines Rot, kommen in unserer Flora als Blumenfarben nur äußerst selten vor. Man kann hierin eine Stütze für die Ansicht sehen, daß sich die Farben der Blumen als ^{Adaptation} Anpassung an ihre Bestäuber entwickelt haben, um so mehr, als bei jenen ausländischen Blumen, welche an die Bestäubung durch Vögel angepaßt sind, scharlachrote Blumen vorherrschend, blaue Blumen auffallend selten sind (v. HESS hat nachgewiesen, daß die von ihm untersuchten Vögel blaue Farben relativ schlecht wahrnehmen können).

In vielen Blumen findet man mehrere, meist lebhaft „kontrastierende“ Farben miteinander kombiniert. Auch diese „Kontrastfarben“ hat man als Anpassung an den Insectenbesuch gedeutet, vor allem da, wo sie in Form von „Saftmalen“ auftreten. Nach unseren neuen Erfahrungen über den Farbensinn der Biene dürfen wir Farbdifferenzen, die für unser Auge als solche auffällig sind, nicht ohne weiteres auch für das Insectenauge als Farbdifferenzen gelten lassen. Eine genauere Prüfung ergibt jedoch, daß hier der eben erwähnten Ansicht keine Schwierigkeit erwächst. Denn wir finden an den mehrfarbigen Blüten fast ausschließlich solche Farben miteinander kombiniert, die sich für das Bienenauge deutlich voneinander abheben müssen. Dagegen läßt sich die biologische Deutung, welche man dem Farbwechsel gegeben hat, den manche Blumen beim Verblühen zeigen, nicht in vollem Umfange aufrecht halten.

Es ist den Blütenbiologen aufgefallen, daß bei den Blumen mit den vollkommensten Einrichtungen zur Sicherung der Fremdbestäubung, die vorwiegend an den Besuch von Bienen und Hummeln angepaßt sind, Blau und Purpurrot als Blütenfarbe vorwiegen. Man hat zur Erklärung dessen die Angabe herangezogen, daß Blau und Purpurrot die Lieblingsfarbe der Bienen seien. Diese Angabe läßt sich aber nicht bestätigen. Dagegen ergibt sich aus meinen Versuchen, daß sich vom Grün des Laubes für das Bienenauge blaue und purpurrote Farben am wirksamsten abheben müssen. Und so läßt sich die blaue und purpurrote Blütenfarbe der „Immenblumen“ zwanglos den übrigen Merkmalen einreihen, durch welche diese

Blumengruppe gegenüber primitiveren Insektenblüten ihre bessere Anpassung an den Insektenbesuch bekundet.

4. Aus den Beobachtungen über die Blumenstetigkeit der Bienen folgt, daß diese die Blüten einer Pflanzenart als zusammengehörig erkennen und von den Blüten anderer Pflanzenarten mit Sicherheit unterscheiden. Da sie nun kein feineres Unterscheidungsvermögen für Farbennuancen besitzen, müssen sie beim Auffinden der zusammengehörigen Blüten außer der Blumenfarbe noch andere Merkzeichen benutzen. Es ließ sich zeigen, daß auch Formen und Farbkombinationen von den Bienen als Merkzeichen verwertet werden. Die Bedeutung der „Saftmale“ dürfte zum Teil in dieser Richtung zu suchen sein.

5. Es ist von psychologischem Interesse, daß die Dressur mißlang, wenn von den Bienen die Unterscheidung von Formen verlangt wurde, die ihnen von Natur aus völlig fremd sind (geometrische Figuren).

6. Die an der Futterstelle verkehrenden Bienen gehörten im ersten Versuchsjahre sämtlich einem bestimmten Bienenstocke an, obwohl sich zahlreiche Stöcke in der Nähe befanden. Im zweiten Jahre war dies anfangs ebenso, dann wurde im Verlaufe mehrerer Wochen das betreffende Volk von den Angehörigen eines anderen Stockes an allen Futterstellen unter Kämpfen vollständig verdrängt.

Aus gelegentlichen Beobachtungen geht hervor, daß unter den nach Tausenden zählenden Bewohnern eines Bienenstockes die relativ wenigen Tiere, die an einer bestimmten Futterstelle verkehrten, ständig miteinander in Fühlung waren und sich gewissermaßen persönlich kannten.

8. Die Streitfrage, ob ein farbiger Anstrich der Bienenstöcke den heimkehrenden Bienen das Auffinden ihres Stockes erleichtert, wird in bejahendem Sinne entschieden. Wie sehr die Bienen die Farbe ihres Stockes beachten und als Merkzeichen verwerten, geht daraus hervor, daß sich die heimkehrenden Bienen bei geeigneter Versuchsanordnung durch Vertauschen der Farben vollzählig in einen falschen (leeren) Stock locken lassen. Sogar in bewohnte, fremde Stöcke suchen sie, durch die Farbe verführt, einzudringen, auch dann, wenn sie daselbst auf das unfreundlichste empfangen werden.

Anhang: Versuchsprotokolle zu Kapitel 1 und 2.

Bei allen Versuchen wurde der Platz des Dressurpapieres vor Beginn des Versuches verändert; wo nichts anderes angegeben ist, sind alle Papiere mit leeren Uhrschildchen beschriftet.

Dressur auf ein mittleres Grau.

Die Bienen sind auf Grau No. 15 der aus 30 Nummern bestehenden Grauserie dressiert. Sie waren vorher auf Rot₁ dressiert.

Tabelle 1.

Versuch am 19. August 1912, nach 3tägiger Dressur. — Wir zählen $\frac{1}{4}$ Stunde lang die sich setzenden Bienen. Um die Anordnung der Grauserie zu einem Rechteck zu ergänzen, ist ein weißes und ein schwarzes Papier doppelt vertreten.

No. der Grauserie	1	1a	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	30a		
Bienenfrequenz in den																																		
ersten 5 Min.	4	1	1	8	0	3	6	3	4	0	2	3	11	1	ca. 50	ca. 50	7	0	5	19	2	6	12	10	8	3	2	7	3	5	18	1		
zweiten 5 "	0	0	1	6	0	2	0	3	1	2	4	1	5	0	18	13	8	18	2	33	0	5	1	5	2	2	1	1	1	2	10	0		
dritten 5 "	0	0	3	4	0	4	4	2	4	5	4	0	6	0	5	8	2	3	2	5	0	5	0	8	2	2	0	0	3	2	9	0		
Summa	4	1	5	18	0	9	10	8	9	7	10	4	22	1	73	71	17	21	9	57	2	16	13	23	12	7	3	8	7	9	37	1		

Tabelle 2.

Versuch am 21. August 1912, nach 5tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 1.

No. der Grauserie	1	1a	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	30a		
Bienenfrequenz in den																																		
ersten 5 Min.	3	23	4	0	0	19	6	3	2	3	7	3	1	2	22	5	1	2	2	2	1	0	1	7	2	5	4	6	2	0	9	0		
zweiten 5 "	1	7	4	2	6	1	4	19	0	3	8	8	1	1	4	9	6	4	6	9	1	1	3	11	6	3	4	2	3	1	42	2		
dritten 5 "	0	4	3	0	1	3	1	0	20	3	6	9	4	0	7	12	1	0	7	18	1	1	1	11	6	2	3	3	1	0	23	2		
Summa	4	34	11	2	7	23	11	22	22	9	21	20	6	3	33	26	8	6	15	29	3	2	5	29	14	10	11	11	6	1	74	4		

Tabelle 3.

Versuch am 21. August 1912, nach 5tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 1.

No. der Grauserie	1	1a	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	30a		
Bienenfrequenz in den																																		
ersten 5 Min.	5	1	4	0	4	7	4	5	1	0	81	1	5	0	9	20	10	4	2	6	3	1	0	9	5	2	2	3	1	6	6	0		
zweiten 5 "	2	8	6	0	3	1	4	13	1	3	21	3	2	2	2	3	3	0	2	13	3	2	1	5	5	3	2	1	2	4	3	0		
dritten 5 "	3	0	3	0	0	5	4	0	0	1	9	0	2	1	1	6	2	3	2	6	1	1	0	6	6	3	4	2	0	1	4	0		
Summa	10	9	13	0	7	13	12	18	2	4	111	4	9	3	12	29	15	7	6	25	7	4	1	20	16	8	8	6	3	11	13	0		

Tabelle 4.

Versuch am 22. August 1912, nach 6tägiger Dressur. — In die Grauserie wird die Farbserie eingereicht, indem abwechselnd je zwei graue und dann ein farbiges Blatt aufgelegt werden. Sonst wie bei Tab. 1.

No. der Grauserie	1	1a	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	30a			
Bienenfrequenz in den																																			
ersten 5 Min.	1	0	3	2	0	2	0	4	1	3	1	0	9	5	2	0	1	1	8	1	2	0	6	0	1	5	0	0	0	0	0	0	2		
zweiten 5 "	1	0	0	0	7	1	0	2	1	4	0	0	2	0	1	2	1	1	4	2	1	0	0	1	0	5	0	0	0	0	0	1	0		
dritten 5 "	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1	0	1	1	0	2	2	4	0	1	0	2	0	1	3	0	1	0	1	1	0			
Summa	2	0	3	3	8	4	0	7	4	7	1	1	11	6	4	2	4	4	16	3	4	0	8	1	2	13	0	1	0	1	2	2			

No. der Farbserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den																
ersten 5 Min.	3	0	0	5	3	0	5	0	2	0	1	2	0	3	2	18
zweiten 5 "	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	2	0	6
dritten 5 "	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	5	1	0	0	1
Summa	4	0	1	7	5	1	6	2	2	0	1	8	1	5	2	25

Tabelle 5.

Versuch am 24. August 1912, nach 8tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 4.

No. der Grauserie	1	1a	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	30a		
Bienenfrequenz in den																																		
ersten 5 Min.	4	0	0	0	1	3	1	2	0	3	2	2	2	3	0	2	0	0	4	4	3	0	1	1	0	7	5	0	0	0	0	0		
zweiten 5 "	2	0	0	2	2	18	1	1	0	3	0	0	5	3	3	0	0	2	5	3	3	0	3	0	0	4	18	0	0	1	0	0		
dritten 5 "	3	0	0	2	0	8	0	1	0	1	0	0	3	7	0	1	0	0	7	7	4	0	0	0	0	6	6	3	0	3	0	0		
Summa	9	0	0	4	3	29	2	4	0	7	2	2	10	13	3	3	0	2	16	14	10	0	4	1	0	17	29	3	0	4	0	0		

No. der Farbserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	4	0	0	1	0	0	4	0	0	1	0	2	30	3	6	? ¹⁾
" zweiten 5 "	2	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	5	7	0	2	?
" dritten 5 "	13	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	6	2	5	6	?
Summa	19	0	1	1	2	0	6	0	2	1	0	13	39	8	14	?

1) Hier entstand ein großer Bienenklumpen, der von dem Beobachter nicht gezählt werden konnte.

Dressur auf Schwarz.

Die Bienen sind auf Grau No. 15 der aus 15 Nummern bestehenden Grauserie dressiert. Sie waren vorher auf Blau No. 12 dressiert.

Tabelle 6.

Versuch am 10. August 1913, 1³⁵⁻⁴⁰, nach 1tägiger Dressur. — Wir zählen 5 Minuten lang die sich setzenden Bienen. Um die Anordnung der Papiere zu einem Quadrat zu ergänzen, ist Weiß (Grau No. 1) doppelt aufgelegt. Die Bienenfrequenz ist in zwei Tabellen eingetragen: die erste gibt die Anordnung der Papiere beim Versuch an, in der zweiten sind die Papiere nach der Helligkeit geordnet.

Anflugseite.

Grau ₅ 0	Grau ₂ 1	Grau ₁ 2	Grau ₁₁ 6
Grau ₅ 1	Grau ₇ 1	Grau ₆ 1	Grau₁₅ 81
Grau ₁ 0	Grau ₁₃ 5	Grau ₁₀ 3	Grau ₃ 0
Grau ₉ 0	Grau ₁₂ 1	Grau ₄ 0	Grau ₁₄ 3

No. der Grauserie	1	1a	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Bienenfrequenz	2	0	1	0	0	1	1	1	0	0	3	6	1	5	3	81

Tabelle 7.

Versuch am 11. August 1913, 2¹⁵⁻²⁰, nach 2tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 6.

Anflugseite.

Grau ₁ 7	Grau ₁₃ 389	Grau ₆ 0	Grau ₄ 0
Grau ₁₁ 8	Grau ₇ 1	Grau ₁₂ 2	Grau ₂ 0
Grau ₁₀ 1	Grau ₈ 1	Grau ₉ 0	Grau ₁₅ 1
Grau ₃ 0	Grau ₁₄ 1	Grau ₁ 0	Grau ₅ 0

No. der Grauserie	1	1a	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Bienenfrequenz	7	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	8	2	389	1	1

Tabelle 8.

Versuch am 13. August 1913, 9²⁰⁻²⁵, nach 4tägiger Dressur. — Es wird die Grauserie und ein blaues (Blau No. 12) Papier aufgelegt. Sonst wie bei Tab. 6.

Anflugseite.

Grau ₂ 1	Grau ₈ 0	Grau ₁₅ 163	Grau ₁₀ 1
Grau ₁₁ 0	Grau ₁₂ 1	Grau ₄ 0	Grau ₆ 3
Grau ₁₄ 0	Grau ₉ 0	Grau ₁₃ 1	Blau ₁₂ 1
Grau ₇ 0	Grau ₃ 0	Grau ₅ 0	Grau ₁ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₂
Bienenfrequenz	0	1	0	0	0	3	0	0	0	1	0	1	1	0	163	1

Tabelle 9.

Versuch am 13. August 1913, 10⁵⁰—11⁰⁰, nach 4tägiger Dressur.— Es wird die Grauserie und ein rotes Papier (Rot No. 1) aufgelegt und zweimal 5 Minuten lang gezählt. Sonst wie bei Tab. 6.

Anflugseite.

Rot ₁ 1 2	Grau ₇ 0 0	Grau ₁₀ 0 0	Grau ₁₅ 117 11
Grau ₃ 3 0	Grau ₄ 2 2	Grau ₁₄ 26 39	Grau ₆ 0 0
Grau ₅ 0 0	Grau ₁₃ 269 39	Grau ₉ 0 0	Grau ₁₂ 0 1
Grau ₁₁ 0 0	Grau ₂ 0 0	Grau ₈ 0 0	Grau ₁ 1 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot ₁
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	1	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	269	26	117	1
zweiten 5 „	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	39	39	11	2
Summa	1	0	3	4	0	0	0	0	0	0	0	1	308	65	128	3

Tabelle 10.

Versuch am 14. August 1913, 8²⁵—3⁰, nach 5tägiger Dressur. — Grauserie und Rot No. 1, sonst wie bei Tab. 6.

Anflugseite.

Grau ₇ 0	Grau ₅ 0	Grau ₁₀ 0	Grau ₉ 0
Grau ₁₅ 5	Grau ₄ 0	Grau ₃ 0	Rot ₁ 0
Grau ₂ 0	Grau ₁₄ 7	Grau ₁₃ 246	Grau ₁₁ 6
Grau ₆ 2	Grau ₈ 2	Grau ₁₂ 0	Grau ₁ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot ₁
Bienenfrequenz	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	6	0	246	7	5	0

Tabelle 11.

Versuch am 14. August 1913, 9¹⁰⁻¹⁵, nach 5tägiger Dressur. — Grauserie und Rot No. 1, sonst wie bei Tab. 6.

Anflugseite.

Grau ₇ 0	Grau ₅ 6	Grau ₁₀ 20	Grau ₉ 0
Grau ₁₁ 0	Grau ₄ 0	Rot ₁ 184	Grau ₃ 4
Grau ₁₅ 39	Grau ₂ 1	Grau ₈ 1	Grau ₁₄ 7
Grau ₁₂ 1	Grau ₁₃ 1	Grau ₁ 0	Grau ₆ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot ₁
Bienenfrequenz	0	1	4	0	6	0	0	1	0	20	0	1	1	7	39	184

Tabelle 12.

Versuch am 14. August 1913, 9⁴⁵⁻⁵⁰, nach 5tägiger Dressur. — Grauserie mit Rot No. 1, sonst wie bei Tab. 6.

Anflugseite.

Grau ₁₁ 1	Grau ₇ 4	Grau ₅ 5	Grau ₄ 3
Grau ₉ 0	Grau ₁₀ 1	Grau ₁₃ 8	Grau ₃ 3
Grau ₁ 0	Rot ₁ 2	Grau ₆ 0	Grau ₁₄ 4
Grau ₁₅ 171	Grau ₂ 0	Grau ₁₂ 2	Grau ₈ 32

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot ₁
Bienenfrequenz	0	0	3	3	5	0	4	32	0	1	1	2	8	4	171	2

Dressur auf Weiß.

Die Bienen sind auf ein Weiß dressiert, das noch um eine Nuance heller ist als das Grau₁ der aus 15 Nummern bestehenden Grauserie. Bei der Dressur liegen nur vier Papiere auf (vgl. S. 21, 22), ein weißes, ein schwarzes (No. 15) und zwei mittelgraue (No. 5 u. 10), bei den Versuchen wird nebst dem Weiß die ganze, aus 15 Nummern bestehende Grauserie aufgelegt. Die Bienen waren vorher auf Rot No. 1 dressiert.

Tabelle 13.

Versuch am 5. Sept. 1913, 8⁵⁰⁻⁵⁵, nach 3tägiger Dressur.

Anflugseite.

Grau ₁₀ 0	Grau ₁₄ 1	Grau ₉ 0	Grau ₂ 81
Grau ₁₅ 1	Grau ₆ 4	Weiß 2	Grau ₈ 0
Grau ₅ 0	Grau ₁ 0	Grau ₁₂ 0	Grau ₃ 2
Grau ₇ 0	Grau ₁₃ 0	Grau ₄ 0	Grau ₁₁ 0

No. der Grauserie	Weiß	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Bienenfrequenz	2	0	81	2	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	1	1

Tabelle 14.

Versuch am 5. Sept. 1913, 8^{58-9⁰³}, nach 3tägiger Dressur.

Anflugseite.

Gräu ₁₀ 0	Gräu ₁₄ 0	Gräu ₉ 0	Gräu ₄ 1
Gräu ₁₅ 1	Gräu ₆ 0	Gräu ₅ 1	Weiß 33
Gräu ₅ 0	Gräu ₁ 0	Gräu ₁₂ 0	Gräu ₃ 0
Gräu ₇ 0	Gräu ₁₃ 0	Gräu ₂ 0	Gräu ₁₁ 0

No. der Grauserie	Weiß	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Bienenfrequenz	33	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1

Tabelle 15.

Versuch am 5. Sept. 1913, 9¹⁰⁻¹⁵, nach 3tägiger Dressur.

Anflugseite.

Weiß 83	Gräu ₁₂ 0	Gräu ₁₁ 1	Gräu ₅ 0
Gräu ₇ 0	Gräu ₂ 39	Gräu ₉ 0	Gräu ₄ 0
Gräu ₁₃ 0	Gräu ₆ 0	Gräu ₃ 0	Gräu ₁ 0
Gräu ₁₄ 0	Gräu ₅ 0	Gräu ₁₅ 0	Gräu ₁₀ 0

No. der Grauserie	Weiß	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Bienenfrequenz	83	0	39	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

Tabelle 16.

Versuch am 5. Sept. 1913, 9²⁰⁻³⁰, nach 3tägiger Dressur; die Bienen wurden zweimal 5 Minuten lang gezählt.

Anflugseite.

Grau ₆ 13 6	Grau _{1,2} 0 0	Grau ₁₁ 0 0	Grau ₁ 1 4
Grau ₇ 0 0	Grau _{1,4} 0 1	Grau ₉ 0 0	Grau ₄ 1 27
Grau ₁₃ 0 0	Weiß 5 105	Grau ₃ 0 0	Grau ₈ 0 0
Grau ₂ 3 1	Grau ₅ 0 1	Grau ₁₅ 0 0	Grau ₁₀ 0 0

No. der Grauserie	Weiß	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Bienenfrequenz in den																
ersten 5 Min.	5	1	3	0	1	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
zweiten 5 "	105	4	1	0	27	1	6	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Summa	110	5	4	0	28	1	19	0	0	0	0	0	0	0	1	0

Dressur auf Rot No. 1 (vgl. Taf. 5).

Die Bienen waren vorher auf Blau No. 13 dressiert.

Tabelle 17.

Versuch am 12. Aug. 1912, 1⁵⁰⁻²⁰⁵, nach 2tägiger Dressur. — Grauserie in 30 Abstufungen und ein Rot₁; um die Anordnung der Papiere auf ein Rechteck zu ergänzen, ist ein mittleres Grau (No. 15) doppelt aufgelegt.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Rot ₁
Bienenfrequenz in den																																
ersten 5 Min.	2	1	2	0	0	1	1	2	0	1	0	5	0	0	0	0	5	0	1	8	0	0	4	0	0	0	1	0	3	4	2	30
zweiten 5 "	2	0	0	0	0	1	3	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	1	0	2	0	0	3	2	0	0	1	1	2	2	17	14
dritten 5 "	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	11	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	4	
Summa	4	2	2	0	0	2	4	2	0	2	2	17	2	4	1	0	5	1	1	10	1	0	7	2	0	1	2	1	5	6	21	48

Tabelle 18.

Versuch am 13. Aug. 1912, 9⁴⁰⁻⁵⁵, nach 3tägiger Dressur. —
Wie bei Tabelle 17.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Rot
Bienenfrequenz	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	1	1	2	0	3	1

Es setzten sich bei diesem Versuche wenig Bienen, teils da seit ca. $\frac{1}{2}$ Stunde nicht mehr gefüttert worden war, teils da ein ziemlich starker Wind die Tiere am Niedersitzen hinderte. Doch war sehr deutlich, daß sie die dunklen Papiere umschwärmten.

Tabelle 19.

Versuch am 13. Aug. 1912, 11³⁵⁻⁵⁰, nach 3tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 17.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Rot	
Bienenfrequenz in den																																	
ersten 5 Min.	4	0	9	2	3	0	0	1	0	1	3	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	6	0	1	5	3	19	5	105	23	11	
zweiten 5 "	0	1	6	0	1	0	1	0	4	0	0	2	0	4	0	1	1	2	0	0	0	1	0	1	0	12	7	6	1	82	18	18	
dritten 5 "	3	0	48	1	0	2	4	0	4	0	3	4	2	4	2	0	0	1	0	1	0	0	1	3	2	2	7	8	4	17	8	32	
Summa	7	1	63	3	4	2	5	1	8	1	6	7	3	9	2	3	2	4	0	1	0	1	7	4	3	19	17	33	10	204	49	61	

Tabelle 20.

Versuch am 13. Aug. 1912, 2⁰⁰⁻¹⁵, nach 3tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 17.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Rot	
Bienenfrequenz in den																																	
ersten 5 Min.	0	0	3	0	0	0	9	1	2	0	5	5	0	0	0	? ¹⁾	1	3	0	2	0	0	2	3	0	0	4	20	2	41	2	37	
zweiten 5 "	0	0	5	1	0	7	2	0	3	0	1	2	0	0	0	?	0	1	0	0	1	0	0	4	0	0	5	18	6	49	7	23	
dritten 5 "	0	0	4	0	0	3	3	0	3	0	2	3	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	2	6	0	0	4	51	4	16	4	45	
Summa	0	0	12	1	0	10	14	1	8	0	8	10	0	0	0	?	1	4	0	2	1	0	4	13	0	0	13	89	12	106	13	105	

1) Die Frequenz dieses Papieres wurde versehentlich nicht notiert.

Tabelle 21.

Versuch am 16. August 1912, nach 6tägiger Dressur. — Ein Rot₁ in der aus 30 Abstufungen bestehenden Grauserie, außerdem ein mattschwarzes Papier von gleicher Größe aus der HERING'schen Serie entnommen. Dieses war noch um eine Nuance tiefer schwarz als das dunkelste der auf photographischem Wege hergestellten grauen Papiere.

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Schwarz	Rot ₁				
Bienenfrequenz in den																																				
ersten 5 Min.	2	1	0	1	3	1	1	3	0	4	0	2	2	4	2	0	4	4	5	4	10	3	3	0	1	16	5	11	4	Kl. 1)	Kl. 1)	95				
zweiten 5 "	0	1	1	0	2	0	0	2	4	0	1	0	3	3	0	3	1	1	2	3	2	0	3	1	0	1	5	6	15	80	24					
dritten 5 "	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	8	2	6	0	1	0	11	67	30					
Summa	2	2	1	1	5	1	1	3	5	9	0	3	2	7	5	0	8	6	6	7	14	5	3	11	4	22	6	17	10	26	147	149				
																																		+	+	
																																			Kl.	Kl.

1) Hier entstand ein Klumpen von Bienen so rasch, daß er vom Beobachter nicht gezählt werden konnte.

Im Sommer 1913 wurde die Dressur auf Rot₁ nochmals aufgenommen. Die Bienen waren vorher auf Blaugrün No. 11 dressiert.

Tabelle 22.

Versuch am 1. Sept. 1913, 3¹⁵⁻²⁰, nach 1tägiger Dressur. — Die aus 15 Abstufungen bestehende Grauserie und ein Rot No. 1.

Anflugseite.

Grau ₁ 0	Grau ₁₂ 3	Grau ₅ 1	Grau ₄ 1
Grau ₁₄ 7	Grau ₁₁ 4	Grau ₃ 2	Grau ₁₅ 305
Grau ₉ 1	Grau ₇ 5	Rot ₁ 11	Grau ₂ 0
Grau ₆ 7	Grau ₁₃ 3	Grau ₈ 3	Grau ₁₀ 5

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot ₁
Bienenfrequenz	0	0	2	1	1	7	5	3	1	5	4	3	3	7	305	11

Tabelle 23.

Versuch am 1. Sept. 1913, 3²⁵⁻³⁰, nach 1tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 22.

Anflugseite.

Grau ₁₀ 0	Grau ₈ 2	Grau ₇ 1	Grau ₆ 0
Grau ₁₃ 0	Rot₁ 212	Grau ₂ 2	Grau ₁₂ 0
Grau ₁ 5	Grau ₉ 0	Grau ₁₁ 0	Grau ₅ 0
Grau ₃ 1	Grau ₁₄ 18	Grau ₄ 0	Grau ₁₅ 10

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot₁
Bienenfrequenz	5	2	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	18	10	212

Dressur auf Rot No. 2.

Die Bienen waren vorher erfolglos auf Weiß dressiert worden (vgl. S. 21).

Tabelle 24.

Versuch am 19. Aug. 1913, 10¹⁰⁻¹⁵, nach 2tägiger Dressur. — Die aus 15 Nummern bestehende Grauserie und ein Rot No. 2.

Anflugseite.

Grau ₁₅ 1	Grau ₄ 0	Grau ₉ 0	Grau ₁₀ 0
Grau ₅ 3	Rot₂ 4	Grau ₈ 1	Grau ₁₃ 3
Grau ₁₅ 57	Grau ₁₁ 141	Grau ₃ 0	Grau ₁₂ 0
Grau ₂ 0	Grau ₆ 2	Grau ₁₄ 1	Grau ₇ 0

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	Rot ₂
Bienenfrequenz	—	0	0	0	3	2	0	1	0	0	141	0	3	1	1	57	4

NB. Versehentlich wurde bei diesem Versuche statt des Grau₁ ein zweites Grau₁₅ aufgelegt.

Tabelle 25.

Versuch am 19. Aug. 1913, 5⁴⁵⁻⁵⁰, nach 2tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 24.

Anflugseite.

Grau ₁₂ 1	Grau ₄ 0	Grau ₆ 1	Grau ₁₁ 0
Grau ₁₄ 5	Grau ₈ 73	Grau ₃ 0	Grau ₁₃ 3
Grau ₅ 1	Rot ₂ 189	Grau ₇ 3	Grau ₂ 4
Grau ₁₅ 4	Grau ₉ 0	Grau ₁ 1	Grau ₁₀ 8

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot ₂
Bienenfrequenz	1	4	0	0	1	1	3	73	0	8	0	1	3	5	4	189

Tabelle 26.

Versuch am 20. Aug. 1913, 9²⁰⁻²⁵ und 9⁴⁰⁻⁴⁵, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 24. Es wurde mit einer $\frac{1}{4}$ stündigen Pause zweimal je 5 Minuten gezählt. In der Pause wurden die Bienen vom Dressurrot gefüttert, natürlich an einem anderen Platz der Grauserie als jenem, wo sich das Rot während des Versuches befand.

Anflugseite.

Grau ₁₅ 2 4	Grau ₂ 1 0	Grau ₄ 0 0	Grau ₁₂ 1 1
Grau ₁₁ 0 0	Grau ₇ 0 0	Grau ₁₃ 2 2	Grau ₃ 0 0
Grau ₆ 1 4	Rot₂ 21 23	Grau ₁ 2 0	Grau ₅ 3 1
Grau ₁₄ 2 1	Grau ₈ 1 0	Grau ₁₀ 0 0	Grau ₉ 1 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot₂	
Bienenfrequenz 920-25	2	1	0	0	0	3	1	0	1	1	0	0	1	2	2	2	21
„ 940-45	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	1	2	1	4	23	
Summa	2	1	0	0	4	5	0	1	1	0	0	2	4	3	6	44	

Tabelle 27.

Versuch am 20. Aug. 1913, 1³⁵⁻⁴⁰, nach 3tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 24.

Anflugseite.

Grau ₁₁ 0	Grau ₇ 0	Grau ₁₂ 0	Grau ₁₄ 1
Grau ₄ 0	Grau ₁₃ 1	Grau ₃ 0	Rot₂ 234
Grau ₁ 1	Grau ₅ 1	Grau ₁₅ 0	Grau ₂ 2
Grau ₆ 0	Grau ₉ 0	Grau ₁₀ 0	Grau ₈ 0

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot₂
Bienenfrequenz	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	234

Tabelle 28.

Versuch am 20. Aug. 1913, 3³⁰⁻⁴⁰, nach 3tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 24.

Anflugseite.

Grau ₆ 3 0	Grau ₁₅ 5 7	Grau ₂ 0 0	Grau ₁₀ 0 0
Grau ₅ 1 0	Grau ₁ 0 0	Grau ₉ 1 1	Grau ₈ 1 1
Grau ₁₁ 1 0	Rot₂ 55 47	Grau ₃ 2 0	Grau ₁₂ 2 0
Grau ₁₄ 0 1	Grau ₇ 0 0	Grau ₄ 0 0	Grau ₁₃ 1 0

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot₂
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	0	2	0	1	3	0	1	1	0	1	2	1	0	5	55
zweiten 5 „	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	7	47
Summa	0	0	2	0	1	3	0	2	2	0	1	2	1	1	12	102

Tabelle 29.

Versuch am 20. Aug. 1913, 5⁰⁵⁻¹⁰ und 5¹⁵⁻²⁰, nach 3tägiger
Dressur. — Wie bei Tab. 24. Es wurden die Bienen zweimal
5 Minuten lang gezählt, mit einer Pause von 5 Minuten, in welcher
an einer abweichenden Stelle auf der Dressurfarbe gefüttert wurde.

Anflugseite.

Rot₂ 100 102	Grau ₁ 0 0	Grau ₅ 1 0	Grau ₉ 0 3
Grau ₄ 10 0	Grau ₇ 0 1	Grau ₁₁ 4 1	Grau ₁₄ 0 0
Grau ₁₃ 11 12	Grau ₂ 1 0	Grau ₁₅ 95 8	Grau ₃ 6 2
Grau ₈ 1 0	Grau ₁₂ 3 1	Grau ₅ 10 0	Grau ₁₀ 3 0

No. der Grauserie.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot ₂
Bienenfrequenz 5 ⁰⁵ -10	0	1	6	10	10	1	0	1	0	3	4	3	11	0	95	100
5 ¹⁵ -20	0	0	2	0	0	0	1	0	3	0	1	1	12	0	8	102
Summa	0	1	8	10	10	1	1	1	3	3	5	4	23	0	103	202

Verwechslungsversuche.

Tabelle 30.

Versuch am 20. Aug. 1913, 1⁴⁵-5⁰, nach 3tägiger Dressur. — Es wird die ganze Farbenserie aufgelegt. Alle Papiere sind rein und mit leeren, reinen Uhrschälchen beschriftet.

Anflugseite.

Grün ₇ 3	Blau ₁₁ 0	Gelb ₄ 20	Purpur ₁₆ 0
Blau ₁₃ 0	Blau ₁₂ 0	Rot ₁ 0	Grün ₁₀ 0
Rot ₂ 8	Purpur ₁₅ 1	Grün ₉ 0	Gelb ₅ 14
Gelb ₆ 7	Rot ₃ 173	Blau ₁₄ 0	Grün ₈ 2

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	8	173	20	14	7	3	2	0	0	0	0	0	0	1	0

Tabelle 31.

Versuch am 20. Aug. 1913, 1⁵⁰-2⁰⁰, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 30.

Anflugseite.

Blau ₁₂ 0	Grün ₇ 1	Blau ₁₁ 0	Rot ₂ 2
Grün ₈ 0	Purpur ₁₆ 0	Gelb ₅ 7	Grün ₉ 0
Rot ₁ 1	Gelb ₄ 146	Blau ₁₄ 2	Rot ₃ 11
Blau ₁₃ 0	Grün ₁₀ 0	Gelb ₆ 2	Purpur ₁₅ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	1	2	11	146	7	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0

Dressur auf Orangerot No. 3.

Die Bienen waren vorher auf Weiß dressiert. — Bereits nach 24stündiger Dressur umschwärmten sie, als ihnen ein reines Rot₃ in der Grauserie vorgelegt wurde, sofort und ausdauernd die Dressurfarbe, und es kam auf ihr wiederholt zur Klumpenbildung. Es war aber eine Nachwirkung der vorangegangenen Weißdressur noch darin zu erkennen, daß auch hellgraue Papiere relativ stark besucht wurden. Eine Wiederholung des Versuches kurze Zeit später hatte denselben Erfolg. Nach 2tägiger Fütterung auf Rot₃ war die Dressur vollkommen gelungen.

Tabelle 32.

Versuch am 4. Sept. 1913, 2²⁰⁻²⁵, nach 2tägiger Dressur. — Die aus 15 Nummern bestehende Grauserie und ein Rot No. 3.

Anflugseite.

Grau ₁₄ 1	Grau ₂ 1	Grau ₉ 3	Grau ₃ 0
Grau ₁₂ 0	Rot ₃ 214	Grau ₁₀ 4	Grau ₅ 2
Grau ₇ 2	Grau ₁₃ 0	Grau ₄ 1	Grau ₁₁ 4
Grau ₁₅ 2	Grau ₆ 0	Grau ₈ 0	Grau ₁ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Rot ₃
Bienenfrequenz	0	1	0	1	2	0	2	0	3	4	4	0	0	1	2	214

Verwechslungsversuche.

Tabelle 33.

Versuch am 4. Sept. 1913, 2³⁰⁻³⁵, nach 2tägiger Dressur. —
Es wird die ganze Farbenseerie aufgelegt.

Anflugseite.

Grün ₈ 0	Purpur ₁₆ 0	Gelb ₄ 240	Grün ₁₀ 1
Blau ₁₄ 0	Gelb ₆ 3	Blau ₁₂ 0	Purpur ₁₅ 0
Grün ₇ 3	Grün ₉ 0	Rot ₃ 2	Rot ₁ 0
Rot ₂ 0	Blau ₁₁ 0	Gelb ₅ 2	Blau ₁₃ 0

No. der Farbserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	2	240	2	3	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0

Tabelle 34.

Versuch am 4. Sept. 1913, 2⁴⁰⁻⁴⁵, nach 2tägiger Dressur. — Die ganze Farbserie.

Anflugseite.

Rot ₃ 24	Grün ₈ 1	Purpur ₁₆ 0	Grün ₁₀ 1
Blau ₁₄ 1	Gelb ₆ 2	Blau ₁₂ 4	Purpur ₁₅ 10
Grün ₇ 0	Grün ₉ 0	Rot ₁ 0	Blau ₁₃ 2
Rot ₂ 0	Gelb ₅ 0	Blau ₁₁ 0	Gelb ₄ 21

No. der Farbserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	24	21	0	2	0	1	0	1	0	4	2	1	10	0

Tabelle 35.

Versuch am 4. Sept. 1913, 2⁵⁰⁻⁵⁵, nach 2tägiger Dressur. — Die ganze Farbserie.

Anflugseite.

Gelb ₆ 0	Grün ₈ 0	Purpur ₁₆ 1	Grün ₁₀ 0
Blau ₁₄ 2	Rot ₃ 4	Blau ₁₂ 0	Gelb ₄ 98
Grün ₇ 1	Rot ₁ 0	Gelb ₅ 2	Blau ₁₃ 0
Rot ₂ 0	Grün ₉ 0	Blau ₁₁ 0	Purpur ₁₅ 0

No. der Farbserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	4	98	2	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1

Dressur auf Gelb No. 4.

Erstmalig dressierte Bienen.

Vgl. hierzu die S. 11—14 besprochenen Versuche.

Verwechslungsversuche.

Tabelle 36.

Versuch am 2. Aug. 1912, nach 6tägiger Dressur. — Es wird die aus 30 Nummern bestehende Grauserie und die Farbserie derart angeordnet, daß zwischen je zwei farbigen Papieren zwei graue zu liegen kommen (vgl. die auf S. 36 wiedergegebene Tabelle). Sämtliche Papiere sind mit reinen, leeren Uhrschälchen beschriftet. Um die Anordnung der Papiere auf ein Rechteck zu ergänzen, wird ein mittelgraues Papier (No. 15) dreifach aufgelegt.

No. der Farbserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den																
ersten 5 Min.	0	0	2	225	17	28	23	0	0	0	0	1	0	0	0	0
zweiten 5 „	0	0	0	173	3	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1
dritten 5 „	0	0	1	201	2	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Summa	0	0	3	599	22	36	29	0	0	0	0	1	0	0	0	1

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	15b	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	
Bienenfrequenz in den																																
ersten 5 Min.	1	6	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	3	0	1	0	1	0	0	
zweiten 5 „	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
dritten 5 „	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	
Summa	1	8	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	3	0	0	1	0	0	4	0	3	0	1	0	0	

Tabelle 37.

Versuch am 2. Aug. 1912, nach 6tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 36.

No. der Farbserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	0	4	422	8	9	7	0	0	0	0	0	0	0	0	1
zweiten 5 "	0	0	8	396	4	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
dritten 5 "	0	0	1	170	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Summa	0	0	13	988	12	15	9	0	0	0	0	0	0	0	0	1

o. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	15b	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	4	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0
zweiten 5 "	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	
dritten 5 "	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Summa	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	2	1	4	0	0	0	0	2	0	2	0	1	0	1	2	2	0	2	0	0	0

Tabelle 38.

Versuch am 2. Aug. 1912, nach 6tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 36, jedoch wurde das Dressurgelb No. 4 entfernt und durch ein beliebiges graues Blatt (No. 6) ersetzt.

No. der Farbserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	2	4	—	2	15	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
zweiten 5 "	0	0	3	—	1	11	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
dritten 5 "	0	0	8	—	0	11	6	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Summa	0	2	15	—	3	37	23	0	0	0	0	0	0	0	0	1

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	6a	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	15b	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	8	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	3	1	0	0	0	1	0
zweiten 5 "	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0
dritten 5 "	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Summa	0	1	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	8	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	2	3	1	0	3	0	1	0

Tabelle 41.

Versuch am 31. Juli 1913, 4⁰⁰⁻⁰⁵, nach 4tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 39.

Grün ₇	Gelb ₄	Grün ₈	Rot ₃	Grün ₁₀	Blau ₁₂	Gelb ₆	Purpur ₁₅
14	51	1	8	0	0	125	0
Rot ₂	Grün ₉	Blau ₁₃	Blau ₁₁	Purpur ₁₆	Gelb ₅	Blau ₁₄	Rot ₁
0	0	0	1	0	116	0	6

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	6	0	8	51	116	125	14	1	0	0	1	0	0	0	0	0

Tabelle 42.

Versuch am 31. Juli 1913, 5⁰⁰⁻¹⁰, nach 4tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 39.

Rot ₂	Grün ₉	Blau ₁₃	Gelb ₅	Blau ₁₁	Purpur ₁₅	Rot ₃	Blau ₁₄
0	0	0	7	0	0	3	2
0	0	0	73	0	0	0	3
Grün ₈	Purpur ₁₆	Gelb ₆	Rot ₁	Blau ₁₂	Gelb ₄	Grün ₁₀	Grün ₇
0	0	2	0	0	15	1	109
0	0	13	0	0	0	1	103

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	0	3	15	7	2	109	0	0	1	0	0	0	2	0	0
zweiten 5 „	0	0	0	0	73	13	103	0	0	1	0	0	0	3	0	0
Summa	0	0	3	15	80	15	212	0	0	2	0	0	0	5	0	0

Tabelle 43.

Versuch am 1. Aug. 1913, 1⁴⁵⁻⁵⁵, nach 5tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 39.

Blau ₁₂	Grün ₇	Purpur ₁₅	Rot ₃	Blau ₁₄	Rot ₁	Blau ₁₃	Grün ₈
0	23	0	14	0	0	0	6
0	18	0	4	1	0	0	3
Grün ₁₀	Purpur ₁₆	Grün ₉	Blau ₁₁	Gelb ₅	Gelb ₄	Rot ₂	Gelb ₆
0	0	0	2	305	53	3	41
0	0	0	0	98	65	0	47

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau			Purpur		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	3	14	53	305	41	23	6	0	0	2	0	0	0	0	0
zweiten 5 „	0	0	4	65	98	47	18	3	0	0	0	0	0	1	0	0
Summa	0	3	18	118	403	88	41	9	0	0	2	0	0	1	0	0

Dressur auf Gelbgrün No. 7.

Die aus 15 Nummern bestehende Grauserie und ein Gelbgrün No. 7. Erstmalig dressierte Bienen. — 24 Stunden nach Beginn der Dressur wurde eine reine Grauserie und ein reines Grün₇ aufgelegt. Die Dressurfarbe wurde sofort umschwärmt und es setzten sich binnen 5 Minuten auf das Dressurpapier 437, auf die 15 grauen Papiere insgesamt 16 Bienen.

Tabelle 44.

Versuch am 31. Juli 1913, 11⁵⁵—12⁰⁰, nach 3tägiger Dressur. — Die aus 15 Nummern bestehende Grauserie und ein Grün No. 7.

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₇
Bienenfrequenz	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14

Bei diesem Versuche waren sehr wenige Bienen anwesend.

Tabelle 45.

Versuch am 31. Juli 1913, 12⁰⁵—10, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 44. Jetzt sind die Bienen zahlreich.

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₇
Bienenfrequenz	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	290

Verwechslungsversuche.

Tabelle 46.

Versuch am 30. Juli 1913, 10¹⁵—25, nach 2tägiger Dressur. — Es wird die Farbenserie aufgelegt.

Anflugseite.

Rot ₃ 0	Grün ₈ 1	Rot ₁ 0	Purpur ₁₅ 0
Grün ₉ 1	Blau ₁₁ 2	Gelb ₄ 22	Grün ₇ 0
Blau ₁₄ 0	Gelb ₅ 111	Grün ₁₀ 4	Blau ₁₂ 6
Rot ₂ 2	Blau ₁₃ 0	Gelb ₆ 0	Purpur ₁₆ 1

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	2	0	22	111	0	0	2	1	4	2	6	0	0	0	1

Tabelle 47.

Versuch am 30. Juli 1913, 4⁰⁰⁻¹⁰, nach 2tägiger Dressur. — Es wird die Farbenserie aufgelegt.

Anflugseite.

Blau ₁₃ 1 1	Rot ₁ 1 0	Purpur ₁₅ 0 0	Gelb ₄ 1 6
Grün ₇ 2 3	Gelb ₅ 62 38	Grün ₁₀ 0 0	Blau ₁₄ 0 0
Rot ₃ 1 2	Purpur ₁₆ 0 0	Gelb ₆ 3 5	Rot ₂ 1 0
Grün ₉ 0 2	Blau ₁₁ 0 1	Grün ₈ 1 0	Blau ₁₂ 3 1

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	1	1	1	1	62	3	2	1	0	0	0	3	1	0	0	0
zweiten 5 "	0	0	2	6	38	5	3	0	2	0	1	1	1	0	0	0
Summa	1	1	3	7	100	8	5	1	2	0	1	4	2	0	0	0

Tabelle 48.

Versuch am 31. Juli 1913, 11⁴⁵⁻⁵⁰, nach 3tägiger Dressur. —
Es wird die Farbenserie aufgelegt.

Anflugseite.

Grün ₇ 0	Purpur ₁₆ 0	Gelb ₆ 1	Grün ₁₀ 0
Rot ₃ 0	Grün ₉ 0	Blau ₁₂ 0	Blau ₁₄ 0
Blau ₁₁ 0	Rot ₁ 2	Gelb ₅ 304	Rot ₂ 0
Blau ₁₃ 0	Grün ₈ 1	Purpur ₁₅ 0	Gelb ₄ 3

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	2	0	0	3	304	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Am 14. Sept. 1913 nahm ich die Versuche an von neuem dressierten Bienen (sie waren vorher auf die S. 77 abgebildeten, blaugelb gemusterten Schablonen dressiert worden) nochmals auf und zwar in der Weise, daß die Papiere der Farbenserie in häufig veränderter Anordnung abwechselnd unbedeckt und mit einer Glasplatte bedeckt den Bienen vorgesetzt wurden. In beiden Fällen benahmen sich die Bienen völlig gleich (4 Versuche ohne, 3 mit Glasplatte). Da nicht genügend viele Mitarbeiter anwesend waren, um die Bienenfrequenz für alle Papiere genau festzustellen, be-

schränke ich mich auf die Angabe, daß am stärksten das Gelb No. 5 besucht wurde, ebenfalls sehr stark das Gelb No. 4, schwächer, jedoch auch noch in beträchtlicher Zahl, Gelbgrün No. 7 und Orange-rot No. 3, wogegen die blauen, rein roten und purpurroten Papiere nicht beachtet wurden.

Dressur auf „Grasgrün“ (vgl. Taf. 5).

Die Bienen waren vorher erfolglos auf Grün No. 10 dressiert worden.

Tabelle 49.

Versuch am 3. Aug. 1913, 2⁰⁵⁻¹⁰, nach 1tägiger Dressur. — Ein reines Grasgrün und die aus 15 Nummern bestehende Grauserie.

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün
Bienenfrequenz	1	4	1	0	0	1	3	0	1	11	0	0	4	1	8	357

Tabelle 50.

Versuch am 5. Aug. 1913, 2⁰⁰⁻⁰⁵, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 49.

Anflugseite.

Grau ₄ 1	Grün 406	Grau ₅ 1	Grau ₁₄ 1
Grau ₇ 2	Grau ₁ 5	Grau ₁₀ 0	Grau ₂ 0
Grau ₁₂ 2	Grau ₁₃ 4	Grau ₃ 1	Grau ₆ 2
Grau ₁₁ 4	Grau ₉ 4	Grau ₁₅ 6	Grau ₈ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün
Bienenfrequenz	5	0	1	1	1	2	2	0	4	0	4	2	4	1	6	406

Verwechslungsversuche.

Tabelle 51.

Versuch am 3. Aug. 1913, 2²⁰⁻³⁰, nach 1tägiger Dressur. — Es wird die ganze Farbserie aufgelegt, statt des Purpur No. 15 ein „Grasgrün“.

Anflugseite.

Rot ₂ 0 0	Gelb ₄ 43 16	Blau ₁₃ 0 5	Grün ₈ 4 7
Grün ₉ 0 0	Grasgrün 10 50	Blau ₁₁ 4 8	Grün ₇ 8 19
Purpur ₁₆ 2 0	Rot ₃ 0 4	Gelb ₅ 87 69	Rot ₁ 0 0
Gelb ₆ 66 62	Grün ₁₀ 9 3	Blau ₁₄ 0 1	Blau ₁₂ 1 2

No. der Farbserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	Grasgrün	8	9	10	11	12	13	14	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	0	0	43	87	66	8	10	4	0	9	4	1	0	0	2
zweiten 5 „	0	0	4	16	69	62	19	50	7	0	3	8	2	5	1	0
Summa	0	0	4	59	156	128	27	60	11	0	12	12	3	5	1	2

Tabelle 52.

Versuch am 4. Aug. 1913, 2⁰⁰⁻¹⁰, nach 2tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 51.

Anflugseite.

Rot ₁ 3 1	Blau ₁₂ 0 0	Grasgrün 7 12	Rot ₃ 5 3
Gelb ₄ 42 33	Grün ₈ 0 0	Grün ₇ 3 1	Blau ₁₁ 1 0
Grün ₁₀ 6 1	Rot ₂ 5 49	Grün ₉ 2 5	Blau ₁₃ 3 3
Blau ₁₄ 1 0	Gelb ₅ 101 89	Purpur ₁₆ 4 0	Gelb ₆ 3 2

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	Gras- grün	8	9	10	11	12	13	14	16
Bienenfrequenz in den																
ersten 5 Min.	3	5	5	42	101	3	3	7	0	2	6	1	0	3	1	4
zweiten 5 „	1	49	3	33	89	2	1	12	0	5	1	0	0	3	0	0
Summa	4	54	8	75	190	5	4	19	0	7	7	1	0	6	1	4

Tabelle 53.

Versuch am 5. Aug. 1913, 10⁰⁰⁻⁰⁵, nach 3tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 51.

Anflugseite.

Gelb ₄ 71	Blau ₁₄ 63 ¹⁾	Grün ₈ 0	Rot ₂ 1
Rot ₁ 0	Grün ₇ 11	Blau ₁₂ 5	Grün ₁₀ 1
Blau ₁₃ 0	Gras- grün 41	Purpur ₁₆ 5	Gelb ₅ 3
Gelb ₆ 16	Grün ₁₁ 8	Rot ₃ 0	Grün ₉ 3

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	Gras- grün	8	9	10	11	12	13	14	16
Bienenfrequenz	0	1	0	71	3	16	11	41	0	3	1	8	5	0	63 ¹⁾	5

1) Plötzliche Klumpenbildung gegen Ende des Versuches aus unbekanntem Grunde.

Tabelle 54.

Versuch am 5. Aug. 1913, 11³⁰⁻⁴⁰, nach 3tätiger Dressur. —
Wie bei Tab. 51.

Anflugseite.

Rot ₁ 2 5	Blau ₁₁ 1 1	Blau ₁₃ 0 0	Gelb ₆ 9 82
Grün ₉ 0 3	Blau ₁₄ 2 0	Grün ₇ 143 183	Grün ₁₀ 0 0
Rot ₃ 95 34	Gras- grün 31 51	Gelb ₄ 143 217	Rot ₂ 0 0
Purpur ₁₆ 3 2	Gelb ₅ 30 36	Blau ₁₂ 0 0	Grün ₈ 0 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	Gras- grün	8	9	10	11	12	13	14	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	2	0	95	143	30	9	143	31	0	0	0	1	0	0	2	3
zweiten 5 „	5	0	34	217	36	82	183	51	0	3	0	1	0	0	0	2
Summa	7	0	129	360	66	91	326	82	0	3	0	2	0	0	2	5

Tabelle 55.

Versuch am 5. Aug. 1913, 2¹⁰⁻²⁰, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 51.

Anflugseite.

Gelb ₆ 103 65	Rot ₂ 8 99	Blau ₁₄ 0 0	Grün ₁₀ 0 1
Grün ₇ 23 13	Blau ₁₁ 38 0	Grün ₉ 2 2	Gras- grün 33 9
Blau ₁₃ 2 6	Grün ₈ 1 1	Blau ₂ 8 2	Gelb ₄ 209 129
Rot ₁ 2 1	Gelb ₅ 101 40	Purpur ₁₆ 0 0	Rot ₃ 5 5

No. der Farbserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	Gras- grün	8	9	10	11	12	13	14	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	2	8	5	209	101	103	23	33	1	2	0	38	8	2	0	0
zweiten 5 ..	1	99	5	129	40	65	13	9	1	2	1	0	2	6	0	0
Summa	3	107	10	338	141	168	36	42	2	4	1	38	10	8	0	0

Dressur auf Chlorophyllfarbstoff.

Weißes Papierblätter, wie die übrigen Papiere auf Karton aufgezogen, wurden mit Chlorophyllfarbstoff, der durch Äther aus Blättern von *Urtica urens* extrahiert worden war, möglichst gleichmäßig grün gefärbt. Die Bienen wurden am 26. Sept. 1913 von $\frac{1}{2}$ 10 Uhr ab von einem derart grün gefärbten, unter die Grauserie gemischtem Blatte gefüttert. — Erstmals dressierte Tiere.

Bei der vorgeschrittenen Jahreszeit kommen nur wenige Bienen (ca. 40—50 Individuen) an den Futterplatz und so kann ununterbrochen gefüttert werden, ohne Gefahr, daß die Zahl der Bienen zu sehr überhand nimmt. Auf diese Weise sind sie schon nach 2 Stunden so weit dressiert, daß sie ein reines, in gleicher Art grün gefärbtes, mit einem leeren, reinen Uhrschildchen beschriftetes Papier aus der Grauserie mit Sicherheit herausfinden.

Verwechslungsversuche.

Tabelle 56.

Versuch am 26. Sept. 1913, 11³⁷⁻⁴², am 1. Tage der Dressur. — Es wird die ganze Farbserie aufgelegt, in welcher jedoch statt des Blau No. 11 ein mit Chlorophyllfarbstoff grün gefärbtes Blatt eingefügt ist.

Anflugseite.

Blau ₁₃ 0	Gelb ₆ Kl. ¹⁾	Blau ₁₂ 3	Rot ₃ 0
Rot ₂ 1	Grün ₉ 0	Rot ₁ 0	Grün ₅ 0
Chloro- phyll 14	Purpur ₁₅ 0	Grün ₁₀ 0	Gelb ₅ 16
Purpur ₁₆ 1	Grün ₇ 2	Gelb ₄ 19	Blau ₁₄ 0

¹⁾ Hier entstand ein größerer Bienenklumpen, der von dem Beobachter nicht gezählt werden konnte.

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau			Purpur		
	1	2	3	4	5	6	7	Chloro- phyll	8	9	10	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	1	0	19	16	Kl. ¹⁾	2	14	0	0	0	3	0	0	0	1

1) Hier entstand ein größerer Bienenklumpen, der von dem Beobachter nicht gezählt werden konnte.

Tabelle 57.

Versuch am 26. Sept. 1913, 12⁰⁰⁻⁰⁵, am 1. Tage der Dressur. — Wie bei Tab. 56, auch liegt die Farbenserie in der gleichen Anordnung, jedoch wird über die ganze Farbenserie eine große, reine Glasplatte gedeckt und auf diese werden die leeren, reinen Uhrschälchen gesetzt.

Anflugseite.

Blau ₁₃ 1	Gelb ₆ 7	Blau ₁₂ 1	Rot ₃ 6
Rot ₂ 0	Grün ₉ 0	Rot ₁ 0	Grün ₈ 0
Chloro- phyll 2	Purpur ₁₅ 0	Grün ₁₀ 2	Gelb ₅ ca. 100
Purpur ₁₆ 0	Grün ₇ 5	Gelb ₄ 7	Blau ₁₄ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau			Purpur		
	1	2	3	4	5	6	7	Chloro- phyll	8	9	10	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	6	7	ca. 100	7	5	2	0	0	2	1	1	0	0	0

Tabelle 58.

Versuch am 26. Sept. 1913, 1⁴⁰⁻⁴⁵, am 1. Tage der Dressur. — Wie bei Tab. 56.

Anflugseite.

Grün ₁₀ 1	Blau ₁₄ 0	Grün ₈ 2	Gelb ₆ 1
Rot ₂ 0	Gelb ₄ 8	Purpur ₁₆ 1	Blau ₁₂ 0
Rot ₃ 2	Rot ₁ 2	Chloro- phyll 8	Gelb ₅ 4
Purpur ₁₅ 0	Grün ₇ 32	Blau ₁₃ 0	Grün ₉ 2

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau			Purpur		
	1	2	3	4	5	6	7	Chloro- phyll	8	9	10	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	2	0	2	8	4	1	32	8	2	2	1	0	0	0	0	1

Tabelle 59.

Versuch am 26. Sept. 1913, 1⁵⁵—2⁰⁰, am 1. Tage der Dressur —
Wie bei Tab. 57 (Glasplatte).

Anflugseite.

Grün ₁₀ 0	Blau ₁₄ 0	Grün ₈ 0	Gelb ₆ 5
Rot ₂ 1	Gelb ₄ 7	Purpur ₁₆ 0	Blau ₁₂ 2
Rot ₃ 0	Rot ₁ 0	Chloro- phyll 3	Gelb ₅ 60
Purpur ₁₅ 0	Grün ₇ 8	Blau ₁₃ 0	Grün ₉ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau			Purpur		
	1	2	3	4	5	6	7	Chloro- phyll	8	9	10	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	1	0	7	60	5	8	3	0	0	0	2	0	0	0	0

Dressur auf Grün No. 9.

Die Bienen waren vorher auf Purpurrot No. 15 dressiert.

Tabelle 60.

Versuch am 29. Aug. 1912, 11³⁰⁻⁴⁵, nach 2tägiger Dressur. — Ein reines Grün, in der aus 30 Nummern bestehenden Grauserie. Zur Ergänzung der Anordnung auf ein Rechteck ist ein mittelgraues Papier (No. 15) doppelt aufgelegt.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Grün	
Bienenfrequenz in den																																	
ersten 5 Min.	0	4	5	4	1	3	0	2	2	0	1	4	4	6	1	1	4	14	2	4	5	0	0	3	3	2	1	4	8	4	1	119	
zweiten 5 "	1	1	3	1	3	1	1	3	2	0	1	3	3	4	2	0	0	5	3	1	4	3	2	6	2	4	0	0	2	4	4	48	
dritten 5 "	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	3	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0	1	7	
Summa	1	5	9	5	4	4	2	5	4	0	2	8	7	13	3	2	5	20	5	5	10	4	2	9	5	7	2	6	11	8	6	174	

Tabelle 61.

Versuch am 30. Aug. 1912, 9³⁰⁻⁴⁵, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 60.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Grün	
Bienenfrequenz in den																																	
ersten 5 Min.	2	4	1	1	1	0	2	1	0	2	1	2	4	3	0	8	1	9	0	8	0	6	0	0	1	0	6	5	5	5	2	303	
zweiten 5 "	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	3	3	0	2	0	2	1	3	1	2	4	1	0	0	0	1	6	0	1	1	4	143	
dritten 5 "	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	2	1	0	1	0	3	1	0	0	0	0	4	0	2	0	1	4	
Summa	3	4	1	2	1	2	3	1	1	2	4	7	4	6	0	12	3	12	2	10	7	8	0	0	1	1	16	5	8	6	7	49	

Im Sommer 1913 nahm ich diese Versuche nochmals auf. Die Bienen waren vorher auf Schwarz dressiert.

Tabelle 62.

Versuch am 19. Aug. 1913, 10²⁵⁻³⁰, nach 2tägiger Dressur. — Ein Grün No. 9 in der aus 15 Nummern bestehenden Grauserie.

Anflugseite.

Grau ₁₂ 5	Grau ₇ 0	Grün ₉ 141	Grau ₁₄ 20
Grau ₃ 5	Grau ₁₃ 2	Grau ₈ 3	Grau ₁₀ 1
Grau ₉ 0	Grau ₂ 1	Grau ₆ 0	Grau ₁₅ 90
Grau ₁₁ 0	Grau ₅ 1	Grau ₁₅ 0	Grau ₄ 4

No. d. Grauserie	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	Grün ₉
Bienenfrequenz	1	5	4	1	0	0	3	0	1	0	5	2	20	90	0	141

NB. Aus Versehen war bei diesem Versuche statt Grau₁ ein zweites Grau₁₅ aufgelegt worden.

Die Bevorzugung der dunkelgrauen Papiere vor den helleren in diesem und den nächstfolgenden Versuchen ist als eine Nachwirkung der vorangegangenen Schwarzdressur aufzufassen.

Tabelle 63.

Versuch am 19. Aug. 1913, 6⁰⁰-⁰⁵, nach 2tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 62.

Anflugseite.

Grau ₅ 5	Grau ₉ 1	Grau ₁₅ 79	Grau ₇ 2
Grau ₁₀ 0	Grau ₁ 0	Grün ₉ 9	Grau ₂ 0
Grau ₁₄ 2	Grau ₈ 0	Grau ₁₂ 1	Grau ₄ 0
Grau ₆ 2	Grau ₁₁ 45	Grau ₃ 2	Grau ₁₃ 4

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₉
Bienenfrequenz	0	0	2	0	5	2	2	0	1	0	45	1	4	2	79	9

Tabelle 64.

Versuch am 20. Aug. 1913, 9⁰⁵–10, nach 3tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 62.

Anflugseite.

Gräu ₉ 2	Gräu ₁₂ 9	Gräu ₁₃ 4	Gräu ₃ 0
Gräu ₂ 0	Gräu ₁₅ 48	Gräu ₇ 1	Gräu ₁₁ 0
Gräu ₁₄ 1	Gräu ₈ 4	Grün ₉ 13	Gräu ₆ 1
Gräu ₅ 0	Gräu ₄ 0	Gräu ₁ 0	Gräu ₁₀ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₉
Bienenfrequenz	0	0	0	0	0	1	1	4	2	0	0	9	4	1	48	13

Tabelle 65.

Versuch am 20. Aug. 1913, 3¹⁵–20, nach 3tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 62.

Anflugseite.

Gräu ₁₁ 8	Gräu ₃ 1	Gräu ₁₃ 19	Gräu ₄ 5
Gräu ₁₂ 36	Grün ₉ 151	Gräu ₇ 11	Gräu ₁₄ 22
Gräu ₂ 0	Gräu ₅ 1	Gräu ₁₀ 3	Gräu ₈ 8
Gräu ₆ 0	Gräu ₁₅ 2	Gräu ₉ 1	Gräu ₁ 3

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₉
Bienenfrequenz	3	0	1	5	1	0	11	8	1	3	8	36	19	22	2	151

Tabelle 66.

Versuch am 21. Aug. 1913, 4¹⁰⁻¹⁵ und 4²⁰⁻²⁵, nach 4tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 62; zwischen der ersten und zweiten Zählung wurden die Bienen auf der Dressurfarbe gefüttert.

Anflugseite.

Grau ₁₄ 0 0	Grau ₁₁ 1 0	Grau ₈ 1 3	Grau ₁ 2 0
Grau ₃ 0 0	Grün ₉ 28 14	Grau ₉ 0 0	Grau ₁₅ 6 3
Grau ₄ 0 1	Grau ₇ 1 0	Grau ₁₀ 0 0	Grau ₅ 2 7
Grau ₆ 2 0	Grau ₁₂ 1 16	Grau ₁₃ 0 0	Grau ₂ 0 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₉
Bienenfrequenz 4 ¹⁰⁻¹⁵	2	0	0	0	2	2	1	1	0	0	1	1	0	0	6	28
„ 4 ²⁰⁻²⁵	0	0	0	1	7	0	0	3	0	0	0	16	0	0	3	14
Summa	2	0	0	1	9	2	1	4	0	0	1	17	0	0	9	42

Tabelle 67.

Versuch am 21. Aug. 1913, 5⁵⁵⁻⁶⁰⁰, nach 4tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 62.

Anflugseite.

Grau ₁ 2	Grau ₁₁ 3	Grau ₁₄ 2	Grau ₃ 1
Grau ₉ 60	Grau ₁₅ 5	Grau ₈ 0	Grün ₉ 5
Grau ₅ 0	Grau ₄ 0	Grau ₇ 0	Grau ₁₀ 49
Grau ₂ 0	Grau ₁₃ 0	Grau ₁₂ 0	Grau ₆ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₉
Bienenfrequenz	2	0	1	0	0	0	0	0	60	49	3	0	0	2	5	5

Tabelle 68.

Versuch am 22. Aug. 1913, 9²⁰⁻²⁵, nach 5tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 62.

Anflugseite.

Grau ₁₄ 10	Grau ₁ 1	Grau ₁₂ 17	Grau ₁₀ 2
Grau ₁₁ 3	Grün ₉ 212	Grau ₇ 0	Grau ₃ 1
Grau ₆ 1	Grau ₃ 2	Grau ₂ 0	Grau ₁₃ 0
Grau ₁₅ 9	Grau ₉ 2	Grau ₄ 0	Grau ₅ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₉
Bienenfrequenz	1	0	2	0	0	1	0	1	2	2	3	17	0	10	9	212

Dressur auf Grün No. 10.

Erstmalig dressierte Bienen.

Versuch am 29. Juli 1913, 4¹⁵⁻²⁰, nach 2tägiger Dressur. — Ein reines Grün No. 10 in der aus 15 Nummern bestehenden Grauserie.

Es setzt sich während der ganzen Dauer des Versuches auf keines der Papiere eine Biene. Die Tiere schwärmen ziellos über dem Versuchstische umher.

Versuch am 30. Juli 1913, 5³⁰⁻³⁵, nach 3tägiger Dressur. — Anordnung wie oben.

Während der 5 Minuten setzen sich nur 7 Bienen, und zwar auf 6 verschiedene Nummern der Grauserie (auf eine derselben zwei, auf die übrigen je eine Biene). Kein Tier setzt sich auf die Dressurfarbe.

Tabelle 69.

Versuch am 1. Aug. 1913, 3⁴⁵⁻⁵⁰, nach 5tägiger Dressur. — Ein Grün₁₀ in der aus 15 Nummern bestehenden Grauserie.

Anflugseite.

Grau ₇ 2	Grau ₉ 0	Grau ₁₄ 0	Grau ₃ 1
Grau ₁₁ 0	Grau ₆ 0	Grau ₁₂ 0	Grau ₁₅ 2
Grau ₅ 2	Grau ₄ 13	Grau ₁₀ 93	Grau ₁ 2
Grau ₁₃ 0	Grau ₂ 1	Grün ₁₀ 0	Grau ₈ 1

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₁₀
Bienenfrequenz	2	1	1	13	2	0	2	1	0	93	0	0	0	0	2	0

Tabelle 70.

Versuch am 1. Aug. 1913, 5¹⁵⁻²⁰, nach 5tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 69.

Anflugseite.

Grau ₄ 0	Grau ₁₀ 0	Grau ₁ 0	Grau ₁₃ 1
Grau ₅ 0	Grau ₁₅ 0	Grün ₁₀ 1	Grau ₁₁ 1
Grau ₇ 0	Grau ₉ 0	Grau ₁₄ 0	Grau ₃ 0
Grau ₂ 1	Grau ₈ 1	Grau ₁₂ 4	Grau ₆ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₁₀
Bienenfrequenz	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	4	1	0	0	1

Tabelle 71.

Versuch am 2. Aug. 1913, 9³⁰⁻⁴⁰, nach 6tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 69.

Anflugseite.

Grau ₆ 1 2	Grau ₁₂ 0 3	Grau ₈ 78 15	Grau ₂ 1 1
Grau ₃ 0 3	Grau ₁₄ 2 9	Grau ₉ 1 0	Grau ₇ 14 17
Grau ₁₁ 0 10	Grau ₁₅ 135 37	Grau ₅ 1 10	Grau ₁₃ 3 1
Grau ₁ 0 1	Grün ₁₀ 8 92	Grau ₁₀ 1 8	Grau ₄ 2 3

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₁₀
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	1	0	2	1	1	14	78	1	1	0	0	3	2	135	8
zweiten 5 „	1	1	3	3	10	2	17	15	0	8	10	3	1	9	37	92
Summa	1	2	3	5	11	3	31	93	1	9	10	3	4	11	172	100

Dressur auf Blaugrün No. 11.

Die Bienen waren vorher auf Rot No. 2 dressiert.

Tabelle 72.

Versuch am 22. Aug. 1913, 11²⁰⁻²⁵, nach 1tägiger Dressur. —
Ein Blau No. 11 in der aus 15 Nummern bestehenden Grauserie.

Anflugseite.

Grau ₁₅ 5	Grau ₉ 0	Grau ₆ 1	Grau ₃ 0
Grau ₇ 3	Blau ₁₁ 3	Grau ₁₁ 8	Grau ₁₀ 1
Grau ₁₂ 2	Grau ₁₄ 5	Grau ₁ 0	Grau ₈ 3
Grau ₂ 1	Grau ₁₃ 0	Grau ₄ 0	Grau ₅ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₁
Bienenfrequenz	0	1	0	0	0	1	3	3	0	1	8	2	0	5	5	3

Tabelle 73.

Versuch am 24. Aug. 1913, 9²⁰⁻²⁶, nach 3tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 72.

Anflugseite.

Grau ₁ 15	Grau ₁₂ 1	Grau ₂ 2	Grau ₁₄ 2
Grau ₇ 1	Grau ₁₃ 5	Grau ₉ 1	Grau ₁₁ 0
Grau ₅ 3	Blau ₁₁ 181	Grau ₁₀ 0	Grau ₄ 0
Grau ₈ 1	Grau ₃ 0	Grau ₁₅ 1	Grau ₆ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau₁₁
Bienenfrequenz	15	2	0	0	3	0	1	1	1	0	0	1	5	2	1	181

In den ersten 2 Minuten flogen die Bienen ganz ziellos umher; dann entwickelte sich auf dem Grau₁ ein kleiner, sich rasch wieder auflösender Bienenklumpen, hierauf auf dem Blaugrün ein großer.

Tabelle 74.

Versuch am 24. Aug. 1913, 9³⁰⁻⁴⁰, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 72.

Anflugseite.

Grau ₁ 0 53	Grau ₁₂ 0 3	Grau ₂ 0 0	Grau ₁₄ 0 4
Grau ₇ 0 16	Grau ₁₃ 0 6	Blau₁₁ 0 3	Grau ₁₁ 0 0
Grau ₅ 2 1	Grau ₉ 0 0	Grau ₁₀ 0 0	Grau ₄ 0 3
Grau ₈ 0 2	Grau ₃ 0 0	Grau ₁₅ 0 0	Grau ₆ 1 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau₁₁
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
zweiten 5 „	53	0	0	3	1	0	16	2	0	0	0	3	6	4	0	3
Summa	53	0	0	3	3	1	16	2	0	0	0	3	6	4	0	3

Tabelle 75.

Versuch am 27. Aug. 1913, nach 6tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 72.

Grau ₇ 1	Grau ₁₄ 12	Grau ₈ 82	Grau ₁₅ 16
Grau ₉ 4	Grau ₁₀ 2	Blau ₁₁ 2	Grau ₈ 3
Grau ₁₁ 18	Grau ₃ 4	Grau ₁₃ 6	Grau ₄ 5
Grau ₂ 1	Grau ₁₂ 7	Grau ₁ 1	Grau ₅ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₁
Bienenfrequenz in 5 Min.	1	1	4	5	0	82	1	3	4	2	18	7	6	12	16	2

Tabelle 76.

Versuch am 27. Aug. 1913, nach 6tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 72.

Grau ₇ 2	Grau ₁₄ 68	Grau ₈ 322	Grau ₁₅ 5
Grau ₉ 0	Grau ₁₀ 0	Grau ₁ 0	Grau ₈ 1
Grau ₁₁ 13	Grau ₃ 10	Grau ₁₃ 6	Grau ₄ 0
Grau ₂ 1	Grau ₁₂ 4	Blau ₁₁ 8	Grau ₅ 6

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₁
Bienenfrequenz in 5 Min.	0	1	10	0	6	322	2	1	0	0	13	4	6	68	5	8

10*

Tabelle 77.

Versuch am 28. Aug. 1913, nach 7tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 72.

Grau ₀ 0	Grau ₁₂ 2	Grau ₁₁ 0	Grau ₃ 0
Grau ₄ 1	Grau ₁₃ 1	Grau ₅ 2	Blau ₁₁ 6
Grau ₉ 158	Grau ₁₀ 6	Grau ₁ 9	Grau ₈ 3
Grau ₁₄ 1	Grau ₇ 6	Grau ₆ 215	Grau ₁₅ 7

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₁
Bienenfrequenz in 5 Min.	9	0	0	1	2	215	6	3	158	6	0	2	1	1	7	6

Tabelle 78.

Versuch am 31. Aug. 1913, 10¹⁵⁻²⁰, nach 10tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 72.

Anflugseite.

Grau ₇ 0	Grau ₁ 0	Grau ₈ 40	Grau ₆ 0
Blau ₁₁ 89	Grau ₉ 0	Grau ₁₀ 2	Grau ₁₄ 0
Grau ₃ 7	Grau ₁₃ 5	Grau ₄ 2	Grau ₅ 2
Grau ₁₅ 7	Grau ₂ 3	Grau ₁₂ 0	Grau ₁₁ 5

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau₁₁
Bienenfrequenz	0	3	7	2	2	0	0	40	0	2	5	0	5	0	7	89

Die Bienen schwärmten ziellos über dem Tische herum, erst nach ca. 3 Minuten entstand der Klumpen auf dem Blau₁₁.

Tabelle 79.

Versuch am 31. Aug. 1913, 10²⁵⁻³⁰, nach 10tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 72.

Anflugseite.

Grau ₇ 2	Grau ₁ 2	Grau ₈ 2	Grau ₆ 28
Grau ₄ 60	Grau ₉ 0	Grau ₁₀ 0	Grau ₁₄ 0
Grau ₃ 4	Grau ₁₃ 3	Blau₁₁ 12	Grau ₅ 0
Grau ₁₅ 16	Grau ₂ 1	Grau ₁₂ 1	Grau ₁₁ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau₁₁
Bienenfrequenz	2	1	4	60	0	28	2	2	0	0	0	1	3	0	16	12

Tabelle 80.

Versuch am 31. Aug. 1913, 12²⁰⁻²⁵, nach 10tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 72.

Anflugseite.

Grau ₈ 1	Grau ₁₀ 0	Grau ₄ 1	Grau ₁₅ 1
Grau ₁₃ 1	Grau ₆ 1	Grau ₁₂ 0	Grau ₁ 2
Grau ₇ 4	Grau ₂ 0	Blau₁₁ 0	Grau ₁₄ 1
Grau ₁₁ 40	Grau ₉ 4	Grau ₃ 0	Grau ₅ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau₁₁
Bienenfrequenz	2	0	0	1	0	1	4	1	4	0	40	0	1	1	1	0

Dressur auf Blau No. 12.

Die Bienen waren vorher auf Gelb No. 5 dressiert.

Die Dressur auf Blau No. 12 wird mit den auf S. 25 beschriebenen und abgebildeten Glasröhrchen vorgenommen. Alle bei diesen Versuchen verwendeten grauen und farbigen Papiere sind also in Glasröhrchen eingeschmolzen.

Vgl. hierzu die auf S. 26—27 mitgeteilten Versuche.

Verwechslungsversuche.

Tabelle 81.

Versuch am 6. Aug. 1913, 9⁴⁵—5⁰, nach 5tägiger Dressur. — Die Röhrchen sind an einem aufrecht stehenden Brette angeordnet, wie es die Figg. 6 u. 7 auf Taf. 2 zeigen. Es wird das Dressurbrett entfernt und ein anderes, gleichartiges, reines Brett, an welchem die 16 Röhrchen der ganzen Farbserie angebracht sind, an seine Stelle gesetzt.

Grün ₉	Rot ₁	Grün ₈	Blau ₁₃	Rot ₂	Gelb ₆	Blau ₁₄	Grün ₇
2	1	0	145	5	1	24	3
Blau₁₂	Rot ₃	Blau ₁₁	Gelb ₄	Gelb ₅	Purpur ₁₅	Purpur ₁₆	Grün ₁₀
121	0	0	6	8	47	0	0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	1	5	0	6	8	1	3	0	2	0	0	121	145	24	47	0

Tabelle 82.

Versuch am 6. Aug. 1913, 2³⁰⁻³⁵, nach 5tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 81.

Rot ₃	Blau ₁₂	Blau ₁₁	Grün ₈	Purpur ₁₅	Gelb ₆	Purpur ₁₆	Grün ₇
16	91	1	0	31	1	0	0
Rot ₁	Grün ₉	Blau ₁₄	Gelb ₄	Rot ₂	Gelb ₅	Blau ₁₃	Grün ₁₀
6	3	63	0	1	1	106	0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	6	1	16	0	1	1	0	0	3	0	1	91	106	63	31	0

Tabelle 83.

Versuch am 7. August 1913, 8¹⁵⁻²⁰, nach 6tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 81.

Blau ₁₄	Purpur ₁₆	Blau ₁₁	Blau ₁₃	Grün ₈	Gelb ₆	Grün ₁₀	Grün ₇
40	6	0	120	2	3	1	1
Rot ₁	Grün ₉	Rot ₃	Gelb ₄	Rot ₂	Blau ₁₂	Gelb ₅	Purpur ₁₅
3	2	0	2	2	53	0	20

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	3	2	0	2	0	3	1	2	2	1	0	53	120	40	20	6

Tabelle 84.

Versuch am 7. Aug. 1913, 8³⁰⁻⁴⁰, nach 6tägiger Dressur. — Nun legte ich diesen auf das blaue Glasröhrchen dressierten Bienen ein nicht mit Glas bedecktes blaues Papier in der aus 15 Nummern bestehenden Grauserie vor, um zu sehen, ob sie auch unter diesen veränderten Bedingungen, trotz der abweichenden Form, Größe und Anordnung der Papiere die Dressurfarbe aufsuchen würden. Dies war der Fall:

Anflugseite.

Grau ₂ 1 0	Grau ₁₅ 0 2	Grau ₉ 1 0	Grau ₁₂ 2 2
Grau ₈ 0 0	Grau ₃ 0 0	Blau ₁₂ 88 9	Grau ₁₁ 0 1
Grau ₁₄ 0 0	Grau ₁₀ 0 0	Grau ₁₃ 0 5	Grau ₄ 0 1
Grau ₆ 0 0	Grau ₅ 0 0	Grau ₁ 0 0	Grau ₇ 0 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₂
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	88
zweiten 5 „	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	5	0	2	9
Summa	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	4	5	0	2	97

Von jetzt ab wurden die Bienen auf dem unbedeckten blauen Papier weiter gefüttert und später noch einige Verwechslungsversuche mit unbedeckten Papieren angestellt:

Tabelle 85.

Versuch am 8. Aug. 1913, 12¹⁵⁻²⁰, nach 7tägiger Dressur (die Röhrhendressur mitgerechnet). — Es wird die Farbenserie aufgelegt.

Anflugseite.

Purpur ₁₆ 25	Gelb ₆ 0	Blau ₁₃ 25	Rot ₁ 0
Grün ₉ 1	Rot ₃ 0	Grün ₈ 1	Rot ₂ 1
Purpur ₁₅ 12	Grün ₇ 0	Grün ₁₀ 3	Blau ₁₄ 22
Gelb ₄ 0	Blau ₁₂ 2	Gelb ₅ 0	Blau ₁₁ 1

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	1	0	0	0	0	0	1	1	3	1	2	25	22	12	25

Tabelle 86.

Versuch am 8. Aug. 1913, 2⁴⁵⁻⁵⁰, nach 7tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 85.

Anflugseite.

Gelb ₄ 0	Blau ₁₃ 3	Gelb ₅ 0	Purpur ₁₆ 10
Purpur ₁₅ 49	Grün ₁₀ 1	Rot ₃ 0	Grün ₈ 1
Rot ₁ 0	Blau ₁₁ 0	Grün ₉ 0	Blau ₁₄ 4
Grün ₇ 1	Blau ₁₂ 0	Rot ₂ 0	Gelb ₆ 1

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	3	4	49	10

Tabelle 87.

Versuch am 9. Aug. 1913, 9³⁵⁻⁴⁰, nach 8tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 85.

Anflugseite.

Purpur ₁₆ 2	Grün ₇ 1	Gelb ₄ 4	Purpur ₁₅ 52
Blau ₁₁ 0	Blau ₁₂ 9	Rot ₃ 3	Grün ₈ 1
Blau ₁₄ 2	Grün ₉ 0	Grün ₁₀ 1	Blau ₁₃ 60
Gelb ₆ 0	Rot ₂ 0	Gelb ₅ 1	Rot ₁ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	3	4	1	0	1	1	0	1	0	9	60	2	52	2

Dressur auf Blau No. 13.

Vgl. die auf S. 14—16 geschilderten Versuche, ferner S. 23 ff.
Die Bienen waren vorher auf Gelb No. 4 dressiert.

Verwechslungsversuche.

Tabelle 88.

Versuch am 7. Aug. 1912, nach 5tägiger Dressur. — Der „Dressurtisch“ wird entfernt und der „Versuchstisch“ an seine Stelle

gesetzt, auf welchem die aus 30 Nummern bestehende Grauserie und die Farbenserie derart befestigt sind, daß sich zwischen je zwei farbigen Papieren zwei graue befinden. Zur Ergänzung der Anordnung auf ein Rechteck ist ein mittelgraues Papier (No. 15) dreifach aufgelegt.

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den																
ersten 5 Min.	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	5	8	126	43	10
zweiten 5 "	0	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	3	28	32	95	11
dritten 5 "	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	2	6	48	89	3
Summa	0	0	0	5	0	0	6	0	0	1	0	10	42	206	227	24

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	15b	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
Bienenfrequenz in den																																	
ersten 5 Min.	0	0	2	1	1	2	0	0	4	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0
zweiten 5 "	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0
dritten 5 "	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Summa	3	0	2	1	2	5	0	0	4	0	0	2	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	7	1	0	3	0	0	0	0	0	0

Tabelle 89.

Versuch am 7. Aug. 1912, nach 5tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 88.

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in 15 Min.	1	1	0	2	5	1	9	0	0	0	0	14	118	34	69	24

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	15b	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Bienenfrequenz in 15 Min.	0	0	0	0	1	3	4	2	1	1	0	1	2	2	0	0	0	0	1	3	0	0	0	2	2	0	0	3	0	0	0	2

Tabelle 90.

Versuch am 8. Aug. 1912, nach 6tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 88. Es sind relativ wenig Bienen anwesend.

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau			Purpur		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	0	0	0	1	0	3	0	0	1	0	0	1	1	36	8
zweiten 5 "	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	33	0
dritten 5 "	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
Summa	0	0	0	3	1	1	4	0	0	1	0	1	2	2	70	9

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	15b	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
zweiten 5 "	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
dritten 5 "	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Summa	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0

Tabelle 91.

Versuch am 9. Aug. 1912, 11²⁰⁻³⁵, nach 7tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 88.

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau			Purpur		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	0	0	2	0	1	1	0	0	0	1	2	0	1	5	1
zweiten 5 "	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	3	10	0	15	0
dritten 5 "	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	4	8	34	7	
Summa	0	0	0	6	0	1	1	0	0	1	1	9	14	9	54	8

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	15b	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Bienenfrequenz in den ersten 5 Min.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
zweiten 5 "	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
dritten 5 "	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
Summa	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0

Im Sommer 1913 wurden diese Versuche nochmals aufgenommen.
Die Bienen waren vorher auf Grasgrün dressiert.

Tabelle 92.

Versuch am 8. Aug. 1913, 11⁴⁵⁻⁵⁰, nach 3tägiger Dressur. — Es wird die Farbenseerie aufgelegt.

Anflugseite.

Rot ₁ 0	Rot ₂ 0	Blau _{1,4} 4	Blau _{1,1} 1
Blau _{1,3} 10	Grün ₈ 0	Grün _{1,0} 0	Gelb ₅ 1
Gelb ₆ 3	Rot ₃ 2	Grün ₇ 0	Blau _{1,2} 1
Purpur _{1,6} 217	Grün ₉ 0	Purpur _{1,5} 105	Gelb ₄ 1

No. der Farbenseerie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	2	1	1	3	0	0	0	0	1	1	10	4	105	217

Tabelle 93.

Versuch am 8. Aug. 1913, 2³⁰⁻³⁵, nach 3tägiger Dressur. — Es wird die Farbenseerie aufgelegt.

Anflugseite.

Gelb ₄ 0	Blau _{1,3} 0	Gelb ₅ 1	Purpur _{1,6} 0
Purpur _{1,5} 386	Grün _{1,0} 0	Rot ₃ 0	Grün ₈ 0
Rot ₁ 1	Blau _{1,1} 0	Grün ₉ 2	Blau _{1,4} 0
Grün ₇ 0	Blau _{1,2} 15	Rot ₂ 0	Gelb ₆ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	15	0	0	386	0

Tabelle 94.

Versuch am 9. Aug. 1913, 9⁵⁵—10⁰⁰, nach 4tägiger Dressur. — Es wird die Farbenserie aufgelegt.

Anflugseite.

Purpur ₁₆ 2	Grün ₇ 0	Gelb ₄ 3	Purpur ₁₅ 139
Blau ₁₁ 0	Blau ₁₂ 1	Rot ₃ 0	Grün ₈ 0
Blau ₁₄ 0	Grün ₉ 0	Grün ₁₀ 0	Blau₁₃ 5
Gelb ₆ 0	Rot ₂ 0	Gelb ₅ 0	Rot ₁ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	139	2

Versuch am 11. Aug. 1913, nach 6tägiger Dressur. — Mit diesen auf Blau₁₃ dressierten Bienen wurde nun folgender Versuch unternommen. Die Dressurfarbe wurde aus der Grauserie entfernt und stattdessen ein reines, mit einem leeren, reinem Uhrschildchen beschicktes Gelb₅ in der Grauserie aufgelegt; die Bienen beachten das gelbe Papier nicht, sondern fliegen ziellos über dem Tische herum. Nun wird statt des Gelb₅ ein Blau₁₂ aufgelegt; sofort stürzt sich eine große Anzahl Bienen auf das blaue Papier. Nun wird stattdessen ein Grün₁₀ aufgelegt; die Bienen beachten es nicht, sondern schwärmen ziellos herum. Es wird ein Blau₁₁ auf-

gelegt; das gleiche Resultat wie bei Grün₁₀. Nun wird wieder ein Blau₁₂ aufgelegt; sofort setzen sich zahlreiche Bienen darauf. Der Versuch wird am folgenden Tage in größerer Ausdehnung und als Zählversuch wiederholt:

Versuch am 12. Aug. 1913, nach 7tägiger Dressur. — Es wird den auf Blau₁₃ dressierten Bienen eine reine Grauserie und ein reines farbiges Blatt vorgelegt. Die Anordnung der Papiere bleibt in dieser Versuchsreihe stets dieselbe, und zwar die folgende:

Anflugseite.

Grau ₁₅	Grau ₅	Grau ₁₂	Grau ₁₄
Grau ₄	Grau ₂	Grau ₆	Grau ₈
Grau ₁	Grau ₉	Grau ₇	Grau ₁₃
Grau ₃	Grau ₁₀	Farbe	Grau ₁₁

Zwischen je zwei Versuchen wurden die Bienen an der Anflugseite des Tisches vom Dressurblau gefüttert.

Tabelle 95.

9⁵⁵—10⁰⁰; ein Gelb No. 4 in der Grauserie.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Gelb ₄
Bienenfrequenz	1	6	2	2	2	1	6	2	1	1	1	3	1	3	270	6

Tabelle 96.

10⁰⁷—12; ein Blau No. 12 in der Grauserie.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₂
Bienenfrequenz	2	1	0	6	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0	3	503

Tabelle 97.

10¹⁷⁻²²; ein Grün No. 10 in der Grauserie.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₁₀
Bienenfrequenz	151	1	0	2	2	2	1	4	3	2	1	0	1	0	3	185

Die Bienen setzten sich zunächst nicht; dann entstand ein Klumpen auf dem Grau₁, später auf dem Grün₁₀, offenbar zufällig, wie aus dem zunächst ziellosen Umherfliegen der Bienen und dem gänzlich anderen Resultat bei Wiederholung des Versuches (s. Tabelle 101) hervorgeht.

Tabelle 98.

10²⁷⁻³²; ein Purpurrot No. 16 in der Grauserie.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Purpur ₁₆
Bienenfrequenz	3	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	480

Tabelle 99.

10³⁷⁻⁴²; ein Blaugrün No. 11 in der Grauserie.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₁
Bienenfrequenz	1	2	6	1	14	18	11	1	1	0	0	21	3	0	0	10

Tabelle 100.

10⁵⁰⁻⁵⁵; ein Purpurrot No. 15 in der Grauserie.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Purpur ₁₅
Bienenfrequenz	1	0	0	3	0	3	4	1	2	0	0	0	1	0	0	497

Tabelle 101.

11⁰⁰⁻⁰⁵; ein Grün No. 10 in der Grauserie.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₁₀
Bienenfrequenz	2	3	310	0	2	3	2	1	0	1	1	0	7	8	0	1

Tabelle 102.

11¹⁰⁻¹⁵; ein Blau No. 14 in der Grauserie.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₄
Bienenfrequenz	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	425

Tabelle 103.

11²⁴⁻²⁹; ein Gelbgrün No. 7 in der Grauserie.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Grün ₇
Bienenfrequenz	0	3	5	0	3	2	197	2	0	2	1	1	4	8	0	2

Tabelle 104.

11³⁵⁻⁴⁰; ein Blau No. 13 in der Grauserie.

No. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₃
Bienenfrequenz	0	0	0	0	0	1	4	0	1	1	2	0	0	0	0	603

Im September 1913 wurden die Bienen ein drittes mal auf Blau No. 13 dressiert; sie waren vorher auf Blau No. 14 dressiert. Es wurde mit ihnen eine weitere Reihe von Verwechslungsversuchen vorgenommen, bei welchen die Farbserie mit einer großen Glasplatte zugedeckt wurde.

Tabelle 105.

Versuch am 12. Sept. 1913, 3⁵²⁻⁵⁷, am ersten Tage der Dressur (die vorangegangene Dressur auf Blau₁₄ nicht mitgerechnet). — Es wird die Farbserie aufgelegt, mit einer Glasplatte bedeckt, und auf die Glasplatte werden die reinen, leeren Uhrsälchen gesetzt.

Anflugseite.

Grün ₁₀ 0	Blau ₁₄ 0	Blau ₁₂ 78	Rot ₂ 0
Purpur ₁₅ 27	Rot ₁ 0	Gelb ₅ 2	Blau ₁₃ 66
Blau ₁₁ 2	Grün ₇ 1	Grün ₈ 0	Gelb ₄ 0
Grün ₉ 0	Purpur ₁₆ 4	Gelb ₆ 0	Rot ₃ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	2	78	66	0	27	4

Es braucht wohl nicht betont zu werden, daß die Glasplatte zwischen je zwei Versuchen gereinigt wurde.

Tabelle 106.

Versuch am 12. Sept. 1913, 4⁰⁸⁻⁰⁸, wie bei Tab. 105.

Anflugseite.

Grün ₁₀ 0	Blau ₁₄ 1	Blau ₁₂ 89	Rot ₂ 0
Blau ₁₃ 2	Rot ₁ 1	Gelb ₅ 0	Purpur ₁₅ 82
Blau ₁₁ 0	Grün ₇ 0	Grün ₈ 0	Gelb ₄ 0
Grün ₉ 0	Purpur ₁₆ 0	Gelb ₆ 0	Rot ₃ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	89	2	1	82	0

Tabelle 107.

Versuch am 13. Sept. 1913, 10⁰⁹⁻¹⁴, nach 1tägiger Dressur, wie bei Tab. 105.

Anflugseite.

Blau ₁₃ 7	Grün ₇ 0	Grün ₉ 2	Purpur ₁₅ 53
Grün ₁₀ 1	Rot ₁ 1	Rot ₂ 0	Gelb ₆ 1
Blau ₁₄ 5	Gelb ₅ 1	Blau ₁₂ 12	Grün ₈ 1
Purpur ₁₆ 0	Blau ₁₁ 1	Rot ₃ 1	Gelb ₄ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	1	0	1	0	1	1	0	1	2	1	1	12	7	5	53	0

Tabelle 108.

Versuch am 13. Sept. 1913, 10¹⁸⁻²³, nach 1tägiger Dressur, wie bei Tab. 105.

Anflugseite.

Purpur ₁₅ 38	Grün ₇ 0	Grün ₉ 0	Blau ₁₃ 145
Grün ₁₀ 3	Rot ₁ 0	Rot ₂ 0	Gelb ₆ 0
Blau ₁₄ 15	Gelb ₅ 1	Blau ₁₂ 6	Grün ₈ 0
Purpur ₁₆ 0	Blau ₁₁ 0	Rot ₃ 0	Gelb ₄ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau			Purpur		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	6	145	15	38	0

Tabelle 109.

Versuch am 13. Sept. 1913, 10³⁰⁻³⁵, nach 1tägiger Dressur, wie bei Tab. 105.

Anflugseite.

Blau ₁₂ 186	Grün ₇ 1	Grün ₈ 4	Rot ₁ 0
Grün ₁₀ 0	Purpur ₁₅ 19	Rot ₂ 0	Gelb ₆ 0
Blau ₁₄ 5	Gelb ₅ 0	Grün ₉ 0	Blau ₁₃ 4
Purpur ₁₆ 1	Blau ₁₁ 0	Rot ₃ 0	Gelb ₄ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	0	186	4	5	19	1

Tabelle 110.

Versuch am 13. Sept. 1913, 10⁴⁰⁻⁴⁵, nach 1tägiger Dressur, wie bei Tab. 105.

Anflugseite.

Rot ₃ 3	Grün ₇ 0	Grün ₈ 1	Rot ₁ 1
Blau ₁₄ 4	Gelb ₅ 0	Rot ₂ 1	Gelb ₆ 0
Grün ₁₀ 0	Purpur ₁₅ 2	Blau ₁₃ 39	Grün ₉ 0
Purpur ₁₆ 0	Grün ₁₁ 0	Gelb ₄ 0	Blau ₁₂ 2

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	1	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	2	39	4	2	0

Dressur auf Blau No. 14.

Die Bienen waren vorher auf Rot No. 3 dressiert.

Tabelle 111.

Versuch am 7. Sept. 1913, 9⁵⁰⁻⁵⁵, nach 3tägiger Dressur. — Ein reines Blau₁₄ in der aus 15 Nummern bestehenden Grauserie.

Anflugseite.

Grau ₁₂ 0	Grau ₇ 0	Grau ₁₄ 0	Grau ₆ 1
Grau ₁₀ 1	Grau ₁₅ 0	Grau ₄ 0	Grau ₉ 1
Grau ₈ 0	Blau ₁₄ 99	Grau ₃ 1	Grau ₁ 0
Grau ₁₃ 0	Grau ₅ 0	Grau ₂ 0	Grau ₁₁ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₄
Bienenfrequenz	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	99

Tabelle 112.

Versuch am 7. Sept. 1913, 10⁰⁰⁻⁰⁵, nach 3tägiger Dressur. —
Wie bei Tab. 111.

Anflugseite.

Grau ₆ 0	Grau ₁₄ 0	Grau ₉ 0	Grau ₄ 0
Grau ₁ 0	Grau ₂ 0	Grau ₁₃ 0	Grau ₅ 0
Grau ₁₁ 1	Grau ₃ 0	Grau ₈ 1	Grau ₁₀ 0
Grau ₁₅ 0	Grau ₁₂ 0	Blau ₁₄ 220	Grau ₇ 0

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Blau ₁₄
Bienenfrequenz	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	220

Verwechslungsversuche.

Für die Verwechslungsversuche war es am 3. Tage der Dressur insofern noch zu früh, als nach meinen sonstigen Erfahrungen (vgl. S. 74, 75) noch eine Nachwirkung der vorangegangenen Dressur auf das Orangerot No. 3 zu erwarten war. Dies findet man in den Tabellen bestätigt; die „warmen“ Farben wurden noch relativ stark besucht. Ich wollte die Versuche nicht länger hinausschieben, da ich noch andere Experimente mit den Bienen vorhatte. Daß diese von den blauen und purpurroten Papieren am stärksten angezogen wurden, geht trotz des erwähnten Umstandes aus den Tabellen deutlich hervor.

Tabelle 113.

Versuch am 7. Sept. 1913, 10¹⁵⁻²⁰, nach 3tägiger Dressur. — Es wird die Farbenserie aufgelegt.

Anflugseite.

Gelb ₄ 0	Grün ₁₀ 0	Purpur ₁₆ 4	Gelb ₆ 0
Grün ₈ 1	Blau ₁₂ 104	Grün ₉ 3	Rot ₁ 1
Blau ₁₄ 9	Rot ₃ 2	Rot ₂ 1	Purpur ₁₅ 47
Grün ₇ 1	Blau ₁₁ 0	Blau ₁₃ 2	Gelb ₅ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	1	1	2	0	0	0	1	1	3	0	0	104	2	9	47	4

Tabelle 114.

Versuch am 7. Sept. 1913, 10²⁵⁻³⁰, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 113.

Anfugeseite.

Grün ₁₀ 0	Gelb ₄ 5	Gelb ₆ 3	Purpur ₁₆ 0
Blau ₁₃ 6	Grün ₈ 0	Purpur ₁₅ 248	Rot ₁ 1
Grün ₇ 0	Blau ₁₄ 3	Rot ₂ 1	Gelb ₅ 0
Rot ₃ 8	Blau ₁₁ 1	Blau ₁₂ 1	Grün ₉ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	1	1	8	5	0	3	0	0	0	0	1	1	6	3	248	0

Tabelle 115.

Versuch am 7. Sept. 1913, 3⁴⁰⁻⁴⁵, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 113.

Anfugeseite.

Purpur ₁₆ 8	Gelb ₆ 1	Grün ₁₀ 2	Gelb ₄ 11
Rot ₁ 1	Blau ₁₄ 11	Grün ₈ 1	Blau ₁₃ 15
Blau ₁₂ 8	Gelb ₅ 2	Purpur ₁₅ 232	Grün ₉ 3
Rot ₂ 1	Blau ₁₁ 1	Grün ₇ 3	Rot ₃ 9

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	1	1	9	11	2	1	3	1	3	2	1	8	15	11	232	8

Tabelle 116.

Versuch am 7. Sept. 1913, 3⁵⁰⁻⁵⁵, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 113.

Anflugseite.

Gelb ₄ 1	Blau ₁₄ 4	Grün ₁₀ 1	Purpur ₁₆ 0
Rot ₁ 0	Gelb ₆ 2	Blau ₁₃ 0	Grün ₇ 0
Gelb ₅ 0	Blau ₁₂ 115	Rot ₂ 3	Grün ₉ 1
Purpur ₁₅ 69	Rot ₃ 4	Grün ₈ 1	Blau ₁₁ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	3	4	1	0	2	0	1	1	1	0	115	0	4	69	0

Tabelle 117.

Versuch am 7. Sept. 1913, 4⁰⁰⁻⁰⁵, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 113.

Anflugseite.

Gelb ₄ 109	Purpur ₁₆ 0	Grün ₁₀ 2	Purpur ₁₅ 73
Blau ₁₃ 95	Gelb ₆ 5	Rot ₁ 0	Grün ₇ 1
Gelb ₅ 2	Blau ₁₂ 11	Rot ₂ 5	Blau ₁₄ 3
Grün ₉ 0	Rot ₃ 2	Grün ₈ 0	Blau ₁₁ 0

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	5	2	109	2	5	1	0	0	2	0	11	95	3	73	0

Tabelle 118.

Versuch am 7. Sept. 1913, 4⁵⁰⁻⁵⁵, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 113.

Anflugseite.

Blau ₁₁ 0	Grün ₈ 0	Rot ₂ 0	Grün ₇ 0
Purpur ₁₅ 35	Rot ₁ 0	Blau ₁₄ 0	Grün ₁₀ 0
Grün ₉ 1	Rot ₃ 0	Gelb ₅ 1	Blau ₁₃ 1
Blau ₁₂ 0	Gelb ₆ 0	Purpur ₁₆ 1	Gelb ₄ 13

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	0	0	0	13	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	35	1

Tabelle 119.

Versuch am 7. Sept. 1913, 5⁰⁰⁻⁰⁵, nach 3tägiger Dressur. — Wie bei Tab. 113.

Anflugseite.

Blau ₁₃ 2	Grün ₈ 0	Rot ₂ 2	Blau ₁₂ 0
Gelb ₅ 1	Rot ₁ 3	Blau ₁₄ 9	Grün ₁₀ 0
Purpur ₁₅ 229	Rot ₃ 3	Grün ₉ 1	Purpur ₁₆ 6
Blau ₁₁ 4	Gelb ₆ 0	Grün ₇ 0	Gelb ₄ 10

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz	3	2	3	10	1	0	0	0	1	0	4	0	2	9	229	6

Dressur auf Purpurrot No. 15.

Die Bienen waren vorher auf ein mittleres Grau dressiert.

Tabelle 120.

Versuch am 26. August 1912, 9⁴⁵—10⁰⁰, nach 2tägiger Dressur. — Es wird ein reines Purpurrot No. 15 in der aus 30 Nummern bestehenden Grauserie aufgelegt. Um die Anordnung der Papiere auf ein Rechteck zu ergänzen, ist ein mittleres Grau (No. 15) doppelt aufgelegt.

o. d. Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Purpur ₁₅
Bienenfrequenz in den																																
ersten 5 Min.	3	0	2	1	0	1	1	1	4	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	0	3	0	0	1	0	332
zweiten 5 "	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	1	0	3	0	1	0	1	0	0	1	2	0	2	1	3	1	0	4	0	278
dritten 5 "	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	2	0	1	0	0	91
Summa	3	0	2	1	2	5	2	1	4	0	0	3	1	0	4	0	1	1	2	3	1	1	5	0	2	1	8	1	1	5	0	701

Verwechslungsversuche.

Tabelle 121.

Versuch am 26. Aug. 1912, 10⁴⁵—11⁰⁰, nach 2tägiger Dressur. — Es wird den Bienen die Farbenserie und die aus 30 Nummern bestehende Grauserie vorgelegt, derart, daß sich zwischen je zwei farbigen Papieren zwei graue befinden. Um die Anordnung der Papiere auf ein Rechteck zu ergänzen, ist ein graues Papier (No. 15) dreifach aufgelegt.

No. der Farbenserie	Rot			Gelb			Grün				Blau				Purpur	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Bienenfrequenz in den																
ersten 5 Min.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	9	3	12	285
zweiten 5 „	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	6	102
dritten 5 „	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	3	63
Summa	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	12	6	21	450

No. der Grauserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	15b	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	
Bienenfrequenz in den																																
ersten 5 Min.	1	1	0	0	0	0	0	1	4	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0
zweiten 5 „	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
dritten 5 „	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	
Summa	1	1	0	0	0	0	1	6	0	0	2	0	2	2	1	0	0	1	2	3	0	0	0	1	1	3	0	0	1	0	1	0

Tabelle 122.

Dann wurde diesen Bienen ein Purpurrot No. 15 und ein Purpurrot No. 16 in der Grauserie vorgelegt und es wurde nur die Frequenz dieser beiden Papiere miteinander verglichen. In 4 Versuchen setzten sich je binnen 4 Minuten:

	Purpur ₁₅	Purpur ₁₆
Bienenfrequenz	89	18
„	178	9
„	158	8
„	63	48

Tabelle 123.

Dann wurde den Bienen in der Grauserie ein Rot No. 2, ein Gelb No. 4, ein Purpurrot No. 15 und ein Purpurrot No. 16 vorgelegt und die gegenseitige Lage dieser farbigen Papiere zwischen je zwei Versuchen stets verändert. Die Papiere erhielten in 4 Versuchen, je binnen 4 Minuten, folgenden Besuch:

	Rot ₂	Gelb ₄	Purpur ₁₅	Purpur ₁₆
Bienenfrequenz	0	1	330	119
"	2	1	231	247
"	0	2	76	25
"	3	0	101	19

Tabelle 124.

Dann wurde den Bienen in der Grauserie ein Rot No. 2, ein Gelb No. 4, ein Blau No. 13 und ein Purpurrot No. 15 vorgelegt und wie oben in 4 Versuchen von je 4 Minuten die Bienenfrequenz festgestellt:

	Rot ₂	Gelb ₄	Blau ₁₃	Purpur ₁₅
Bienenfrequenz	3	0	12	253
"	4	0	4	139
"	3	0	24	79
"	10	0	8	22

Tabelle 125.

Schließlich wurden in gleicher Weise zwei Versuche mit Rot No. 2, Gelb No. 4, Blau No. 14 und Purpurrot No. 15 angestellt:

	Rot ₂	Gelb ₄	Blau ₁₄	Purpur ₁₅
Bienenfrequenz	3	0	25	353
"	2	0	6	133

Literaturverzeichnis.

1. ALLARD, H. A., Some experimental observations concerning the behavior of various bees in their visits to cotton blossoms, in: Amer. Natural., Vol. 45, 1911, p. 607—622 und 668—685.
2. ANDREAE, E., Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? in: Beihefte bot. Ctrbl., Vol. 15, 1903, p. 427—470.
3. Atlas der Alpenflora, herausgeg. vom deutschen u. österr. Alpenverein, Graz 1897.
4. BENNETT, A. W., On the constancy of insects in their visits to flowers, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 17, 1883, p. 175—185.
5. v. BERLEPSCH, A., Die Biene und die Bienenzucht in honigarmen Gegenden, Mühlhausen 1860.
6. BETHE, A., Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? in: Arch. ges. Physiol., Vol. 70, 1898, p. 15—100.
7. —, Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 22, 1902.
8. BONNIER, Les nectaires. Étude critique, anatomique et physiologique, in: Ann. Sc. nat. (6) Bot., Vol. 8, 1878.
9. —, Le sens de la direction chez les abeilles, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 148, 1909, p. 1019—1022.
10. BULMAN, G. W., Bees and the origin of flowers, in: Nat. Science, Vol. 14, 1899, p. 128—130.
11. —, The constancy of the bee, in: Zoologist (4), Vol. 6, 1902, p. 220 bis 222.
12. v. BUTTEL-REEPEN, H., Sind die Bienen „Reflexmaschinen“? in: Biol. Ctrbl., Vol. 20, 1900 (auch separat erschienen, Leipzig 1900).

13. v. BUTTEL-REEPEN, Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates, *ibid.*, Vol. 23, 1903 (auch separat erschienen).
14. CHRISTY, R. M., On the methodic habits of insects when visiting flowers, in: *Journ. Linn. Soc. London, Zool.*, Vol. 17, 1883, p. 186—194.
15. v. DALLA TORRE, K., Über Beobachtungen der Wechselbeziehungen zwischen Tier- und Pflanzenwelt, in: *KATTER's entomol. Nachr.*, Jg. 2, 1876, p. 170—172.
16. DARWIN, CH., Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden, übers. von V. CARUS, Stuttgart 1877.
17. —, Die Wirkungen der Kreuz- und Selbst-Befruchtung im Pflanzenreich, übers. von V. CARUS, Stuttgart 1877.
18. DETTO, C., Blütenbiologische Untersuchungen. II. Versuche über die Blütenorientierung und das Lernen der Honigbiene, in: *Flora*, Vol. 94, 1905, p. 424—461.
19. v. DOBKIEWICZ, L., Beitrag zur Biologie der Honigbiene, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 32, 1912, p. 664—694.
20. EXNER, FRANZ u. SIGM., Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.*, Vol. 119, Abt. 1, 1910.
21. FOREL, A., *Das Sinnesleben der Insekten*, München 1910.
22. v. FRISCH, K., Über farbige Anpassung bei Fischen, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 32, *Physiol.*, 1912, p. 173—230.
23. —, Sind die Fische farbenblind? *ibid.*, Vol. 33, *Physiol.*, 1912, p. 107—126.
24. —, Weitere Untersuchungen über den Farbensinn der Fische, *ibid.*, Vol. 34, *Physiol.*, 1913, p. 43—68.
25. —, Über den Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben, in: *München. med. Wöchenschr.* 1913, No. 1.
26. —, Zur Frage nach dem Farbensinn der Tiere, in: *Verh. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte*, 1913.
- 26a. —, Demonstration von Versuchen zum Nachweis des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren, in: *Verh. deutsch. zool. Ges.* 1914.
27. FRISCH u. KUPELWIESER, Über den Einfluss der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 33, 1913, p. 517—552.
28. GILTAY, E., Über die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. I., in: *Jahrb. wiss. Bot.*, Vol. 40, 1904, p. 368—402.
29. —, Dasselbe. II., *ibid.*, Vol. 43, 1906, p. 468—499.
30. GORKA, A., Die Insekten und die Blumen, in: *Rovartani Lapok*, Vol. 5, p. 139, Budapest. Ref. in: *Illustr. Ztschr. Entomol.*, Vol. 5, 1900, p. 57.

31. GRABER, V., Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere, Prag u. Leipzig 1884.
32. v. GRÜTZNER, P., Ein Modell des facettierten Insektenauges, nebst Bemerkungen über das Sehen der Insekten, in: *Livre jubilaire* CH. RICHEL, 1912, p. 125.
33. HEGI, *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* (im Erscheinen).
34. v. HESS, C., Gesichtssinn, in: WINTERSTEIN, *Handbuch vergl. Physiol.*, Vol. 4, Jena 1912.
35. —, Die Entwicklung von Lichtsinn und Farbensinn in der Tierreihe. Vortrag geh. b. d. Versamml. deutscher Naturf. u. Ärzte in Wien am 25. Sept. 1913, Wiesbaden 1914.
36. —, Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der Bienen, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 34, *Physiol.*, 1913, p. 81—106.
37. v. HIPPEL, A., Ein Fall von einseitiger, congenitaler Roth-Grünblindheit bei normalem Farbensinn des anderen Auges, in: *Arch. Ophthalmol.*, Vol. 26 (2), 1880, p. 176—186.
38. HOLMGREN, Über die subjektive Farbenempfindung der Farbenblinden, in: *Ctrbl. med. Wiss.*, Vol. 18, 1880, p. 898—900 u. 913—916.
39. KATHARINER, L., Versuche über die Art der Orientierung bei der Honigbiene, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 23, 1903.
40. KERNER v. MARILAUN, A., *Pflanzenleben*, 2 Bde., Leipzig u. Wien 1890—1891.
41. KIENITZ-GERLOFF, Professor PLATEAU und die Blumentheorie, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 18, 1898, p. 417—425.
42. —, Dasselbe, II., *ibid.*, Vol. 23, 1903, p. 557—562.
43. KINYON, J., Color of hives, in: *Gleanings in bee culture*, Vol. 35, p. 262, Medina, Ohio, 1907.
44. v. KIRCHNER, O., *Blumen und Insekten*, Leipzig u. Berlin 1911.
45. KNUTH, P., *Handbuch der Blütenbiologie*, Leipzig 1898.
46. KÖLNER, H., *Die Störungen des Farbensinnes*, Berlin 1912.
47. KÖLREUTER, J. G., Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen, Leipzig 1761.
48. KRONFELD, M., Zur Blumenstetigkeit der Bienen und Hummeln, in: *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, Vol. 38, 1888, S. 785.
49. LOEW, E., Beobachtungen über den Blumenbesuch von Insekten an Freilandpflanzen des botanischen Gartens zu Berlin, in: *Jahrb. bot. Garten Berlin*, Vol. 3, 1884, und Vol. 4, 1886.
50. LOSSING, W., Painting hives in: *Gleanings in bee culture*, Vol. 34, p. 1428, Medina, Ohio, 1906.
51. LOVELL, J. H., The colors of northern monocotyledonous flowers, in: *Amer. Natural.*, Vol. 33, 1899, p. 493—504.
52. —, The colors of northern apetalous flowers, *ibid.*, Vol. 35, p. 197.
53. —, The colors of northern polypetalous flowers, *ibid.*, Vol. 36, 1902, p. 203—242.

54. LOVELL, J. H., The colors of northern gamopetalous flowers, *ibid.*, Vol. 37, 1903, p. 365—384 u. 443—479.
55. —, The color sense of the honey-bee: is conspicuousness an advantage to flowers?, in: *Amer. Natural.*, Vol. 43, 1909, p. 338—349.
56. —, The color sense of the honey-bee: can bees distinguish colors?, *ibid.*, Vol. 44, 1910, p. 673—692.
57. —, The color sense of the honey-bee: the pollination of green flowers, *ibid.*, Vol. 46, 1912, p. 83—107.
58. LUBBOCK, J., Ameisen, Bienen und Wespen, Leipzig 1883.
59. —, Die Sinne und das geistige Leben der Thiere, Leipzig 1889.
60. LUDWIG, F., Die biologische Bedeutung des Farbenwechsels mancher Blumen, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 4, 1885, p. 196—197.
61. —, Einige neue Fälle von Farbenwechsel in verblühenden Blütenständen, *ibid.*, Vol. 6, p. 1—3.
62. MÜLLER, HERMANN, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider, Leipzig 1873.
63. —, Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben, Leipzig 1881.
64. Versuche über die Farbenliebhaberei der Honigbiene, in: *Kosmos*, Vol. 12, 1882—1883, p. 273—299.
- 64a. NAGEL, Einführung in die Kenntnis der Farbensinnstörungen und ihre Diagnose, Wiesbaden 1908.
65. NEGER, FR. W., Biologie der Pflanzen, Stuttgart 1913.
66. PÉREZ, J., De l'attraction exercée par les odeurs et les couleurs sur les insectes, in: *Actes Soc. Linn. Bordeaux* (5), Vol. 7, 1894, p. 245—253.
67. —, De l'attraction exercée par les couleurs et les odeurs sur les insectes, in: *Mém. Soc. Sc. phys. nat. Bordeaux* (6), Vol. 3, 1903, p.—136.
68. PLATEAU, F., L'instinct des insectes peut-il être mis en défaut par des fleurs artificielles?, in: *Assoc. Franç. Avancement Sc.*, Vol. 5, 1876, p. 535—540.
69. —, Recherches expérimentales sur la vision chez les insectes. — Les insectes distinguent-ils la forme des objets?, in: *Bull. Acad. Sc. Belgique* (3), Vol. 10, 1885, p. 231—250.
70. —, Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes I., *ibid.*, Vol. 14, 1887, p. 407—448.
71. —, Dasselbe, II., *ibid.*, Vol. 14, 1887, p. 445—595.
72. —, Dasselbe, III., *ibid.*, Vol. 15, 1888, p. 28—91.
73. —, Dasselbe, IV., in: *Mém. Acad. Belgique* (collection in 8^o), Vol. 43.
74. —, Dasselbe, V., in: *Bull. Acad. Sc. Belg.* (3), Vol. 16, 1888, p. 395—457.
75. —, Un filet empêche-t-il le passage des insectes ailés? *ibid.*, Vol. 30, 1895, p. 281—302.
76. —, Comment les fleurs attirent les insectes. — Recherches expérimentales, *ibid.*, Vol. 30, 1895, p. 466—488.

77. PLATEAU, F., Dasselbe, II., *ibid.*, Vol. 32, 1896, p. 505—534.
78. —, Dasselbe, III., *ibid.*, Vol. 33, 1897, p. 17—41.
79. —, Dasselbe, IV., *ibid.*, Vol. 34, 1897, p. 601—644.
80. —, Dasselbe, V., *ibid.*, Vol. 34, 1897, p. 847—881.
81. —, Nouvelles recherches sur les rapports entre les insectes et les fleurs. — Étude sur le rôle de quelques organes dits vexillaires, in: *Mém. Soc. zool. France*, Vol. 11, 1898, p. 339—375.
82. —, Dasselbe, II. — Le choix des couleurs par les insectes, *ibid.*, Vol. 12, 1899, p. 336—370.
83. —, Dasselbe, III. — Les Syrphides admirent-ils les couleurs des fleurs? *ibid.*, Vol. 13, 1900, p. 266—285.
84. —, La vision chez l'*Anthidium manicatum* L., in: *Ann. Soc. entomol. Belgique*, Vol. 43, 1899, p. 452—456.
85. —, Expériences sur l'attraction des insectes par les étoffes colorées et les objets brillants, *ibid.*, Vol. 44, 1900, p. 174—188.
86. —, Observations sur le phénomène de la constance chez quelques Hyménoptères, *ibid.*, Vol. 45, 1901, p. 56—83.
87. —, Observations sur les erreurs commises par les Hyménoptères visitant les fleurs, *ibid.*, Vol. 46, 1902, p. 113—129.
88. —, L'ablation des antennes chez les bourdons et les appréciations d'AUGUSTE FOREL, *ibid.*, Vol. 46, 1902, p. 414—427.
89. —, Les pavots décorollés et les insectes visiteurs. — Expériences sur le *Papaver orientale* L., in: *Bull. Acad. Belgique, Cl. Sc.*, 1902, p. 657—684.
90. —, Note sur l'emploi d'une glace étamée dans l'étude des rapports entre les insectes et les fleurs, *ibid.*, 1905, p. 403—422.
91. —, Les fleurs artificielles et les insectes, in: *Mém. Acad. Belgique, Cl. Sc.* (2), Vol. 1, 1904—1906.
92. —, Note sur l'emploi de récipients en verre dans l'étude des rapports entre les insectes et les fleurs, in: *Bull. Acad. Belgique, Cl. Sc.*, 1906, p. 741—775.
93. —, Le macroglosse, in: *Mém. Soc. entomol. Belgique*, Vol. 12, 1906, p. 141—180.
94. —, Les insectes et la couleur des fleurs, in: *Année psychol.*, Vol. 13, 1907, p. 67—79.
95. —, Les insectes ont-ils la mémoire des faits? Observations sur les bourdons, *ibid.*, Vol. 15, 1909, p. 148—159.
96. PORSCH, O., Die Anlockungsmittel der Blumen im Lichte neuerer Forschung, in: *Mitt. naturw. Ver. Univ. Wien*, Jg. 2, 1904, p. 25—53.
97. REEKER, H., Wie ziehen die Blumen Insekten an? in: *Zool. Garten*, Jg. 39, 1898.
98. REICHENBACH, L., *Icones florae germanicae et helveticae*, 25 Bde.

- 99 ROMANES, G. J., Homing faculty of Hymenoptera, in: Nature, Vol. 32, 1885, p. 630.
100. SCHNARF, K., Vergleichende Charakteristik der Vogelblumen, in: Jahresber. Staatsgymn. 6. Bezirk Wien 1912—1913, Selbstverlag des Gymnasiums Wien 1913.
101. SCHRÖDER, CHR., Experimentelle Studien über den Blütenbesuch besonders der *Syricta pipiens* L., in: Allg. Ztschr. Entomol., Vol. 6, 1901, p. 181—183.
102. SCOTT-ELLIOT, G. F., Ornithophilous flowers in South Africa, in: Ann. Bot., Vol. 4, 1890, p. 265—280.
103. SPRENGEL, CHRISTIAN KONRAD, Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen, Berlin 1793.
104. THEEN, H., Über den Farbensinn der Bienen, in: Illustr. Wochenschr. Entomol., Vol. 1, 1896, p. 101—105.
105. TURNER, C. H., Experiments on color-vision of the honey-bee, in: Biol. Bull., Vol. 19, 1910, p. 257—279.
106. —, Experiments on pattern-vision of the honey-bee, *ibid.*, Vol. 21, 1911, p. 249—264.
107. VERHOEFF, C., Blumen und Insekten der Insel Norderney, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Vol. 61, 1894.
108. WAGNER, W., Psycho-biologische Untersuchungen an Hummeln, in: Bibl. zool., Vol. 19, 1907.
109. WERY, JOSÉPHINE, Quelques expériences sur l'attraction des abeilles par les fleurs, in: Bull. Acad. Belgique 1904, p. 1211—1261.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Die auf dieser Tafel wiedergegebenen Photographien sind nicht LUMIÈRE-Aufnahmen, sondern es wurden bei der Reproduktion die blauen Papiere mit blauem Überdruck versehen.

Fig. 1. Nachweis des Farbensinnes; die Bienen wurden einen Tag lang auf Blau dressiert; dann wurde in der Grauserie (die in 30 Abstufungen von Weiß bis zu Schwarz führt), an einem vom Orte der letzten Fütterung abweichenden Platze, ein reines blaues Papier befestigt. Sämtliche Papiere sind mit reinen, leeren Uhrschildchen besetzt. Die Bienen unterscheiden das blaue Papier mit Sicherheit von allen Abstufungen der Grauserie. (Es ist der Versuchstisch von oben herab photographiert.) Vgl. Text S. 14.

Fig. 2. Wie bei Fig. 1 wurde den Blau-dressierten Bienen ein reines blaues Papier in der Grauserie vorgelegt. Das Uhrschildchen auf dem blauen Papier ist leer und rein, alle anderen Uhrschildchen (auf den grauen Papieren) sind mit Zuckerwasser gefüllt. Vgl. Text S. 14, 15.

Fig. 3. Den Blau-dressierten Bienen wurde ein reines blaues Blatt in der Grauserie vorgelegt. Alle Uhrschildchen wurden entfernt. Vgl. Text S. 15.

Fig. 4. Nachweis, daß das Gelingen der Blau-Dressur nicht auf einen (für uns nicht wahrnehmbaren) spezifischen Geruch des blauen Papiers zurückgeführt werden kann. Den Bienen wird ein blaues Blatt in der (aus 15 Nummern bestehenden) Grauserie vorgelegt; sämtliche Papiere sind mit einer großen Glasplatte bedeckt; auf die Glasplatte sind reine, leere Uhrschildchen gesetzt. Vgl. Text S. 24, 25.

Tafel 2.

Fig. 5. Der gleiche Versuch wie Taf. 1 Fig. 1, nur wurden die grauen Papiere nach ihrer Helligkeit geordnet. In der Mitte der Anordnung ist ein reines blaues Blatt befestigt. Vgl. Text S. 15, 16.

Fig. 6. Weiterer Nachweis, daß das Gelingen der Farbdressur nicht auf einen spezifischen Geruch des farbigen Papiers zurückgeführt werden kann. Das farbige und die grauen Papiere sind in Glasröhrchen eingeschmolzen. Die Röhrchen sind an einem aufrechtstehenden, mit Pergamentpapier überzogenen Brette befestigt (Aufnahme von vorn, nicht, wie bei den vorhergehenden Bildern, von oben herab). Die Bienen sind auf ein gelbes Röhrchen dressiert. Alle Röhrchen sind leer und rein. Die Bienen unterscheiden das Gelbröhrchen (×) mit Sicherheit von allen Graustufungen. Vgl. Text S. 26.

Fig. 7. Der gleiche Versuch an Blau-dressierten Bienen. Das Blauröhrchen (×) wird mit Sicherheit von allen Grauröhrchen unterschieden. Vgl. Text S. 26, 27.

Fig. 8 und 9. Verwechslung von Rot und Schwarz. Den auf Rot dressierten Bienen wird ein reines rotes Blatt (×) in der Grauerie vorgelegt. Sämtliche Uhrschildchen sind leer und rein. Die Bienen sammeln sich bald auf Schwarz (Fig. 8), bald auf Rot (Fig. 9). Vgl. Text S. 32.

Tafel 3.

Fig. 10. Dressur auf die Form. Versuchsanordnung vgl. Text S. 64 ff. und Textfig. D u. E, S. 64, 65. Die Bienen sind auf die „Enzianform“ im Gegensatze zur Strahlenform (Textfig. F, S. 66) dressiert. Vor der Aufnahme wurden leere reine Kästchen in vertauschter Anordnung an die Stelle der Dressurkästchen gesetzt. Vgl. Text S. 67.

Fig. 11. Dressur auf einen weißen Strahlenkranz. Vgl. Text S. 68, 69.

Fig. 12. Dressur auf eine bestimmte Farbenanordnung (innen Blau, außen Gelb, im Gegensatze zu: innen Gelb, außen Blau). Vgl. Textfig. G und Text S. 69, 70.

Fig. 13. Dressur auf blau-gelbe $\frac{8}{8}$ -Scheiben im Gegensatze zu blau-gelben $\frac{2}{2}$ -Scheiben. Vgl. Textfig. H und Text S. 70 ff.

Fig. 14. Die Bienen unterscheiden auch $\frac{8}{8}$ - von $\frac{4}{4}$ -Scheiben. Vgl. Text S. 70 ff.

Fig. 15. Die Bienen unterscheiden: links Gelb, rechts Blau, von: links Blau, rechts Gelb. Vgl. Text S. 72, 73.

Tafel 4.

Fig. 16. Bienenstand des Kreisvereins für Bienenzucht und Obstbau in Oberbayern.

Fig. 17 und 18. Nachweis, daß die Bienen die Farbe ihres Stockes als Merkzeichen benützen. Stock No. 4 ist bevölkert, Stock No. 3 und 5 sind leer. Stock No. 4 ist mit blauen, Stock No. 5 mit gelben Schablonen versehen (Fig. 17). Um die Farben vertauschen zu können, ohne die Schablonen miteinander zu verwechseln und dadurch etwa einen anhaftenden Bienengeruch zu übertragen, sind die blauen Schablonen auf der Rück-

seite gelb, die gelben auf der Rückseite blau gestrichen. Dreht man nun die Schablonen um und vertauscht hierdurch die Farben, so zieht ein großer Teil der heimkehrenden Bienen in den leeren Stock No. 5 ein (Fig. 18), vgl. Text S. 91 ff.

Fig. 19—21. Die Bienen lassen sich quantitativ in einen falschen Stock locken, wenn die relative Lage des blauen Stockes (links von ihm ein weißer, rechts ein gelber Stock) gewahrt bleibt. Fig. 19 zeigt die normale Situation. Nun werden die Schablonen am Stock No. 4 umgedreht (so daß er gelb erscheint) und die Schablonen von Stock No. 5 entfernt, und umgedreht (blau) am Stock No. 3 befestigt. Die Bienen, die sich während dieser Manipulation angestaut haben, stürzen sich sofort in den leeren Stock No. 3 (Fig. 20), und auch weiterhin ziehen die neu ankommenden Tiere regulär in den falschen Stock ein (Fig. 21); vgl. Text S. 94 ff.

Tafel 5.

Fig. 22—24. Ein gleicher Versuch wie bei Fig. 19—21. Fig. 22 zeigt die normale Situation, vor Beginn des Versuches. Nun wurden die Schablonen am Stock No. 4 umgedreht, die Schablonen von Stock No. 5 abgenommen und umgedreht an Stock No. 3 befestigt. 3 Minuten später wurde die Aufnahme Fig. 23 gemacht. Später wurden die Schablonen wieder in die normale Lage zurückversetzt und nach 1 Minute die Aufnahme Fig. 24 gemacht. Vgl. Text S. 97.

Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. Von **W. Biedermann.** Abdr. a. d. Festschrift zum sechzigsten Geburtstag von Ernst Haeckel, herausgegeben von seinen Schülern und Freunden. Mit 16 Figuren im Text. (gr. Fol.) 1904. Preis: 8 Mark.

Die Bienen Afrikas nach dem Stande der heutigen Kenntnisse. Von Dr. **H. Friese,** Schwerin i. M. Mit 2 kolorierten Tafeln, 19 Karten und einer Textfigur. (Abdruck aus: Zoologische und anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise in westlichen und zentralen Südafrika, ausgeführt in den Jahren 1903—1905 von L. Schultze, mit Unterstützung der Kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Bd. II, Lief. 2.) 1909. (Fol.-Form.) Preis: 36 Mark.

Naturwissenschaftliche Rundschau vom 17. November 1910:

Wie wohlthuend wirkt es nun, wenn man ein Werk vor sich liegen hat, wie das des Herrn Friese über die Bienen Afrikas. Herr Friese hat die Bearbeitung der von Leonh. Schultze von seiner Forschungsreise in Südafrika mitgebrachten Bienenansammlungen ausgedehnt zu einer umfangreichen, geradezu musterhaften Bearbeitung der Bienen Afrikas; nicht mit aufgenommen sind die Arten der palaarktischen Region und der madagassischen Subregion. Es sind nicht bloß sämtliche bisher bekannte Arten kritisch gesichtet und ausführlich beschrieben, größtenteils auch in Bestimmungstabellen gebracht, sondern es sind auch Betrachtungen über Verbreitung, natürliche Verwandtschaft der Formen, Einwanderungsstraßen, Einfluß von Klima und Existenzbedingungen usw. gebracht; zahlreiche Kartenskizzen und 2 Tafeln in Buntdruck sind beigegeben. Das Werk zeigt uns, welche gewaltige Arbeit die Bewältigung einer im Verhältnis artenarmen Gruppe birgt.

Mitteilungen der Schweiz. entomolog. Gesellschaft. 1911. Bd. XII, Heft 2:

Durch diese hervorragende Arbeit sind nicht nur unsere Kenntnisse der Bienen des schwarzen Erdteiles in hohem Grade erweitert, ja erschlossen worden, sondern sie ist auch ein glanzvolles Vorbild für die Bearbeitung von Faunen einzelner Erdteile. Die Ausstattung des Buches ist prachtvoll. S.

Zoologisches Zentralblatt. 17. Bd. Nr. 34, 15. März 1910:

Den Hauptteil des Werkes nehmen naturgemäß die Beschreibungen der Gattungen und Arten ein; fast stets sind Bestimmungstabellen, oft nach dem Geschlechte getrennt, den letzteren vorausgestellt. Bei Arten, welche dem Verf. nicht vorlagen, wird die Originaldiagnose meist wörtlich kopiert, seltener im Auszug, wiedergegeben. Schließlich sei noch hervorgehoben, daß die beiden Tafeln wahre Prachtstücke deutscher Kunst sind (A. Giltseh-Jena), so daß uns hier in der Tat eine ganz außerordentlich prächtige Leistung in Wort und Bild vorliegt, zu der wir den Verfasser wie den Verleger auf das herzlichste beglückwünschen.

K. W. v. Dalla Torre (Junsbruck).

Tabaniden Brasiliens und einiger Nachbarstaaten.

Von Dr. **Ad. Lutz,** Dir. des Staatl. Bakteriolog. Instituts in São Paulo, Brasilien. (Zoologische Jahrbücher. Herausgeg. von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen. Supplement X, Heft 4. Mit 3 farbigen Tafeln. 1909. Preis: 11 Mark.)

Die blutsaugenden Dipteren. Leitfaden zur allgemeinen Orientierung mit besonderer Berücksichtigung der in den deutschen Kolonien lebenden Krankheitsüberträger.

Von Dr. **Karl Grünberg,** Assistent am zoolog. Museum in Berlin. Mit 127 Abbildungen im Text. 1907. (VI, 188 S., gr. 8^o.) Preis: 4 Mark 50 Pf.

Inhalt: **Allgemeiner Teil.** Systematischer Teil. Psychodidae, Culi-
cidae, Chironomidae, Simuliidae, Tabanidae, Leptididae, Therevidae, Midasidae,
Asilidae, Empididae, Dolichopodidae, Muscidae, Pupipara.

Die Hymenopteren Mitteleuropas. Nach ihren Gattungen und zum großen Teil auch nach ihren Arten analytisch bearbeitet von Prof. Dr. **O. Schmiedeknecht,** Blankenburg. Mit 120 Abbildungen im Text. (VII, 804 S., gr. 8^o.) 1907. Preis: 20 Mark.

Verf. hat hier sämtliche in Mitteleuropa vorkommenden Familien und Gattungen der Hymenopteren analytisch bearbeitet, z. T. die Tabellen auch auf ganz Europa ausgedehnt. Die akuleaten Hymenopteren sind sämtlich auch nach ihren Arten behandelt, ebenso die Ichneumoniden und eine Reihe anderer Gruppen.

Termitenleben auf Ceylon.

Neue Studien zur Soziologie der Tiere.
Zugleich ein Kapitel kolonialer Forstentomologie.

Von

K. Escherich,

Dr. med. et phil. o. Professor der Zoologie an der Forstakademie Tharandt.

Mit einem systematischen Anhang mit Beiträgen von **A. Forel, Nils Holmgren, M. Michaelsen, F. Schimmer, F. Silvestri** und **E. Wasmann.**

Mit 3 Tafeln und 68 Abbildungen im Text.

1910. Preis: 6 Mark 50 Pf., geb. 7 Mark 50 Pf.

Inhalt: Einleitung. Die Reise. I. **Der Hügelbauer.** Die Termitenhügel. Die Hügelbewohner. Hügelgenese, Baumethode usw. — II. **Die Kartonfabrikanten.** Die „schwarze“ oder die „Kot-Termite“. Die Galeritermite. Die übrigen Euter-mes. — III. **Verschiedene Beobachtungen und Versuche im Laboratorium usw.** Beobachtungen an Königinnen. Kämpfe. Versuche über Lichtempfindlichkeit. — IV. **Oekonomisches.**

Systematischer Anhang. I. Ceylon-Termiten. Von Nils Holmgren. — II. Ameisen von Ceylon. Von Prof. A. Forel. — III. Termitophile Coleopteren aus Ceylon. Von E. Wasmann, S. J. — IV. Myrmecophila Escherichi, eine neue termitophile Ameisengrille. Von Dr. F. Schimmer. — V. Beschreibung der von K. Escherich auf Ceylon gesammelten termitophilen Thysanuren, Myriapoden, sowie einer unbekanntenen mimetischen, termitophilen Coleopterenlarve. Von Prof. F. Silvestri. — VI. Notoscolex termiticola Mieb. Von Prof. W. Michaelsen.

Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft, 1911, Heft 7:

„Seiner scharfen Beobachtungsgabe ist es gelungen, eine Reihe von Tatsachen festzustellen, die die Lebensgewohnheiten dieser merkwürdigen sozialen Insekten in vieler Hinsicht in einem eigenartigen neuen Lichte erscheinen lassen. Es handelt sich hier um Ergebnisse, die keineswegs nur für den entomologischen Spezialforscher oder den Psychologen in Betracht kommen, sondern die für jeden Gebildeten ein allgemeines Interesse besitzen und unwillkürlich zum Nachdenken über die sonstbaren tierischen Instinkte anregen. . . . Das mit zahlreichen trefflichen Reproduktionen photographischer Aufnahmen geschmückte Buch von Escherich sei seines vielseitigen anregenden Inhalts wegen hiermit auf das wärmste empfohlen.“

R. Heymons, Berlin.

Entomologische Zeitschrift, Nr. 17 vom 25. Februar 1911:

„In der kurzen, klaren und bestimmten Form, in der Verfasser es versteht, seine Erfahrungen darzustellen, ist das Buch nicht nur dem Entomologen ein leicht durchzuarbeitendes Lehrbuch, um dazu beizutragen, daß die Termitenbiologie immer mehr und mehr ausgebaut wird, sondern es ist auch jedem Naturfreund und Tiergeograph als sehr interessanter Unterhaltungsstoff zu empfehlen.“

Koloniale Rundschau, 1911, Heft 6:

„Der Verfasser, der bereits sich schon in früheren Jahren durch umfangreiche Schriften über die Biologie usw. der Termiten bekannt gemacht hat, hat in diesem Bande alles zusammengetragen, was er auf seinen Studienreisen in Eritrea und Ceylon an diesen interessanten Tieren beobachtet und erforscht hat, unter Hinzuzügung der Resultate anderer Gelehrter, deren Arbeiten er kritisch gesichtet und zusammengeführt hat. Diese Monographie der Termiten nebst termitophilen Coleopteren unter Berücksichtigung der neuesten Literatur ist nicht nur in wissenschaftlicher Beziehung wertvoll, sondern auch in wirtschaftlicher. Es wird das Buch allen denen, die an unseren Kolonien auf den Pflanzungen mit Termiten zu rechnen haben, ein willkommener Ratgeber sein. Für den Naturforscher ist aber das Werk durch die vielen eigenen Beobachtungen in zoologischer und biologischer Beziehung besonders wertvoll.“

Dr. Krause, Berlin.

Naturw. Heft 15 vom 1. Mai 1912:

„Der bestbekannte Spezialforscher auf myrmekologischem Gebiete bietet hier die Früchte seiner menschlichen Studien an, die er termitenbiologischen Untersuchungen weihen. Es ist unmöglich, in diesem Raum auch nur annähernd den Reichtum dieser Arbeit anzudeuten. Man dringt auf Schritt und Tritt in diese Welt ungeahnter Anpassungen und Instinktauerungen ein, die zweifellos die wertvollste Bestehebestandteile, was das soziale Leben der Tiere hervorgebracht hat. . . . was uns in der Biologie, was den Spezialisierung der Termitensoldaten, den Abtrittwächtern, den raffinierten Kämpfern und in der Brutdätigkeit usw. dieser wunderbaren Tiere erzählt, macht sich zwar als unermessentliches Buch zu einem der fesselndsten in unserer reichen biologischen Literatur.“

R. Francé.

1370-1371

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG
FÜR
ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE
DER TIERE

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENDEL
IN GIESSEN

FÜNFUNDREISSIGSTER BAND

DRITTES HEFT

MIT 20 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 3 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1915

Die „Zoologischen Jahrbücher“ (Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band. Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhaltsübersicht.

	Seite
PRELL, HEINRICH, Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen. Mit Tafel 6 und 3 Abbildungen im Text	183
SCHLEIP, W., Über die Frage nach der Beteiligung des Nervensystems beim Farbenwechsel von <i>Dixippus</i>	225
CROZIER, W. J., The sensory reactions of <i>Holothuria surinamensis</i> Ludwig. With 3 figures in the text	233
JORDAN, HERMANN, Über die Art, wie <i>Maetra inlata</i> sich in den Sand einwühlt	298
v. BUDDENBROCK, W., Die Statocyste von <i>Pecten</i> , ihre Histologie und Physiologie. Mit Tafel 7—8 u	303

Verlag von Gustav Fischer

Soeben erschienen:

Fritz Müller. Werke, Briefe und Leben. Gesammelt und herausgegeben von Prof. Dr. **Alfred Möller** (Eberswalde).

Erster Band: **Gesammelte Schriften**, soweit sie bereits früher im Druck erschienen sind. (Arbeiten aus den Jahren 1844—1899. 248 Nrn., mit einem Nachtrage, enthaltend die deutschen Uebersetzungen portugiesischer Arbeiten.) 2 Bände Text (1510 Seiten) mit 303 Abbildungen und 1 Atlas mit 85 Tafel. Lex.-Format. Preis: kartoniert 150 Mark.

Seit dem im Jahre 1897 erfolgten Tode des großen Beobachters in Blumenau (Brasilien) ist der Herausgeber bemüht gewesen, den literarischen Nachlaß Fritz Müllers zu sammeln, um den Ertrag dieses ganz der Beobachtung der lebenden Natur gewidmeten Lebens der Wissenschaft nutzbar zu machen oder zu erhalten. Der vorliegende erste Band bringt in zwei Teilen Text und einem Atlas die 248 bisher im Druck erschienenen Arbeiten Fritz Müllers, von denen nur eine einzige als selbständiges Buch in den Handel kam, während alle übrigen in sehr vielen verschiedenen Zeitschriften des In- und Auslandes zerstreut und daher teilweise nur schwer zugänglich waren. Die für die „Archivos“ des Museums in Rio de Janeiro portugiesisch geschriebenen umfangreichen außerordentlich wertvollen Arbeiten sind bisher deutschen Forschern wohl nur durch Auszüge und Berichte bekannt geworden. Sie sind jetzt in der Urschrift und in deutscher Uebersetzung aufgenommen.

Für Zoologen und Botaniker bergen Fritz Müllers Schriften eine ungeahnte Fülle zuverlässigster Beobachtungen und feinsinniger Anregungen, die besonders dem jüngeren Nachwuchs der Naturforscher wieder leicht zugänglich zu machen der Herausgeber für eine dankenswerte Aufgabe, ja geradezu für eine Pflicht der deutschen Wissenschaft hielt. Denn die Arbeitsweise und Beobachtungsart und nicht minder die Darstellungskunst des „Fürsten der Beobachter“ können für alle Zeit als vorbildlich bezeichnet werden.

Das mit Literaturnachweisen versehene ausführliche Inhaltsverzeichnis und ein Nomenverzeichnis am Schluß des Werkes werden allen arbeitenden Biologen die Benutzung dieser gewaltigen Tatsachensammlung wesentlich erleichtern.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen.

Von

Heinrich Prell, Tübingen.

Mit Tafel 6 und 3 Abbildungen im Text.

Die Frage nach den Wechselbeziehungen, welche zwischen den Geschlechtsdrüsen einerseits und den sogenannten sekundären Sexualmerkmalen andererseits bestehen, ist in letzter Zeit bei Insecten. des öfteren der Gegenstand experimenteller Untersuchung gewesen. Als geeignetes Material erwiesen sich dabei, wegen der Leichtigkeit, mit welcher sie sich in der Gefangenschaft züchten lassen, vor allem die Schmetterlinge. Hier findet sich eine große Reihe von Arten, welche durch tiefgreifenden sexuellen Dimorphismus ausgezeichnet sind. Die dimorphen Sexualcharaktere treten fast sämtlich nur in den beiden letzten Stadien der Entwicklung auf, bei der Puppe oder erst bei der Imago. Es war daher zu erwarten, daß Veränderungen in den Geschlechtsverhältnissen der Raupe mit Sicherheit einen Einfluß auf die Gestaltung der imaginalen Sexualcharaktere ausüben würden, falls ein solcher überhaupt möglich war. So kommt es, daß seit OUDEMANS' ersten Versuchen, welche auch die technische Brauchbarkeit der Lepidopteren, ihre Widerstandskraft gegen die Folgen operativer Eingriffe, erwiesen, eine Reihe von Forschern den gleichen Weg beschritten haben. Neben der ursprünglich allein vorgenommenen Kastration ließ sich später auch

die Transplantation von Gonaden des entgegengesetzten Geschlechts ausführen, woran sich dann noch Versuche mit weiteren Komplikationen anschlossen. Das Ergebnis aller dieser Versuche war die Feststellung, daß die Anwesenheit der Gonaden auf die sekundären Sexualcharaktere bei Schmetterlingen keinen nennenswerten Einfluß habe.

Im Folgenden möchte ich nun über einige Versuche berichten, welche ich an dem bisher noch nicht in dieser Richtung verwendeten Grasspinner (*Cosmotriche potatoria* L.) angestellt habe. Die Gründe, welche für diese Wahl maßgebend waren, sollen später erörtert werden.

Die erforderlichen Operationen nahm ich sämtlich während des Sommers 1913 im Zoologischen Institute der Kgl. Forstakademie Tharandt vor. Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle meinem damaligen Chef, Herrn Prof. Dr. K. ESCHERICH, meinen aufrichtigsten Dank zu sagen für die Bereitwilligkeit, mit welcher er mir für meine Zwecke die Hilfsmittel seines Instituts zur Verfügung stellte. Ebenso bin ich den Herren Prof. Dr. M. STANDFUSS-Zürich und C. FRINGS-Bonn zu großem Danke verpflichtet dafür, daß sie so freundlich waren, mein auf operativem Wege beeinflusstes Faltermaterial mit umfänglicherem normalen Materiale sowie vor allem mit ihren thermisch beeinflussten Faltern zu vergleichen. Dem Entgegenkommen von Herrn FRINGS verdanke ich auch die Möglichkeit, die Kälteform des Grasspinner bildlich zur Darstellung zu bringen.

Geschichtliches und Wahl des Objekts.

Die ersten Kastrationsversuche an Schmetterlingsraupen unternahm OUDEMANS (1895—1896). Er wählte als Objekt den Schwammspinner (*Lymantria dispar* L.), weil dieser einmal einen starken Sexualdimorphismus und dann auch durch ihre Gelbfärbung leicht auffindbare Geschlechtsdrüsen besitzt. Über das Alter der verwendeten Raupen werden keine Angaben gemacht; die Operationen wurden auf verschiedene Weise mit Pinzette und Schere vorgenommen. An dem gewonnenen Faltermaterial konnte er „bei keinem einzigen castrirten Thier auch nur die geringste Abweichung“ von dem normalen Habitus feststellen. Analoge Versuche mit *Lasiocampa quercus* L. scheiterten an der Ungeeignetheit des Objekts.

Unabhängig von ihm experimentierte KELLOGG wenige Jahre später (1904) mit *Bombyx mori* L. Er verwendete dabei Raupen im

dritten, vierten und letzten Stadium, welchen er einseitig oder beiderseitig mit einer heißen Nadel die Gonaden zerstörte. Die Untersuchung des Falter ergab, „that the destruction of the primary reproductive organs (ovaries or testes) before the secondary sexual characters are developed has no effect on the normal course of development of these characteristics“.

Eine wesentliche Erweiterung der Versuche nahm MEISENHEIMER (1907—1908) vor. Er führte bei *Lymantria dispar* L. neben der Kastration auch Transplantationen von Gonaden und Exstirpationen des sogenannten HEROLD'schen Organs aus. Was seine Technik der Kastration anlangt, so wandte er bei den Raupen der ersten beiden Stadien die galvanokaustische Methode an; bei den späteren Stadien erfolgte die Operation mit Schere und Pinzette. Die Transplantation nahm er so vor, daß er mittels eines Hohlmeißels sorgfältig exstirpierte Gonaden einem kastrierten andersgeschlechtlichen Tiere unter die Haut schob und die Wunde durch Kollodium verschloß. Der einzige Einfluß, welchen er bei den Operationen beobachten konnte, war der, „dass die beim normalen ♀ in weniger starkem Masse hervortretende Neigung zur Ausbildung eines bräunlichen Anflugs der Flügelfarbe bei den Kastraten in höherem Grade in Erscheinung tritt“. Weitere erfolgreiche Transplantationsversuche nahm MEISENHEIMER an *Orgyia gonostigma* F. vor. Über seine Operationen an *Orgyia antiqua* L., *Dendrolimus pini* L. und *Cosmotriche potatoaria* L. sagt er nur, daß die Raupen der beiden letztgenannten weniger widerstandsfähig sind, erwähnt aber keine etwaigen Ergebnisse. Ungeeignet erwiesen sich die Raupen von *Endromis versicolora* L., *Saturnia pavonia* L., *Agria tau* L. und *Dicramura vinula* L.

Wiederholt und ergänzt wurden die MEISENHEIMER'schen Experimente von KOPEĆ (1908/10). Er verwandte die Arten *Lymantria dispar* L., *L. monacha* L., *Porthesia similis* FUESSL., *Stilpnotia salicis* L., *Euproctis chrysorrhoea* L., *Malacosoma neustria* L., *Gastropacha quercifolia* L., *Pieris brassicae* L., *P. napi* L., *P. rapae* L., *Gonepteryx rhamni* L. Bei sämtlichen Arten nahm er Kastrationsversuche vor, nur bei *L. dispar*, *L. monacha*, *E. chrysorrhoea* und *G. quercifolia* auch Transplantation. Bei *L. dispar* machte er schließlich noch Versuche über die Wirkung einer gesteigerten Anzahl von Gonaden des gleichen oder des anderen Geschlechts, ferner Transfusionen von Hämolymphe und Infusionen von Gonadenextrakt des anderen Geschlechts. Technisch wandte er nur die Exstirpationsmethode an, indem er die Gonaden bei kleineren Raupen mit einem Draht-

häkchen, bei größeren mit der Pinzette entfernte; die Transplantation vollzog er mit der Pipette. Auch er meint: „die Kastration ... alteriert weder die dimorphe Gestalt und Grösse der Raupen und Puppen, noch die dimorphe Gestalt und Grösse der Fühler, Flügel und Abdomina des ausgeschlüpften Falters, ja nicht einmal die Färbung und Zeichnung seiner Flügel in irgend einer Weise“, bestätigt dies für die Gonadentransplantation und kommt schließlich zu dem Schlusse, daß „die Herausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere bei den Gliederfüßlern als von der Entwicklung der Gonaden unabhängig“ zu betrachten sei.

Weitere Kastrations- und Transplantationsversuche nahm GEYER (1912) an *Lymantria dispar* L. und *L. monacha* L. vor, wobei er sich der Methoden von KOPEČ bediente. Er widmete sein Interesse ausschließlich dem Verhalten der Hämolymphe, welche sich als unbeeinflussbar durch die Operation sowohl in bezug auf ihren sexuellen Dimorphismus wie auf ihren Farbumschlag in der weiblichen Puppe erwies.

Die Beeinflussung der sekundären Sexualcharaktere eines Geschlechts durch die Gonaden des anderen Geschlechts läßt sich nun auf zwei verschiedenen Wegen untersuchen. Einmal kann man die Gonaden transplantieren und in den kastrierten Organismus andersgeschlechtliche Gonaden einfügen. Diesen in seinen Ergebnissen eindeutigeren Weg schlugen die bisher genannten Forscher ein. Daneben ist es aber auch möglich, Teile des Somas zu transplantieren und auf einen sonst nicht veränderten Organismus sekundär-sexualdimorphe Organe des anderen Geschlechtes zu übertragen.

So transplantierte CRAMPTON das Hinterleibsende des ♂ von *Callosamia promethea* auf den Vorderkörper des ♀, indem er bei der Puppe die letzten Segmente abschnitt und an ihrer Stelle solche des anderen Geschlechts anheilte. Dabei ergab sich keinerlei Beeinflussung des Transplantats durch die andersgeschlechtliche Unterlage oder deren Gonade. Denselben negativen Erfolg zeitigte der Austausch des Vorderendes zwischen männlichen und weiblichen Puppen der gleichen Art. Hier waren also selbst Gonaden, die nicht durch Übertragung in einen fremden Organismus in ihrer Wirkungsweise gestört sein konnten, nicht imstande, auf andersgeschlechtlich präformierte Organe einen Einfluß auszuüben, selbst wenn diese durch Transplantation geschwächt waren. Wiederholt

scheinen derartige Versuche mit künstlichem rein somatischem Hermaphroditismus bei Arthropoden nicht zu sein.

Gegen die Beweiskraft der von OUDEMANS und KELLOGG gemachten Versuche lassen sich eine ganze Reihe von Bedenken erheben.

Der nächstliegende Einwurf war derjenige, daß die Raupen in zu altem Zustande operiert worden seien. Ihm zu begegnen war auf doppeltem Wege möglich.

Zunächst konnte der Versuch gemacht werden, auch bei ganz jungen Raupen die Kastration vorzunehmen. Das tat MEISENHEIMER, indem er bei den zarten Räumchen vom ersten und zweiten Stadium die Gonaden galvanokaustisch zerstörte; KOPEĆ gelang es, im zweiten Stadium die Gonaden sogar zu extirpieren.

Daneben ist noch eine andere Möglichkeit geboten, die Vorbeeinflussung der Anlagen für die sekundären Sexualcharaktere durch die ursprünglich vorhandenen Gonaden vor der Operation zu umgehen. Zu diesem Zwecke wird nach der Kastration oder Transplantation ein sexuell dimorphes Organ entfernt. Geschieht das früh genug, so kann das Organ in seiner vollen — oder nahezu vollen — Größe regeneriert werden, und auf das Regenerat übt keine oder nur die transplantierte andersgeschlechtliche Gonade einen Einfluß aus. Diesen Versuch machte MEISENHEIMER, indem er die Flügelanlagen extirpierte, KOPEĆ, indem er die Antennenanlagen beseitigte. In beiden Fällen zeigten auch die regenerierten Organe keinerlei Veränderung in bezug auf den Sexualdimorphismus. Gegen MEISENHEIMER konnte geltend gemacht werden, es möchten bei der Exstirpation Reste der ursprünglichen Flügelanlage erhalten geblieben sein; von diesen aus sei der neue Flügel regeneriert worden, und deshalb sei hier noch die ursprüngliche Vorbeeinflussung durch die normale Gonade wirksam. Dagegen konnte v. UBISCH zeigen, daß die Regeneration unabhängig von den alten Resten erfolge. Zu bedenken ist allerdings, daß auch die übrigen Zellen der thoracalen Hypodermis einmal Träger eines, wenn auch geringeren, sexuellen Dimorphismus sind, und dann, daß auch sie von der normalen Gonade beeinflußt wurden.

Der zweite Einwurf geht davon aus, daß nicht die bloße Abwesenheit der normalen Gonaden eine Wirksamkeit auf die sekundären Sexualcharaktere ausübe, sondern erst die Anwesenheit der fremden Gonade. Um diesem Zweifel zu begegnen, nahm MEISENHEIMER die einfache Transplantation vor, und KOPEĆ ging noch

weiter, indem er sogar zahlreiche andersgeschlechtliche Gonaden implantierte. Auch diese Versuche gaben keine anderen Resultate als die ursprünglichen.

Ein dritter Einwurf schließlich richtet sich nicht gegen die Experimente und deren Ergebnisse selbst, sondern gegen Verallgemeinerung der daraus gezogenen Schlüsse. Die Zahl der bis jetzt untersuchten Arten ist außerordentlich gering. Im Grunde genommen ist eigentlich *Lymantria dispar* das einzige Objekt, über welches ausführlichere Versuchsberichte vorliegen. Es erscheint daher trotz der bestätigenden Versuche REGEN's an *Gryllus campestris* zunächst fraglich, ob alle anderen Arthropoden oder auch nur alle Schmetterlinge wirklich das gleiche Verhalten aufweisen.

Selbstverständlich ist es praktisch so gut wie unmöglich, die Versuche auf eine große Zahl geschlechtsdimorpher Falter auszuweiten. Es handelt sich also darum, für die Kontrollversuche ein Objekt zu wählen, bei welchem aus anderen Gründen ein abweichendes Verhalten anzunehmen ist.

Sämtliche bisherigen Untersucher gingen bei der Wahl ihres Objekts allein von technischen Gesichtspunkten aus. Als solche sind zu nennen: leichte Beschaffbarkeit des Materials in beliebiger Menge, geringe Schwierigkeiten bei der Aufzucht, große Widerstandsfähigkeit der Raupen gegen operative Eingriffe und leichte Auffindbarkeit der Gonaden (infolge von Pigmentierung ihrer bindegewebigen Hülle). Daß nur Arten mit starkem Geschlechtsdimorphismus verwendbar sind, ist selbstverständlich. Wie aber das Verhalten des Geschlechtsdimorphismus unter irgendwelchen physiologischen Eingriffen ist, wurde bei der Wahl des Objekts nicht berücksichtigt. Und doch liegen in dieser Richtung schon zuverlässige Angaben über verschiedenartiges Verhalten vor.

Zum Studium von Stammesgeschichte, Verwandtschaftsbeziehungen und Rassenbildung bei Schmetterlingen sind in umfangreichem Maßstabe von den verschiedensten Seiten Versuche über den Einfluß der Temperatur auf die Farbe der Schmetterlinge gemacht worden. Die Mehrzahl dieser Versuche wurde aus äußeren Gründen an Tagfaltern mit geringem sexuellen Dimorphismus vorgenommen, relativ wenige dagegen an sexuell dimorphen Schmetterlingen. Diese wenigen Versuche genügen aber bereits, um eine Ungleichheit im Verhalten des sexuellen Dimorphismus beim Temperaturexperiment zu zeigen.

Meistens wird der Sexualdimorphismus durch die Temperatur

in keiner Weise beeinflußt, so beispielsweise bei *L. quercus*. In einigen Fällen ist es aber gelungen, eine deutliche Verschiebung in den sekundären Sexualmerkmalen zu erzielen. Gelegentlich der Besprechung des Einflusses, welchen die Operationen auf die Farbe meiner Versuchsfalter ausübten, werde ich diese Fälle im Zusammenhang anführen. Hier möchte ich nur kurz auf die erfolgreichen Versuche von FRINGS (1907) und STANDFUSS mit *Cosmotriche potatoria* L. eingehen.

FRINGS brachte frische Puppen dieses Spinners 30—35 Tage lang in eine Temperatur von $+6^{\circ}$ C, STANDFUSS hielt sie (nach brieflicher Mitteilung) 42—44 Tage im Eisschranke bei $+4^{\circ}$ C. Bei derartig vorbehandelten Faltern erschien dann „der ganze grosse Färbungs-Dimorphismus gänzlich geschwunden, d. h. die Geschlechter sind in ihrer Färbung völlig gleich geworden“ (FRINGS). Der Vergleich eines den FRINGS'schen Originalzuchten entstammenden Pärchens der so erzielten Falteraberration mit den daneben abgebildeten normalen Faltern zeigt, daß die Kälteform in beiden Geschlechtern gleich weit von der Norm abweicht und so eine Mittelstellung zwischen beiden einnimmt. Diese Bildung einer Zwischenform ist kein bloßer Zufall, denn einmal konnte STANDFUSS ihr regelmäßiges Auftreten bestätigen, und dann ist die Form auch wie die Kälteformen mancher anderer Falter bei uns in seltensten Fällen im Freien gefunden worden, während sie im Norden (Esthland) häufiger sein soll (SPULER).

Wie bei allen derartigen Versuchen, erwies sich, daß die Kälte auch auf die Entwicklung der Geschlechtsprodukte einen hemmenden Einfluß ausgeübt hatte. Von 4 untersuchten weiblichen Faltern (FRINGS) enthielten 3 in ihren Ovarien nur $\frac{1}{5}$ der normalen Eizahl, einer nur $\frac{1}{3}$ (30—35 bzw. 54 statt mindestens 150 Eier). Es lag nun die Möglichkeit nahe, daß die Schädigung der Gonaden das Primäre wäre und daß die Veränderung der Farbe erst sekundär dadurch veranlaßt sei.

Wie dem auch sei, soviel stand jedenfalls fest, daß der Geschlechtsdimorphismus von *C. potatoria* eine gewisse Labilität aufwies. Er verhielt sich also in dieser Beziehung abweichend von *L. quercus*, die keine, und *L. dispar*, die nur eine geringe Labilität besitzt.

War überhaupt bei einem Falter die Beeinflussung eines sekundären Sexualmerkmals durch operative Eingriffe zu erwarten, so mußte das bei *C. potatoria* geschehen. Das Zusammenfallen mit der

Reduktion der Gonaden schien noch weiter dafür zu sprechen. Aus diesem Grunde wählte ich den Grasspinner als Hauptobjekt für meine Nachprüfung der Befunde an *O. dispar*.

Um gleichzeitig noch einen Fall zur Hand zu haben, wo eine Beeinflussung der Farbe durch einen Eingriff in die Geschlechtsverhältnisse wegen der Beständigkeit des Sexualdimorphismus bei Kälteversuchen nicht zu erwarten war, nahm ich als zweites Objekt *L. quercus*. Infolge äußerer Umstände ging das meiste Material von diesem Spinner aber zugrunde, so daß ich schließlich nur zwei Falter durchbrachte. Eine Beschreibung dieser Versuche habe ich an anderem Orte gegeben; hier genügt der Hinweis, daß die beiden kastrierten Männchen, wie zu erwarten gewesen war, in ihrer Färbung vollständig dem normalen Typus entsprachen.

Auch für die Technik der Versuche an *C. potatoria* wurden von den Temperaturexperimenten Hinweise entlehnt. Bei *O. dispar* konnte der Einwurf gemacht werden, daß die Operation zu spät vorgenommen worden sei. Diese mutmaßliche Fehlerquelle suchten die Experimentatoren auf schwierigen Wegen zu umgehen. Bei der Fragestellung für die Versuche am Grasspinner liegen die Verhältnisse weit einfacher. Die zu den FRINGS'schen Versuchen benutzten Raupen hatten normale Gonaden, welche in normaler Weise den Körper beeinflussten. Trotzdem konnte durch die Wirkung der Kälte der Dimorphismus in der Flügelfärbung noch bei der Puppe angegriffen werden. Daraus geht hervor, daß die Flügelfärbung erst im Puppenstadium bestimmt wird, wie das nach dem Verhalten bei sonstigen Temperaturversuchen ja längst bekannt ist („sensible Stadium“). Erfolgte diese Färbungsbestimmung indirekt durch die thermische Schädigung der Gonaden, so mußte eine direkte operative Schädigung bzw. die Entfernung oder die Transplantation der Gonaden im frühen Puppenstadium auch genügen, um die Färbung zu beeinflussen. Wurde also der Eingriff in die Geschlechtsverhältnisse noch in dem der Puppe vorangehendem Stadium vorgenommen, so war er schon etwas früher erfolgt als erforderlich. Eine Operation im letzten Raupenstadium reichte also für die vorliegenden Zwecke vollständig aus. In Anbetracht der später sich herausstellenden großen Empfindlichkeit der jüngeren *C. potatoria*-Raupen war diese von Anfang an gemachte Erwägung von einiger Tragweite für das Gelingen der Versuche.

Material und Methoden.

Im Hinblick auf die Größe und Konstanz des Sexualdimorphismus schien es nicht erforderlich, nur ausgesuchtes Elternmaterial zu benutzen und die Zucht vom Ei ab im Zwinger vorzunehmen. Damit war es auch ermöglicht, an sich meist widerstandsfähigere Freilandtiere zu verwenden. Es wurden daher Raupen bezogen, welche in der Umgebung von Berlin gesammelt waren und von denen sich die Mehrzahl beim Eintreffen schon im letzten, nur ein Teil noch in jüngeren Stadien befand.

Die Raupen wurden in verschiedenen Zuchtbehältern untergebracht. Am meisten bewährten sich dabei große mit Drahtgaze fenster versehene Holzkasten, deren Boden mit feuchtem Moos oder besser mit lebenden Grassoden etwa 5 cm hoch bedeckt war. In diese Unterlage waren dann mehrere Glasgefäße zur Aufnahme der in Wasser gestellten Futterpflanzen eingesenkt. Als Futter dienten verschiedene Gräser. Am liebsten gefressen wurden *Carex*-Arten, doch war es unmöglich diese in ausreichender Menge zu beschaffen; von Wiesengräsern wurde im allgemeinen nur *Triticum repens* L. angenommen, merkwürdigerweise aber nach der Operation fast ausnahmslos verschmäht. Nach zahlreichen Versuchen mit anderen Gräsern erwies sich die an fließenden Gewässern überaus häufige große *Phalaris arundinacea* L. als geeignetste Futterpflanze und wurde daher auch dauernd gegeben. Angaben darüber, daß dieses Gras überhaupt zu den für *Cosmotriche potatoria* bekannten Futterpflanzen gehört, konnte ich übrigens nicht finden.

Das Futter mußte oft erneuert werden, da die Raupen sehr stark und ziemlich verschwenderisch fraßen; daneben mußte auch für eine reichliche Besprengung gesorgt werden. Schon der Artname des Grasspinners, *potatoria*, weist auf sein starkes Trinkbedürfnis hin. So war es nötig, in den heißen Sommertagen täglich mindestens zweimal die Raupen tüchtig zu besprengen, und gleich darauf konnte man sehen, wie sie gierig die großen Wassertropfen aufsogen und dann sofort ans Fressen gingen. Auch direkte Sonnenbestrahlung war den Raupen sehr zuträglich.

Die zur Operation bestimmten Raupen wurden in kleinen dichtschießenden Glasschalen durch Ätherdampf betäubt. Zu vermeiden war dabei jede direkte Berührung mit dem Äther, welche die Raupen schwer schädigt. Die Dauer der Narkose wurde so bemessen, daß die Tiere herausgenommen wurden, sowie die schwachen Zuckungen

in den Afterfüßen der sonst schon gelähmten Raupen aufhörten. Eine längere Narkose führt zu tetanischer Muskelspannung, die zwar nicht tödlich, bei der Operation aber hinderlich ist. Wichtig war ein guter Ernährungszustand der Raupen; Tiere, die ich einen Tag hungern ließ, damit der Darm nicht so stark gefüllt wäre, überstanden die Eingriffe viel schlechter.

Die betäubten Raupen wurden möglichst lang ausgestreckt, um das Körpervolumen zu vergrößern und den Blutdruck entsprechend zu verringern. Hierauf wurde auf der Rückenseite des 5. Abdominalsegments ein etwa 4 mm langer Querschnitt mit der Schere angebracht. Wenn derselbe zwischen den ersten beiden der mit kurzen schwarzen Stachelhaaren besetzten Höckerpaare ausgeführt wurde, traten beim Auseinanderziehen der Wundränder die Gonaden sofort zutage. Die Gonaden wurden nun mit feiner Pinzette vorsichtig gefaßt, hervorgezogen und durch einige Scherenschnitte herausgelöst. Hierauf wurden die Wundränder möglichst glatt aneinander gepreßt, das reichlich hervorquellende Blut mit reinem Fließpapier abgesogen und dann rasch mit verdünnter Ätherkollodiumlösung über die Wunde gepinselt. Für die Transplantation wurden die isolierten Geschlechtsdrüsen zunächst in RINGER'sche Flüssigkeit geworfen, in der sie zum mindesten stundenlang ungeschädigt aufbewahrt werden konnten. Beim Einführen derselben in den fremden Organismus wurde dann neben dem Darm durch Auseinanderspreizen mit der Pinzette ein kleiner Hohlraum gebildet, in den die zu transplantierenden Gonaden hineingleiten konnten. Der Wundverschluß erfolgte in gleicher Weise wie bei der Kastration.

Im allgemeinen bietet die Operation keine Schwierigkeiten. Es wurde selbstverständlich mit aseptischen Instrumenten gearbeitet und auf möglichste Sauberkeit geachtet. Die Durchschneidung des Dorsalgefäßes ist ohne die geringste Bedeutung für die Lebensfähigkeit der Raupe; ebenso können bei der Operation größere Fetzen des Fettkörpers mit beseitigt werden. Sorgfältig zu vermeiden ist aber jede Beschädigung der Darmwand und der Vasa Malpighii. Verletzungen beider Organe, die besonders bei der Transplantation leicht vorkommen, führen fast ausnahmslos zum Tode; nur in einem Falle fand ich in einem Falter noch ein Stück eines nahezu unveränderten larvalen Harngefäßes, das augenscheinlich bei der Operation abgeschnitten worden und so der Umbildung entgangen war. Etwa mit implantierte Fremdkörper, chitinige Hautfetzen oder Stachelhaare, stören Heilung und Entwicklung nicht,

wenn nicht gleichzeitig eine Infektion statthat. So traf ich mehrmals derartige Haare von degeneriertem Fettkörper umgeben im Inneren von Versuchsfaltern an.

Die Auffindung der Geschlechtsdrüsen im Raupenkörper stößt auf keine Schwierigkeiten, da dieselben durch die Färbung ihrer bindegewebigen Hülle hervortreten. Bei den jüngeren Raupenstadien sind die Gonaden beider Geschlechter blaßgelb gefärbt, die männlichen meist etwas dunkler, die weiblichen oft fast weißlich. Zu Beginn des letzten Stadiums sind die Ovarialanlagen zitronengelb, die Hodenanlagen leuchtend orange gelb; im Laufe der Entwicklung erreichen dann die Ovarien allmählich fast den gleichen Pigmentierungsgrad wie die Hoden.

Nach dem Erwachen aus der Narkose pflegten die operierten Raupen unter heftigen Zuckungen um sich zu schlagen. Es war dann nach einiger Zeit erforderlich, den Wundverschluß nachzuprüfen und ihn dort, wo er vom Blutdrucke gesprengt war, auszubessern. Binnen kurzem beruhigten sich die Raupen und begannen langsam umher zu kriechen; nach einem halben Tage waren die meisten schon wieder soweit erholt, daß sie Futter annahmen. Wichtig war eine reichliche Bespurgung, da die operierten Raupen ein gesteigertes Wasserbedürfnis besitzen.

Die Hauptmenge der Verluste fiel naturgemäß in die erste Zeit nach der Operation. In manchen Fällen ließ sich dann bei der Sektion direkt als Todesursache eine Verletzung des Darmes u. a. nachweisen. Manchmal verweigerten die Raupen ohne ersichtlichen Grund die Nahrungsaufnahme, vielleicht infolge übermäßigen Blutverlustes zu sehr geschwächt oder bei der Operation irgendwie infiziert. Auffällig war die Verschiedenheit der Verluste bei den einzelnen Altersstufen. Von Raupen vor der letzten Häutung wurden im ganzen nur 30 operiert. Von diesen überstand eine einzige die letzte Häutung, nach welcher sie an der Schnittstelle eine breite weiße Narbe trug; sie war ziemlich schwächlich und ging dann bald ein, ohne sich verpuppen zu können.

Von den Raupen, welche im letzten Stadium operiert waren, entwickelten sich fast alle diejenigen gut, welche erst einmal Futter angenommen hatten. Sie erreichten genau dieselbe Größe wie die normalen Kontrolltiere, spannen sich wie diese ein und verpuppten sich nach einigen Tagen im Kokon. Nur wenige (4) waren nicht imstande, sich der Raupenhaut zu entledigen und starben unverpuppt. Die Puppen besaßen alle die normale Gestalt und Größe und zeich-

neten sich nur durch das Vorhandensein eines quergestellten Eindruckes auf der Rückenseite des 5. Segments aus, eine Folge der Narbe in der Raupenhaut.

Die Zahl der Versuchsraupen betrug insgesamt 114 Stück, welche an verschiedenen Tagen vom 20./5. bis 3./6. 1913 operiert wurden. Die erste Verpuppung einer Versuchsraupe fand am 2./6. statt, der erste Falter schlüpfte am 3./7. aus. Neben den operierten Raupen wurde noch eine geringe Anzahl von normalen unter den gleichen Bedingungen aufgezogen. Auch diese begannen etwa zur selben Zeit mit dem Schlüpfen (1./7.).

Die fertig erhärteten Falter tötete ich mit Blausäure und schnitt ihnen die Abdomina ab. Die Vorderkörper wurden gespannt; die Leiber seziierte ich in physiologischer Kochsalzlösung. Die präparierten inneren Geschlechtsorgane wurden im Zusammenhang mit den äußeren Genitalien isoliert und in Alkohol konserviert.

Sämtliche erzielten Falter wurden in der Reihenfolge des Ausschlüpfens mit laufenden Nummern versehen, ohne Rücksicht darauf, ob es sich um normale kastrierte, transplantierte oder anders beeinflusste Tiere handelte.

Nach Abschluß des Versuches lagen an Faltern zusammen 55 vor, von denen 32 operiert waren, und zwar: an ♂♂ der Stammart: 10 normale, 10 vollständig kastrierte, 1 halbseitig kastriertes, 6 transplantierte und 1 mit zwei akzessorischen Hoden; an ♂♂ der Aberration *berolinensis*: 3 normale, 1 transplantiertes, 1 mit zahlreichen (6) Ovarien; an ♀♀ der Stammart: 10 normale, 8 kastrierte, 3 transplantierte und 1 zwittriges.

In der Tabelle I habe ich die Falter in der Reihenfolge des Schlüpfens mit den erforderlichen Daten zusammengestellt. Schon an dieser Stelle sei darauf hingewiesen, daß durch die Operation die Dauer der Puppenruhe nicht, oder nicht nachweisbar, beeinflusst wurde. Ebenso trat in der bei Insecten ja weit verbreiteten Erscheinung, daß zunächst die ♂♂ und gegen das Ende der Schlüpfperiode erst die Mehrzahl der ♀♀ die Puppe verlassen, keine Verschiebung ein.

Alle meine Falter sandte ich zur Beurteilung an die Herren CARL FRINGS-Bonn und Prof. Dr. M. STANDFUSS-Zürich. Bei Besprechung der Färbungsveränderungen werde ich Gelegenheit haben, auf deren Mitteilungen zurückzukommen.

Der Einfluß der Operation.

Der Dimorphismus zwischen ♂ und ♀ von *C. potatoaria* besteht im Auftreten einer ganzen Reihe von konstanten Differenzen zwischen beiden Geschlechtern. Wie bei zahlreichen Spinnern sind die Antennen der ♂♂ von *C. potatoaria* zweireihig lang gefiedert. Die Fiedern selbst sind mit Sensillen außerordentlich dicht besetzt; besonders die Zahl der langen, endwärts abgestumpften S. trichodea ist sehr groß. Bei den weiblichen Faltern sind die Fühlerfiedern kurz und nur sehr spärlich mit haarförmigen Sensillen besetzt. Auch der Flügelschnitt beider Geschlechter ist verschieden. Die Flügel der weiblichen Falter gleichen denen verwandter Spinner im Umriß fast völlig. Bei den männlichen Flügeln erscheint dagegen der Vorderrand der Vorderflügel etwas verkürzt, die Seiten stärker gerundet; die Vorderwinkel sind relativ rund und treten kaum hervor. Wesentlich auffälliger sind die Unterschiede in der Färbung der Flügel. Diese sind im männlichen Geschlechte dunkel violettbraun, im weiblichen ockergelb. Statt einer genaueren Schilderung der Verhältnisse im einzelnen zu geben, möchte ich mich mit dem Hinweis auf die Abbildung eines typischen Pärchens begnügen. Die Unterschiede im Aussehen des Abdomens beruhen zum Teil auf der Ausbildung der Geschlechtsorgane. Es liegt auf der Hand, daß die großen Ovarien viel mehr Platz beanspruchen als die Hoden. Während also die ♂♂ sehr schlanke, im Querschnitt fast gleichseitig dreieckig erscheinende Abdomina besitzen, sind diejenigen der ♀♀ dick rund aufgetrieben. Einen weiteren Unterschied bildet es noch, daß beim ♂ an der Hinterleibsspitze die Beschuppung außerordentlich lang ist und in dichten Büscheln absteht, so daß der Hinterleib nach hinten geradezu erweitert scheint. Daß schließlich auch die Copulationsorgane und die Ausführungsgänge der Gonaden mit ihren Anhangsgebilden bei beiden Geschlechtern tiefgreifend verschieden sind, bedarf kaum der Erwähnung.

Im Folgenden soll kurz geschildert werden, wie sich diese Merkmale bei den operierten Faltern verhalten.

Allgemeine Morphologie.

Betrachtet man die Gestalt des normalen und des kastrierten oder transplantierten Falters nebeneinander, so überrascht der außerordentlich geringe Unterschied zwischen beiden.

Was zunächst die Größe der Versuchsfalter anlangt, so ent-

spricht dieselbe völlig der normalen. Irgendwelche direkte Hemmung oder sonstige Beeinflussung des Stoffwechsels findet durch die operative Behandlung der Gonaden nicht statt. Da überdies die Raupen nach der Operation eifrig weiter fraßen und die gleiche Größe wie normale erreichten, konnten sich auch eben so große Falter ergeben wie diese. Es gilt dies für beide Geschlechter in gleicher Weise. Wie die Größe, so wurden auch die morphologischen Sexualunterschiede durch den Versuch nicht berührt. Der Dimorphismus der Antennen war in keiner Weise beeinflusst. Die kastrierten wie die transplantierten Falter zeigten genau die gleiche Differenz in der Fiederlänge und in der Zahl der Sensillen wie die normalen. Ebenso wich der Flügelschnitt der Versuchsfalter in keiner Weise von dem der Kontrolltiere ab. Der Umriß des Flügels ist bei der Beurteilung des Sexualdimorphismus mit besonderer Vorsicht zu verwenden. Die in der Puppe noch relativ klein angelegten Flügel werden nach dem Schlüpfen durch Einpressen von Hämolymphe entfaltet. Der ausgebreitete Flügel ist dann zuerst noch ziemlich weich und erhärtet erst allmählich. Wird nun ein frisch geschlüpfter Falter zu früh abgetötet und obendrein durch Abschneiden des Abdomens dem Blut ein Ausweg verschafft, so ist das natürlich von Einfluß auf die ausgespannte Flügelmembranen. Die Spannung läßt sofort nach, und die elastische Haut kontrahiert sich etwas, so daß die Flügel auf der Fläche wellig erscheinen und auch im Umriß leicht etwas verändert werden. So befand sich unter meinem Material ein ♀ (No. 46), dessen linker Vorderflügel einen etwas verkürzten Vorderrand zeigte und damit sich dem männlichen Typus näherte. In Wirklichkeit war es ein normales ♀, welches ich irrtümlich zu früh nach dem Schlüpfen sezirt hatte und bei welchem ich während der Sektion die allmähliche Veränderung der Flügelform beobachten konnte. Auch die Schuppenform wurde durch die Operation nicht beeinflusst.

Schon oben wurde darauf hingewiesen, daß die äußere Gestalt des Abdomens in weitgehendem Maße durch die darin befindlichen Gonaden bestimmt wird. Wenn in der Verteilung der Gonaden eine Veränderung eintritt, so muß dies auch die Körpergestalt beeinflussen. Fehlen dem weiblichen Falter die 8 großen Eiröhren, welche normalerweise den größten Teil seines Leibes erfüllen, so ist naturgemäß der Leib schlanker, ganz gleichgültig, ob nur eine Kastration stattgefunden hatte oder an Stelle der weiblichen Gonaden die relativ kleinen Testes transplantiert worden waren. Bei den

männlichen Faltern macht sich der Verlust der Hoden äußerlich nicht bemerkbar, da die fehlende Masse zu gering ist. Dagegen führt das Vorhandensein von Ovarien im männlichen Körper selbstverständlich zu einer Auftreibung des Abdomens über die gewöhnliche Größe hinaus.

Während nun bei anderen Faltern (*Orgyia gonostigma* F.) diese Beeinflussung der Abdominalgestalt durch die Gonaden sehr groß zu sein scheint, ist das bei *C. potatoaria* nicht der Fall. Hier ist sie in den meisten Fällen so gering, daß man allein nach der Form des Abdomens nur schwer sagen kann, ob bei dem betreffenden Tier eine Operation stattgefunden hat oder nicht. Die Ursache hierfür bildet die verschiedene Entwicklung des Fettkörpers. Beim normalen Falter-♀ werden nahezu die gesamten Reservestoffe, welche die Raupe aufgespeichert hatte, zur Bildung der Eier verwendet. Von dem stark entwickelten larvalen Fettkörper ist daher in der Imago fast nichts mehr zu bemerken. Durch die Kastration wird diese Verwendung zur Dotterbildung ausgeschlossen. Die Reservestoffe bleiben also wie vorher in dem Speicherorgan des Fettkörpers liegen. An Stelle der Eiröhren füllt dann der vikariierend dafür stark entwickelte Fettkörper die Leibeshöhle aus und verleiht dem Abdomen eine ebenfalls, wenn auch weniger stark, aufgetriebene Gestalt. Umgekehrt liegen die Verhältnisse beim ♂. Hier ist normalerweise das Abdomen von reichlich entwickeltem Fettkörper erfüllt. Die Reservesubstanzen dienen nur indirekt der Fortpflanzung, indem sie dem Tiere bei seiner geringen oder mangelnden Fähigkeit der Nahrungsaufnahme es ermöglichen, lange Zeit in rasendem Fluge auf der Suche nach einem ♀ umherzustreichen. Erfolgt nun die Transplantation eines Ovars, so dienen die Reservestoffe zum Aufbau der Eier. Die Masse des Abdominalinhaltes wird also wenig beeinflusst, nur durch die abweichende Anordnung, vielleicht auch in chemischer Beziehung, wird eine Volumenvermehrung hervorgerufen. Die Beschuppung des Abdomens ist bei beiden Geschlechtern weder durch die Kastration noch durch die Transplantation irgendwie geändert worden.

Geschlechtsapparat.

An den Geschlechtswerkzeugen möchte ich zur Besprechung drei verschiedene Teile unterscheiden, den Copulationsapparat, die Geschlechtswege mit ihren Anhangsorganen und die Gonaden.

Was zunächst den Copulationsapparat anlangt, so ließ

sich bei sämtlichen operierten Faltern nicht der geringste Unterschied von der Norm in seinem Aufbau feststellen. Der Bau des Copulationsapparats ist demnach völlig unabhängig von den Gonaden.

Ehe ich auf das Verhalten der Geschlechtswege und der Gonaden eingehe, möchte ich einen Blick auf den Bau des normalen inneren Geschlechtsapparats werfen.

Im männliche Geschlechte sind die beiden Hoden durch eine gemeinsame Hülle zu einem einfachen kugelförmigen Organe vereinigt. Von diesem entspringen zwei zunächst etwas verdickte, dann rasch sich verengernde Vasa deferentia. Die akzessorischen Drüsen des männlichen Apparats sind zwei außerordentlich lange, an ihren Enden getrennte, sonst aber fest miteinander verbundene Schläuche. Kurz vor ihrem Übergange in den unpaaren Ductus ejaculatorius sind die Schläuche zu längsovalen Blasen erweitert, und in diese treten von der Seite her die Vasa deferentia ein. Kurz nach der Vereinigung der beiden Blasen erfolgt wieder eine Verengung, und diese schlanke Gestalt behält der Ductus ejaculatorius bis zu seinem Eintritt in das Copulationsorgan.

Beim ♀ sitzen die je vier langen Eiröhren auf den kurzen paarigen Oviducten, die sich bald zum unpaaren Oviduct vereinigen. In diesen mündet von der Ventralseite her der dünne Gang zur Bursa copulatrix. Ihm gegenüber befindet sich auf einer kleinen Erhebung der Receptakelapparat. Er besteht aus zwei schlanken schlauchförmigen Drüsen, welche an ihrer Basis zu Blasen erweitert sind. Die beiden Blasen und das sackförmige Receptaculum seminis gehen gleichzeitig in einen feinen unpaaren Schlauch über, der wiederum kurz vor dem Eintritt in den Oviduct eine kleine Erweiterung besitzt. Die Klebdrüsen schließlich sind außerordentlich lange Drüsenschläuche, welche am Ende seitlich in größere ovale Blasen einmünden. Die schlanken Stiele der Blasen sitzen der geringen Enderweiterung eines rasch dünner werdenden und kurz vor der Geschlechtsöffnung mündenden unpaaren Ganges auf.

Die eigentlichen Geschlechtswege werden durch die Operation direkt mechanisch angegriffen und dementsprechend auch etwas verändert. Beim ♂ enden die Vasa deferentia nach Kastration blind mit einer geringen Anschwellung. Die Länge des restierenden Teiles der Vasa ist abhängig von der Art der Operation; bei dem einzigen halbseitig kastrierten Falter waren das kastrierte und das mit einem Hoden versehene Vas annähernd gleich lang, während КОРЕЦЬ bei *L. dispar* das kastrierte Vas oft kürzer fand. Unter-

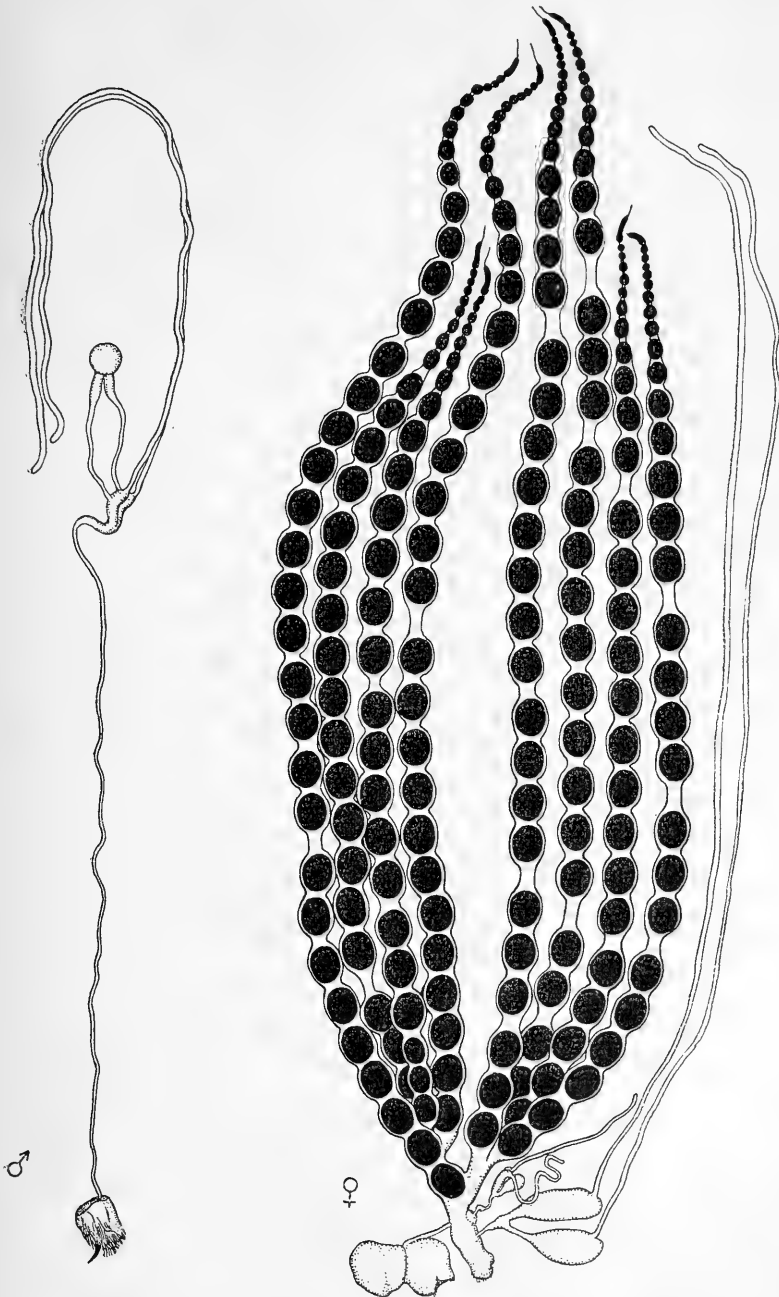


Fig. A. Männlicher und weiblicher Geschlechtsapparat von *C. potatoria* L.
 Zool. Jahrb. XXXV. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol.

schiede im Bau der Anhangsdrüsen oder des Ductus ejaculatorius konnte ich nicht feststellen. Beim ♀ war die Art der Operation von noch größerem Einflusse auf die Gestalt der Oviducte. Bald war der Oviduct ganz kurz und unpaar, bald waren die beiden paarigen Äste noch erhalten. In einem Falle waren sogar auf der einen Seite infolge unvollständiger Exstirpation, wohl verbunden mit Regeneration, noch Reste der vier Eiröhren, natürlich ohne Eier, erhalten. Abnorme Wucherungen, wie sie KOPEĆ von *L. dispar* beschreibt, fand ich nie. Am Receptakel- sowie am Bursalapparat konnte ich keinerlei Abweichungen finden. Bei den Klebdrüsen schien es zunächst, als ob sie bei operierten Individuen kürzere verzweigte Drüsenschläuche besäßen. Im weiteren Verlaufe stellte sich aber heraus, daß entsprechende Verzweigungen, astförmig oder kammförmig, auch bei normalen Faltern auftreten und wohl nur eine Folge von Wachstumsstörungen durch Druck bedeuten.

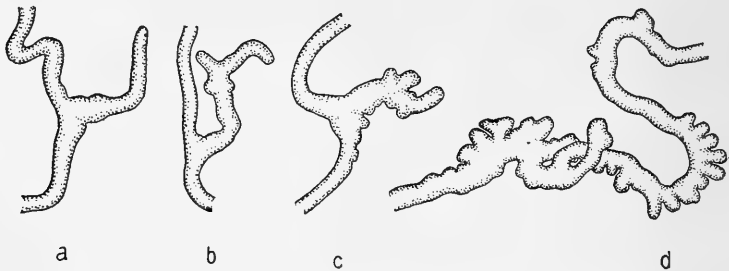


Fig. B. Weiblicher Geschlechtsapparat: verzweigte Kittdrüsen.

Die Untersuchung der Gonaden bietet ebenfalls keine Besonderheiten. Die transplantierten Hoden besitzen stets einen kurzen Rest des Vas deferens; derselbe ist, wie schon KOPEĆ feststellte, als Regenerat von dem mit der Gonade exstirpierten Anlagenrest aus zu betrachten. In einem Falle beobachtete ich ebenfalls das Vorhandensein zweier derartiger Vas deferens-Regenerate und konnte dabei feststellen, daß der dazu gehörige Hoden einfach war — es handelt sich also dabei um eine doppelte Regeneration und nicht um Verschmelzung zweier Anlagen. Was die Größe der transplantierten Hoden anlangt, so hat man den Eindruck, als ob sie diejenige eines halben normalen Doppelhodens etwas überträfe, dasselbe gilt auch besonders für den restierenden Hoden des einseitig kastrierten Falters. Dieser Unterschied kann auf vikariierende Hypertrophie zurückgeführt werden, er kann aber auch rein phy-

siologisch sein, da meist schon ein Teil des Spermas bei den normalen Hoden in die Leitungswege übergetreten ist. Der in ein normales Weibchen transplantierte Hoden (No. 16) war normal entwickelt. Die Färbung der Hoden wurde durch die Transplantation

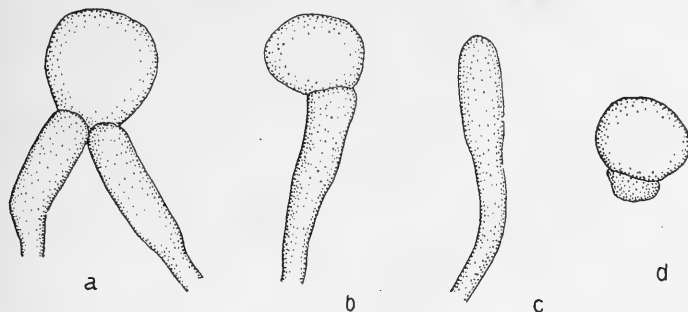


Fig. C. Männlicher Geschlechtsapparat. a normaler Doppelhoden mit Vasa deferentia. b einfacher Hoden bei einseitiger Kastration. c Vas deferens nach Kastration. d transplantiertes Hoden.

nicht beeinflusst. Die transplantierten Ovarien waren sämtlich durch die technischen Unvollkommenheiten bei der Operation etwas geschädigt. Ihre Eiröhren waren infolge verheilter Quetschungen vielfach miteinander verwachsen, die Zahl der Eier war gering. Während aber die Eier der Farbe nach, wegen des später noch genauer zu behandelnden Fehlens eines grünen Farbstoffes, deutlich von den normalen abwichen, ließen sich Unterschiede in ihrer Form nicht nachweisen; in der Größe waren sie meist etwas zurückgeblieben, was wohl auf die mangelhaftere Ernährung zurückzuführen ist.

Färbung.

Weitaus das größte Interesse beansprucht der Einfluß, welchen die Operationen auf die Färbung des Grasspinners hatten. Wurden doch die Versuche nur im Hinblick darauf angestellt, daß die FRINGS-STANDFUSS'schen Kälteversuche eine gewisse Labilität der Färbung von *C. potatoria* erwiesen hatten. Die Hoffnung, daß diese Labilität der Färbung auch der Anwesenheit oder dem Fehlen der Gonaden gegenüber sich bemerkbar machen würde, hat sich nur zum Teil bestätigt. Nur männliche Falter zeigten eine Tendenz zur Thelyidie, während bei den weiblichen jegliche Anzeichen von Arrhenoidie fehlten.

Es erscheint unnötig, eine genaue Beschreibung des Äußeren

aller Falter zu geben, welche in meiner Zucht erzielt wurden. Ich beschränke mich daher darauf, die allgemeinen Resultate zu erwähnen und durch die Tafelabbildungen zu erläutern. Eine Besprechung der Färbung kann sich dabei füglich auf die Flügelfarbe beschränken, da die Farbe des übrigen Körpers etwa dem Mittelwert für die Flügel entspricht.

Ich beginne dabei mit den männlichen Faltern der Stammart (Nominalform).

Bei der Betrachtung des gesamten Materials stellte sich heraus, daß es möglich war, sämtliche erhaltenen männlichen Falter von *C. potatoaria* — normale, kastrierte und transplantierte — in einer Reihe einzuordnen. Als Ausgangspunkt wurde dabei derjenige Falter gewählt, welcher in seiner Farbe am weitesten von dem weiblichen Typus entfernt war. Bei diesem Individuum, welches von dem mir vorliegenden Material also am ausgesprochensten die männliche Richtung des Geschlechtsdimorphismus repräsentiert, ist die Grundfarbe der Vorderflügel überall violettbraun, nur im Gebiete des Analfeldes findet sich eine schwache gelbliche Aufhellung. An diesem dunklen Typus schließen sich dann weiter Formen an, bei denen von der Nierenmakel der Vorderflügel aus ein gelber Wischer sich bis zu der dunklen Schräglinie hinzieht. Weiterhin erfolgt dann eine Aufhellung außerhalb der Schräglinie, und auch innerhalb derselben tritt außer dem Streifen vom Nierenmakel aus Gelb auf. Die Aufhellung des Analfeldes breitet sich allmählich aus, wird rein gelb und verfließt mit der gelben Färbung der Flügelmitte. Außerhalb der gezackten Randbinde waren schon vorher kleine gelbliche Flecke erkennbar; diese nehmen nun an Ausdehnung zu und verschmelzen miteinander. Schließlich ist der Flügel fast ganz gelb, bis auf das dunkle Schrägband, die zackige Randlinie und einen breiten bräunlichen Wischer entlang der basalen Hälfte des Vorderrandes. Gleichen Schritt mit der Aufhellung des Vorderflügels hält derselbe Vorgang bei dem Hinterflügel. Auch hier verschiebt sich allmählich der Grundton vom Bräunlichen ins Gelbliche, ohne jedoch so tiefgreifende Unterschiede aufzuweisen.¹⁾

1) Bei zahlreichen Faltern, und so auch bei *C. potatoaria*, finden sich auf den Flügeln zweierlei Arten von Schuppen; kürzere, breitere bilden eine tiefere und längere, schlankere eine darüber liegende Schicht. Beide Schichten sind manchmal ungleich gefärbt, derart, daß die obere dunkler und eintöniger, die untere heller und an Zeichnungselementen reicher ist. Wird durch Abflattern die vergänglichere Oberschicht beseitigt, so er-

Interessant ist es nun, bei den so angeordneten Faltern zu verfolgen, wie sich Färbung und Geschlechtsverhältnisse zueinander verhalten (Tabelle II).

Als erstes Resultat ergibt sich sofort, daß durch die Operationen keine durchgängigen Veränderungen besonderer Art verursacht werden. Alle Falter bilden miteinander eine ziemlich gleichmäßige Reihe, welche nicht entsprechend den Versuchen zwei oder drei mehr oder weniger scharf getrennte Gruppen unterscheiden läßt. Ein absoluter Unterschied im Verhalten der normalen, kastrierten und transplantierten Falter besteht also nicht. Es schieben sich vielmehr die einzelnen Reihen so vollständig ineinander, daß man eine Beeinflussung des Somas durch die Operation fast ausschließen möchte.

Anders gestaltet sich das Bild, wenn man die Verteilung der einzelnen Gruppen innerhalb der gemeinsamen Reihe berücksichtigt. Schon ein Blick auf die drei Kolumnen der Tabelle II zeigt, daß der Hauptanteil der ersten oben, der der zweiten in der Mitte und der der dritten unten gelegen ist. Das tritt noch auffälliger hervor, wenn man den Schwerpunkt der Kolumnen als arithmetisches Mittel der Falternummern berechnet. Dabei ergibt sich, daß die normalen Falter im Mittel zwischen 9 und 10 (9,5), die kastrierten zwischen 15 und 16 (15,7), die transplantierten zwischen 21 und 22 (21,5) der Gesamtreihe von 28 zu stehen haben würden. Ein relativer Unterschied im Verhalten der drei Falterreihen ist demnach vorhanden. Durch die Operation wurde die Färbung des ♂ von *C. potatoia* beeinflusst, derart, daß bei Kastration im allgemeinen eine geringere, bei Transplantation eine größere thelytrophe Aufhellung stattfand.

Bei der Spärlichkeit meines Kontrollmaterials an normalen Faltern schien es wünschenswert, noch weitere normale *C. potatoia* ♂♂ zum Vergleiche heranzuziehen. Wie eingangs erwähnt, sandte ich daher meine Falter an Herrn C. FRINGS-Bonn. Aus seiner Antwort möchte ich an dieser Stelle die hierher gehörigen Sätze wörtlich wiedergeben: „Nun zu den ♂♂: No. 5 und 27 sind so stark mit

scheint der Falter daher heller. Das Gleiche gilt auch für *C. potatoia*, deren Oberschuppen größtenteils, deren Unterschuppen aber nur im distalen Abschnitt pigmentiert sind. Völlig unabhängig hiervon ist die Gelb- oder Braunfärbung der Flügel. Sie beruht auf der Anwesenheit verschieden gefärbter Pigmente in den Schuppen und betrifft in gleicher Weise beide Schuppenlagen.

Gelb gemischt, dass sie sehr wohl vom Experiment beeinflusst sein können. Aberrativer Weise kommen solche Stücke gelegentlich in der Natur vor, doch ziemlich selten. No. 12 und 33 sind dagegen m. E. sicher vom Experiment beeinflusst; derartige Exemplare sah ich unter Normalzuchten niemals. Etliche Falter meiner Kältezuchten (30—35 Tage + 10° C) entsprechen Ihren beiden Tieren gänzlich. Es ist hier eine entschiedene Hinneigung zum ♀-Typus durch bedeutende Aufhellung der Grundfarbe zu konstatieren . . . Im übrigen konnte ich nichts irgendwie auffälliger Abweichendes vom Normaltypus des ♂ unter den Faltern finden.“ Diese Mitteilung war, wie ich ausdrücklich betonen möchte, in meinen Händen, ehe ich an FRINGS meinen Operationsbericht bzw. den anatomischen Befund mitteilte. Blickt man nun auf die Tabelle der Falter, so wird man finden, daß No. 5 und 27 kastrierte Falter, No. 12 und 33 transplantierte Falter bezeichnen! Danach konnte also ein Spezialkenner in zwei Fällen mit Wahrscheinlichkeit, in zwei weiteren mit Bestimmtheit an der Flügelfarbe den Eingriff in die Geschlechtsverhältnisse konstatieren. Diese Tatsache scheint mir trotz der Knappheit meines Materials von einschneidender Bedeutung für die Beurteilung zu sein.

Während bei den ♂♂ eine ganz beträchtliche Verschiedenheit in der Färbung vorkam, ist das bei den weiblichen Faltern nicht der Fall. Hier beruht die gesamte Variabilität auf minimalen Schwankungen in der Intensität des Ockergelb und der Deutlichkeit der Zeichnung. Auf Tabelle IV habe ich die Gesamtheit der erzielten Falter-♀♀ zusammengestellt, beginnend mit dem am hellsten gelb gefärbten und endend mit dem relativ dunkelsten. Eine weitere Bedeutung kommt dieser Anordnung aber nicht zu. Irgendwelche Unterschiede prinzipieller oder nennenswerte gradueller Art zwischen normalen, kastrierten und transplantierten ♀♀ sind nicht vorhanden. Die bei den Kälteversuchen auftretende Hinneigung zum männlichen Typus konnte durch einen Eingriff in die Geschlechtsverhältnisse nicht einmal andeutungsweise hervorgerufen werden.

Neben den Faltern der Stammform in beiderlei Geschlecht erzog ich aus dem Materiale auch einige ♂♂ von *C. potatoia* L. ab. *berolinensis* HEYNE. Dies ist eine sehr eigentümliche Form, welche erst kürzlich in der Gegend von Berlin und in England aufgetreten und noch auf diese Gebiete beschränkt ist. Bei ihr sind die Flügel in ihrer Grundfarbe weißlich-gelb, mit wenig Ockergelb untermischt; die Zeichnung, welche mit derjenigen der Nominalform übereinstimmt,

wird von schwarzer Beschuppung gebildet. Übergänge zwischen Nominalform und Aberration sind bisher noch nie beobachtet worden; eine Erklärung meiner aufgehellten Falter als Bastarde ist daher ausgeschlossen.

Von dieser Aberration schlüpften mir im ganzen 5 ♂♂, von denen 3 normal und 2 transplantiert waren. Wie bei den ♀♀ der Stammart, waren auch hier die Unterschiede nur minimal. Mit Sicherheit festzulegen ist eigentlich bloß die stärkere oder schwächere Ausdehnung des schwarzen Wischers entlang des Vorderrandes der Vorderflügelbasis. Der Vergleich mit den anatomischen Befunden zeigte, daß die beiden Falter mit stärkerer schwarzer Bestäubung die beiden transplantierten sind. Die Abweichung von den normalen ♂♂ ist aber so gering, daß derselben keinerlei Bedeutung beigemessen werden kann, zumal da das Vergleichsmaterial auch viel zu spärlich ist.

Hämolymphe und Eier.

Die Existenz eines Sexualdimorphismus der Schmetterlingshämolymphe wurde von BUCKELL (1890) zum ersten Male nachgewiesen und von STECHE (1909) wieder entdeckt. Eingehende Studien über diese merkwürdige Tatsache wurden von GEYER angestellt, welcher seine Untersuchungen über eine Reihe verschiedener Insectenordnungen ausdehnte. Bei Schmetterlingsraupen fand er dabei vorherrschend, daß das ♂ farblose oder hellgelbliche bis grünliche Hämolymphe besitzt, das ♀ dagegen intensiver gefärbte, meist grüne, seltener gelbe. Ein analoges Verhalten konnte ich auch bei *C. potatoia* feststellen.

Bei den jüngeren Raupenstadien des Grasspinneres tritt der Dimorphismus der Hämolympfenfärbung noch nicht ausgesprochen hervor. Die Hämolymphe ist hier glashell, mehr oder weniger grünlich angehaucht. Zwar pflegt dieses Vorhandensein von Farbstoff bei den weiblichen Raupen im allgemeinen stärker zu sein, aber gelegentlich besitzen auch männliche ausgesprochen grünliches Blut, dunkler sogar als manche weibliche Raupen. Dagegen hat es den Anschein, als ob die Intensität der Färbung bis zu einem gewissen Grade abhängig ist von der Zeit, welche seit der letzten Nahrungsaufnahme verflossen ist: Raupen, die einige Tage gehungert hatten, besaßen durchgängig auffällig helle Hämolymphe. Danach würde also der Blutfarbstoff im Laufe der Zeit abgebaut oder ausgeschieden werden können. Leider ließ sich aus Mangel an Material nicht

mehr feststellen, ob dies eine zufällige oder eine regelmäßig auftretende Erscheinung sei.

Nach der letzten Häutung ist die Verschiedenheit stets ganz deutlich ausgeprägt. Die männlichen Raupen besitzen dann eine leicht gelbliche oder schwach grünliche Hämolymphe, die weiblichen eine mehr oder weniger ausgesprochen grüne. Die Puppen wurden auf ihre Blutfarbe hin nicht untersucht.

Die Sektion normaler Falter ergab, daß bei den männlichen Tieren die Hämolymphe glashell mit einem Stich ins Gelbliche ist. Die Hämolymphe normaler ♀♀ ist zwar nicht ganz farblos, sondern leicht schmutzig grau, aber im ganzen ist sie doch relativ hell und wenig von der des ♂ verschieden.

Anders verhielten sich die kastrierten Falter. Die männlichen Kastraten wichen in keiner Weise von den normalen ♂♂ ab und besaßen wie diese eine nahezu glasklare Hämolymphe. Das Blut der weiblichen Kastraten dagegen unterschied sich von demjenigen normaler ♀♀ ganz auffällig durch eine satte tief dunkelgrüne Färbung. Auch die vorhandene Quantität der Hämolymphe erschien hier größer.

Über die Ursachen, welche dieser Verschiedenheit in der Färbung der Hämolymphe zwischen normalen und kastrierten ♀♀ zugrunde liegen, geben die transplantierten Falter einen Aufschluß. Auch bei diesen trat die Veränderung der Blutfarbe in derselben Weise ein wie bei den Kastraten; die ♂♂ mit Ovarien hatten glashelles, die ♀♀ mit Hoden dunkelgrünes Blut. Daneben wiesen aber auch die überpflanzten Gonaden eine Farbänderung auf, und zwar wiederum nur im weiblichen Geschlecht. Beim normalen Falterweibchen sind die reifen Eier der Eiröhren sämtlich grün gefärbt. Im Gegensatz dazu besaßen die Eier, welche von transplantierten Ovarien in männlichen Faltern gebildet waren, ausnahmslos eine gelbe Farbe.

Das Auftreten einer derartigen abweichenden Färbung der Eier ist augenscheinlich nicht als pathologische Veränderung zu betrachten, hervorgerufen etwa durch mangelhafte Ernährung der weiblichen Gonaden im männlichen Körper. Auch bei normalen ♀♀ treten gelegentlich — selten — gelb gefärbte Eier in den Ovarien auf, und zwar ganz unregelmäßig zwischen den grünen verteilt, ohne sich von diesen sonst irgendwie zu unterscheiden. Überträgt man ferner die grünen Eier in Alkohol, so wird aus ihnen der grüne Farbstoff ausgezogen, und statt dessen tritt ebenfalls wieder die dunkelgelbe

Färbung hervor. Somit bedeutet die Gelbfärbung der Eier weiter nichts, als daß in diesem Falle der grüne Farbstoff fehlt. Es handelt sich also nicht um eine Umfärbung, sondern um eine Ausfallserscheinung.

Vergleicht man nun die Eifärbung einerseits und die Blutfärbung, andererseits, so kommt man zu einem überraschenden Resultat. Die erwachsenen Raupen besitzen im männlichen Geschlecht farbloses im weiblichen grünes Blut. Normale Falter-♀♀ haben grüne Eier und farbloses Blut; kastrierte Falter-♀♀ haben dunkelgrünes Blut; in männliche Individuen mit farblosem Blut transplantierte Ovarien produzieren ungefärbte, d. h. gelbe, nur des grünen Farbstoffes entbehrende Eier. Daraus ergibt sich für *C. potatoaria* die Herkunft der grünen Färbung normaler Eier mit einiger Sicherheit. Der grüne Eifarbstoff entstammt der Hämolymphe des mütterlichen Individuums.

Daß er sich überhaupt bei Faltern so verhalte, hat bereits POULTON vermutet, einen Beweis vermochte er aber nicht dafür zu erbringen. GEYER findet bei seinen Puppen zwar ein allmähliches Verschwinden des grünen Farbstoffes aus der Hämolymphe; betreffs seines Schicksals weist er aber nur auf die erwähnte Anschauung POULTON's hin, als deren Stütze auch er anführt, daß Falter mit ursprünglich grünem Blut grüne (*S. ocellata*), solche mit gelbem gelbe (*P. brassicae*) und solche mit braunem braune Eier (*L. dispar*) legen.

Welchem Zweck der Farbstoff im Ei dient, muß noch dahingestellt bleiben. POULTON erblickt in ihm nur ein Hilfsmittel zu kryptischer Mimikry für das Ei oder die frisch geschlüpfte Raupe. Das ist in vielen Fällen ganz einleuchtend, versagt aber z. B. gegenüber den leuchtend gelben Eiern von *P. brassicae*. Trotz der gegenteiligen Anschauung von POULTON und GEYER möchte ich daher doch eine physiologische Bedeutung des Farbstoffes vermuten, vielleicht als Lichtfilter oder als Ausgangssubstanz für die Pigmentbildung des jungen Räumchens, etwa in dem Sinne, wie es v. LINDEN für die späteren Stadien annimmt.

Einen direkten Einfluß auf die Schuppenfärbung scheint der im Blut gelöste Farbstoff jedenfalls nicht mehr auszuüben, da bei meinen weiblichen Kastratenfaltern die gesteigerte Farbstoffmenge ohne merkliche Folgen blieb. Möglich ist nur eine geringe indirekte Farbbeeinflussung durch das Zurückbleiben von Farbstoff in der Flügelmembran selbst, nach deren Entfaltung durch eingepreßte

Hämolymphe. Im Zusammenhange hiermit möchte ich ein Experiment von KOSMINSKY (1911) anführen. Derselbe erhielt „eine Veränderung in der Färbung der Flügelmembran bei *Stilpnotica salicis* unter Einfluss starker Hitze, die aus durchsichtig weiss in grünlich übergegangen war“. „Diese Farbe hängt von den Säften ab, die den Flügel füllen und ausspannen (nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe)“, fügte er als Erklärung hinzu. Warum aber gerade nur bei den Hitzeversuchen diese Säfte „dunkelgrün“ waren, erörtert er nicht. Diese zunächst überraschende Erscheinung wird aber verständlich durch den später mitgeteilten Befund „die extremsten Formen entbehren fast vollständig der Geschlechtsprodukte“. Durch die Versuchsanordnung (2—4mal je 2 Stunden bei 42—43° C) waren die Ovarien eben so schwer geschädigt, daß die sich darin etwa entwickelnden Eier keinen oder nicht allen Farbstoff aus der Hämolymphe aufnehmen konnten; aus diesem Grunde mußte der Farbstoff mit der Hämolymphe auch in die Flügel gelangen und konnte dort zurückbleiben. Da ich zu spät auf die Angaben KOSMINSKY'S aufmerksam wurde, konnte ich bei meinen kastrierten Versuchsfaltern das Vorhandensein der ziemlich rasch ausbleichenden Grünfärbung in der Flügelmembran nicht mehr feststellen.

Was die Beschaffenheit und Herkunft des grünen Farbstoffes im Raupenorganismus anlangt, so hat bereits MELDOLA (1873) denselben als Chlorophyll angesprochen. Eine gewisse Klarheit darüber ist aber erst durch POULTON und GEYER geschaffen worden. Beide konnten spektroskopisch nachweisen, daß es sich um ein Gemisch zweier chemischer Körper, um Metachlorophyll, welches dem Pflanzen-Chlorophyll sehr nahe steht, und um Xanthophyll handle, welche beide wohl sicher aus den Nahrungsstoffen entnommen werden. Bei der von WILLSTÄTTER betonten geringen Zuverlässigkeit der Spektraluntersuchung zur Feststellung des Grades, in welchem das Chlorophyll verändert ist (MICHAELIS), können über das Verhältnis von Chlorophyll und Metachlorophyll, bzw. über die Konstitution des Metachlorophylls, noch keine Angaben gemacht werden.

Die Ursache für den Farbenunterschied der Hämolymphe in beiden Geschlechtern liegt nach GEYER „in der total verschiedenen Organisation der Darmzellen bzw. des ganzen Darmtractus bei ♀♀ und ♂♂, insofern als die Darmzellen der ♀♀ das Chlorophyll der Pflanzennahrung in wenig modifizierter Form als Metachlorophyll passieren lassen, die Darmzellen der ♂♂ jedoch nur dem Xanthophyll den Durchgang zur Hämolymphe gestatten“. Zur Beurteilung dieser

These möchte ich zwei Versuche GEYER's als Beispiele anführen. Bei der Infusion von Chlorophyllaufschwemmung in physiologischer Kochsalzlösung verschwand der Farbstoff im Körper eines ♂ nach ca. 35 Stunden, bei Transfusion von grüner Hämolymphe eines ♀ wurde der Farbstoff vom ♂ innerhalb von ca. 65 Stunden völlig ausgeschieden. Im ersten Falle handelt es sich neben gelöstem größtenteils um „geformtes“ Chlorophyll, also solches, das noch an Chloroplasten gebunden war; so sah GEYER deutlich, daß die massenhaft auftretenden Phagocyten der Raupe grüne Zellen(?) und Chloroplasten aufgenommen hatten. Im zweiten Falle handelt es sich um gelöstes Metachlorophyll, und wenn auch GEYER glaubt, den Farbstoff in Phagocyten gesehen zu haben, ist es doch recht schwer verständlich, wie derselbe in die Freßzellen gelangt sein soll (Vitalfärbung?). Es scheint mir vielmehr, als ob die Beseitigung geformter Bestandteile (Chloroplasten, fremde Leucocyten) der Phagocytose zufiele, die Beseitigung der gelösten Substanzen aber der Excretion. Danach wären also die Excretionsorgane der weiblichen Raupen in weitgehenderem Maße befähigt, Chlorophyllderivate im Körper zurückzuhalten.¹⁾ Mit dieser Anschauung läßt sich auch das gelegentliche, vorübergehende Vorhandensein von grünem Blute bei männlichen Raupen, wie ich es beobachten konnte, vereinigen. Nach einer plötzlichen Überschwemmung mit Metachlorophyll kann sich der männliche Körper rasch wieder davon befreien. Die geschlechtliche Differenzierung früher für indifferent gehaltener Organe ist also zum mindesten nicht auf die Darmzellen beschränkt, sondern erstreckt sich auch auf andere Zellsysteme, eine Stütze für die von STECHE geäußerte Ansicht, „dass bei den Insekten der gesamte Organismus geschlechtlich differenziert ist“.

Zusammenfassung.

Übersieht man rückblickend die Charaktere der nach Kastration und Gonadentransplantation im Raupenstadium erhaltenen Falter von *C. potatoria*, so ergibt sich, daß dieselben sich den operativen Eingriffen gegenüber nicht gleichmäßig verhalten.

Unbeeinflußt blieb die Mehrzahl der Merkmale, so die bei beiden Geschlechtern dimorphe Fühlerfiederung und der Flügelschnitt,

1) Es dürfte unter diesem Gesichtspunkte von einigem Interesse sein, die Raupen der Aristolochienfalter (*Pharmacophagus sp. sp.*) daraufhin zu untersuchen, ob etwa hier die ♀♀ eine größere Fähigkeit zur Giftstoffspeicherung besitzen.

ferner die Größe, der Copulationsapparat und, soweit sie nicht direkt durch die Operation verändert wurden, die Geschlechtswege mit ihren Anhangsorganen. Das deckt sich vollkommen mit den Resultaten, welche von anderer Seite an anderen Objekten gewonnen wurden.

Als beeinflussbar haben sich dagegen die Färbung der Hämolymphe und der Beschuppung erwiesen.

Bei der Hämolymphe trat ein Färbungsdimorphismus ein, während normal ein solcher kaum nachzuweisen ist. Das Vorhandensein eines dunkelgrünen Farbstoffes in der sonst, wie beim ♂, nahezu farblosen Hämolymphe der weiblichen Falter bedeutet aber nur die durch die Kastration bedingte Fortdauer und das intensivere Hervortreten eines schon in der Raupe bestehenden Dimorphismus, während normalerweise der Farbstoff von den sich entwickelnden Ovarien verbraucht wird.

Bemerkenswerter ist die Beeinflussbarkeit der Schuppenfärbung, insbesondere der Flügelfärbung, zumal sich dabei ein ungleichmäßiges Verhalten herausgestellt hat. Die Färbung der männlichen Falter von *C. potatoria* wurde durch die Eingriffe in die Sexualverhältnisse verändert, diejenige der ♀♀ dagegen — sowie diejenige der ♂♂ von *C. potatoria ab. berlinensis* — zeigte sich beständig. Das fordert zu einem Vergleiche mit den Temperaturexperimenten heraus.

Lange Reihen von Wärme- und Kälteversuchen mit den verschiedensten Schmetterlingen haben gezeigt, daß es in manchen Fällen möglich ist, durch Temperaturänderung Formen zu erzielen, welche phyletischen Wert beanspruchen. So gelingt es nach STANDRUSS bei nördlichen Arten durch Kälte eine phyletisch ältere (innerhalb eines engen Artenkomplexes konvergente), durch Wärme eine phyletisch jüngere (innerhalb eines engen Artenkomplexes divergente) Form zu erzeugen, bei südlichen Arten die progressive durch Kälte, die atavistische durch Wärme. Allerdings bilden künstliche Temperaturformen nicht stets direkt ein Abbild von Entwicklungsstufen einer Art, da neben phyletisch brauchbaren Charakteren durch das Experiment oft auch anderweitige Merkmale ausgelöst werden. Gelegentlich kommen derartige verschiedene Erscheinungsformen einer systematischen Art auch noch in der Natur vor, und zwar als saisondimorphe Generationen (*Ar. levana* L. — *prorsa* L.), wenn am selben Orte zur kalten Jahreszeit die eine, zur warmen die andere Form auftritt, oder als Lokalrassen (*Van. polaris* STGR. — *urticae* L. — *ichnusa* BON.), wenn eine Form im Norden, die andere im Süden des gemeinsamen Verbreitungsgebietes lebt.

Als Ursache dafür ist jeweils die verschiedene Durchschnittstemperatur während des „sensiblen“ Stadiums der Puppe in Anspruch zu nehmen. Will man nun experimentell aus Nachkommen der einen Form die andere erzielen, so genügt es nicht, die für letztere normale Durchschnittstemperatur anzuwenden. Man muß vielmehr, um das durch Generationen vererbte Festhalten an einer Form mit einem Schlage zu brechen, eine unverhältnismäßig größere Temperaturänderung vornehmen.¹⁾ Dabei ist es dann aber nicht möglich, aus dem Grade des angewandten Temperaturunterschiedes direkte Schlüsse auf das Altersverhältnis beider Formen zu ziehen. Sind besonders heftige Eingriffe nötig, so zeigt das vielmehr nur an, daß die neuen Charaktere sich bereits recht fest mit dem Artbilde verbunden haben. Bleiben alle Eingriffe erfolglos, so sind die Charaktere eben zum einheitlichen Artbilde unlösbar verkettet. Ob diese feste Verbindung aber aus erblich bereits völlig fixierter Variation oder aus Mutation resultiert, läßt sich nur von Fall zu Fall erörtern.

Aus diesen, an nicht nennenswert sexualdimorphen Schmetterlingsarten gewonnenen Anschauungen lassen sich nun auch Schlüsse auf die sexualdimorphen ziehen. Kann man durch Anwendung geeigneter Temperatureinflüsse einerseits ein kleines Stück des phyletischen Weges zurückverfolgen, andererseits einen Blick auf seine nächste Weitergestaltung werfen, so muß man nach dem Verhalten des Sexualdimorphismus dabei auf den Entwicklungsverlauf desselben schließen können. Die hierzu vorliegenden Versuche wurden größtenteils von STANDFUSS ausgeführt.

Bei manchen sexuell dimorphen Arten wird durch Temperatureinfluß der Sexualdimorphismus in keiner Weise betroffen, so bei *Thais cerisyi* var. *deyrollei* OBTHR., *Doritis apollinus* HRBST., *Pieris brassicae* L., *Satyrus semele* L., *Saturnia pavonia* L., *Lasiocampa quercus* L. Hier ist also der Sexualdimorphismus ein festes und unangreifbares Besitztum der Art.

Bei anderen sexuell dimorphen Faltern war eine Temperatureinflussung des Sexualdimorphismus möglich.

Von *Colias myrmidone* ESP. (1) ließ sich zwar in manchen Fällen durch Kälte ein Abblassen des ♂ in gelb, des ♀ in die weißliche var. *alba* STGR. erzielen; in anderen Fällen aber wurde die primitivere Rand-

1) Um aus der Züricher Form von *Papilio machaon* L. (D. T. 18,4° C) die Palästinaer Form (D. T. 24,5° C) zu ziehen, mußte STANDFUSS beispielsweise im Experiment 37—38° C anwenden.

zeichnung des ♀ durch Kälteeinfluß der vom Gattungstypus divergenteren des ♂ ähnlicher gemachten. Der Hesperide *Pamphila silvius* KNOCH (2) konnte durch Kälte so verändert werden, daß die ♀♀ die Färbung der normalen vom Gattungstypus abweichenden ♂♂, die ♂♂ eine in derselben Richtung noch weiter verschobene Färbung erhielten. Durch Kälteeinfluß gelang es KOSMINSKY bei *L. dispar* (3) eine verdunkelte, also arrhenotrope Form des ♀ zu erzielen; auf der anderen Seite erhielt er eine thelytrope Aufhellung des ♂ durch Wärme. Der fortschreitende Melanismus der nahe verwandten *L. monacha* L. gestattet vielleicht die Annahme, daß hell der primitivere Zustand ist, Verdunkelung also einen Fortschritt bedeutet. In diesen drei Fällen handelt es sich nach der STANDFUSS'schen Betrachtungsweise um Arten, bei welchen durch die Kälte Progression ausgelöst wird. Die weiter anzuführenden Beispiele betreffen Arten, bei welchen die Progression auf Wärmebeeinflussung erfolgt.

Das ♂ von *Parnassius apollo* L. (4) ließ sich durch Kälte in eine dem ♀ ähnliche bringen, das ♀ durch Wärme in eine dem ♂ ähnliche.¹⁾ Bei *Gonepteryx rhamni* L. (5) ließ sich das ♀ durch Wärme in die gelbe Farbe des ♂ überführen, das ♂ aber durch Kälte nur andeutungsweise nach dem Weiß des ♀. Sehr merkwürdig und mit am interessantesten für die Frage des Sexualdimorphismus ist das Verhalten von *Melitaea cynthia* HB. (6). Hier gelang es, durch Kälte einen sexuell monomorphen Typus zu erhalten, durch Wärme konnte STANDFUSS eine Form erzielen, deren ♀♀ nahezu den ♂♂ der Normalform glichen, deren ♂♂ aber im Sinne des vorhandenen Dimorphismus sich noch weiter von der gewöhnlichen Melitäenfärbung entfernten. *C. potatoaria* L. (7) schließlich konnte durch Kälte ebenfalls in einen in bezug auf die Färbung monomorphen Typus zurückgeführt werden. Dieser monomorphe Typus steht aber zwischen den beiden Sexualtypen und schließt sich überdies dem Typus anderer schwächer dimorpher Arten desselben Genus an. Unter Wärmeinfluß blieb das ♂ nahezu unverändert, während das ♀ eine starke arrhenotrope Verdunkelung erfuhr (FRINGS).

Der Dimorphismus kann also zufolge dieser Betrachtungsweise

1) Einen diesem Verhalten im Experiment völlig analogen Fall aus der Natur bildet *Colias palaeno* L.; derselbe tritt im Norden (Lappland) monomorph als *var. lapponica* STGR. auf, in einer mittleren Zone (Deutschland und Nordschweiz) durch Progression des ♂ dimorph als *palaeno* L., im Süden (südlich vom Simplon) wiederum durch Nachrücken des ♀ monomorph als *ab. werdandi* H. S.

in verschiedener Weise entstanden gedacht werden. Einmal, indem beide Geschlechter von einem anfänglichen monomorphen Typus ausgehend in der gleichen Richtung nacheinander fortschreiten, und zwar (meist) unter Führung des ♂ (1—6), oder, indem beide Geschlechter in ungleicher Richtung fortschreiten (7). Das Schicksal des Dimorphismus ist dabei verschieden; bald ist er ein vorübergehender zur Erreichung eines neuen phyletisch jüngeren monomorphen Typus (4, 5), bald ist er zunächst ein dauernder, indem nicht nachweisbar einem neuen monomorphen Typus zugestrebt wird (2, 6).

Für die vorliegende Frage sind natürlich die Verhältnisse der sowohl thermisch wie operativ untersuchten Falter von besonderem Interesse.

Bei den Kälteexperimenten hat sich herausgestellt, daß der Sexualdimorphismus in der Flügelfarbe des Grasspinnerers relativ labil ist. Er ist also noch nicht fest mit dem zoologischen Artbilde verkettet.

Die Kälteexperimente mit *L. quercus* ergaben das Vorhandensein eines Sexualdimorphismus der Flügelfarbe, der relativ stabil und mit dem Artbilde so fest verbunden ist, daß er nicht abgeändert werden kann. Diese Stabilität gilt auch, wie gesagt, für die übrigen dimorphen Sexualmerkmale von *C. potatoaria* und *L. dispar*, wie Fühlerfiederung, Flügelschnitt und Copulationapparat. Zu erwähnen ist in dieser Beziehung nur ein Fall von nennenswerter Verlängerung der Fiedern an den Fühlern, welche KOSMINSKY bei ♀♀ von *L. dispar* nach einmonatlicher Lagerung der Puppe auf Eis feststellen konnte.

Bis hierher sind die sekundären Sexualcharaktere, insbesondere die sexualdimorphe Flügelfarbe, als Artmerkmale betrachtet worden, die während der phyletischen Entwicklung bei den einzelnen Geschlechtern getrennt auftraten. Und in der Tat besteht zwischen ihrem Auftreten und beispielsweise demjenigen von Augenflecken auf den Flügeln einer der *Vanessa io* L. var. *belisaria* OBTH. ähnlichen Form kein prinzipieller Unterschied. Man braucht nur den Fall annehmen, daß zunächst bloß bei einem Geschlecht, etwa dem ♂, die Augenflecken aufgetreten seien, dann hätte man eben — vorübergehend — eine sexualdimorphe Art vor sich gehabt, deren ♂ unserer *Vanessa io* L., deren ♀ aber noch der var. *belisaria* geglichen haben würde, analog den Verhältnissen bei *P. apollo* oder *C. palaeno*.

Geht man nun zur Betrachtung der Geschlechtsunterschiede als Sexualcharaktere über, so stößt man wiederum auf 2 verschiedene

Arten des Verhaltens. Ein Teil der Geschlechtsmerkmale ist in seinem Auftreten an das Vorhandensein der betreffenden Geschlechtsdrüsen gebunden, ein Teil ist davon unabhängig. Die letztgenannte Kategorie bezeichnet R. HERTWIG als konkordante Sexualmerkmale, während er den Namen der sekundären Sexualmerkmale für die erste Kategorie reserviert. Im Hinblick auf den recht verschiedenen Sinn, in dem schon der Ausdruck „sekundäre“ Sexualcharaktere verwendet wird, ist es vielleicht zweckmäßiger, ihn bei der vorliegenden Einteilung ganz zu umgehen, und für die beiden Kategorien von „sekundären Sexualcharakteren s. l.“ die Bezeichnungen korrelativ und konkordant durchzuführen. Korrelative Sexualcharaktere können durch Beseitigung der Gonaden aus dem Artbilde eliminiert werden; konkordante Sexualcharaktere sind mit dem Artbilde fest verbunden, sind Artcharaktere. Beide Gruppen von sekundären Sexualcharakteren decken sich ungefähr mit den von POLL unterschiedenen, nur ist korrelativ gegenüber versibel, inversibel gegenüber konkordant der engere Begriff.

Bei Schmetterlingen waren bisher fast nur ausgesprochen konkordante Sexualmerkmale bekannt, da man nur Arten mit mehr oder weniger thermostabil sexualdimorphen Charakteren operativ untersucht hatte. Das Verhalten von thermolabil sexualdimorphen Charakteren bei Beeinflussung der Gonaden war bisher wenig berücksichtigt worden. Zu erwähnen sind nur zwei derartige Fälle. Der eine betrifft die Kastration von *G. rhamni* durch KOPEĆ, deren Erfolglosigkeit in gutem Einklange steht mit dem minimalen Einfluß, den Kälte auszuüben vermag. In dem anderen handelt es sich um *L. dispar*, bei der eine schwache Thermolabilität der Flügelfärbung beim ♀ festzustellen war. Und in der Tat haben die übereinstimmenden Resultate von MEISENHEIMER und KOPEĆ bei kastrierten ♀♀ eine Verdunkelung der Flügel nachgewiesen.¹⁾ Versuche an einem etwas günstigeren Objekte, wie *C. potatoaria*, konnten

1) Das Verhalten der ♂♂ von *L. dispar* scheint dem zu widersprechen. MEISENHEIMER und KOPEĆ fanden bei operierten ♂♂ eine Verdunkelung der Färbung; KOSMINSKY beschreibt Aufhellung nach Kältebehandlung. Aus der geringen Größe mancher abgebildeten Versuchsfalter schließe ich, daß KOSMINSKY den Ernährungszustand seiner Versuchstiere wenig berücksichtigt hat. MEISENHEIMER konnte aber eine Aufhellung in Hungerkulturen bereits nachweisen. Da außerdem STANDFUSS nach mündlicher Mitteilung bei Kälteversuchen mit *L. dispar* keine Aufhellung beobachtete, dürften die widersprechenden Resultate von KOSMINSKY wohl durch ungeeignete Versuchsbedingungen zu erklären sein.

aber erst klarer dartun, daß thermolabile Sexualcharaktere operativ beeinflussbar sein können.

Diese operative Beeinflussbarkeit scheint derartige thermolabile Geschlechtsmerkmale ohne weiteres auch als korrelative Sexualcharaktere zu kennzeichnen. Als solche glaube ich sie aber nicht betrachten zu dürfen. Die thermolabilen Geschlechtsmerkmale nehmen vielmehr eine Art von Zwischenstellung zwischen den phyletisch den Gonaden gegenüber völlig stabil gewordenen ausgesprochen konkordanten Sexualcharakteren und den den Gonaden gegenüber völlig labil gebliebenen ausgesprochen korrelativen Sexualcharakteren ein; sie sind aber in ihrem Wesen immer noch den konkordanten Sexualcharakteren zuzurechnen.

Daß bei meinen Versuchen nicht alle Falter in gleichem Grade beeinflusst wurden, darf nicht wundern. Sind doch auch bei den Temperaturversuchen die Ergebnisse innerhalb der einzelnen Reihen keineswegs völlig gleichmäßig.

Ebenso ist es nicht besonders auffällig, daß bei den Kälteversuchen mit *C. potatoria* beide Geschlechter, bei den Operationsversuchen dagegen nur die ♂♂ beeinflusst werden konnten. Der operative Eingriff scheint eben nicht dieselbe Gewalt zu haben wie die lange und starke Abkühlung. Er kann daher auch nur einen schwächeren Einfluß ausüben. Dieser äußert sich darin, daß nur das ♂ verändert wird, während das augenscheinlich in dem fortgeschrittenen Typus fester gewordene ♀ nicht davon betroffen wird.¹⁾ Die Beeinflussung durch die Kastration ist zu gering, als daß sie ein bereits zähe gewordenes Festhalten am Dimorphismus zu brechen vermöchte — das analoge Verhalten, wie es für das Festhalten an der Ausgangsform geringen Temperaturreizen gegenüber festgestellt wurde.

Nunmehr wäre noch der Frage näher zu treten, wie die Färbung von den Gonaden aus beeinflusst wird. Auch hierzu ist es erforderlich, auf die Temperaturversuche zurückzugreifen.

Sieht man ab von den phyletischen Spekulationen, welche sich an die Temperaturexperimente anknüpfen lassen, so hat sich stets ergeben, daß die Kälte entwicklungshemmend wirkt. Das auffälligste

1) Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß man durch eine weniger tiefe Abkühlung als auf 6° oder 4° oder vielleicht auch bei kürzerer Expositionsdauer als 30—44 Tage, auch beim Temperaturexperiment das ♂ von *C. potatoria* allein würde verändern können.

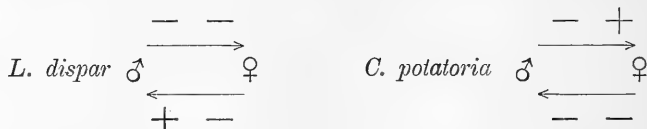
Resultat dieser Entwicklungshemmung ist die Modifikation der Färbung. Außer der Farbveränderung findet aber unter dem gleichen Einfluß noch eine Reduktion bzw. mangelhafte Entwicklung der Gonaden statt.

Beide Erscheinungen können unabhängige Funktionen desselben Hemmungsfaktors sein, oder sie können zueinander in einem Abhängigkeitsverhältnis stehen.

Die Anschauung, daß die Reduktion der Gonaden bei den Kälteversuchen mit *C. potatoria* das Primäre sei und daß erst hierdurch sekundär eine Beeinflussung der sexualdimorphen Färbung erfolge, vertrat FRINGS im Anschluß an STANDFUSS. Dagegen sprechen zwei Gründe. Einmal erfolgt durch die Kälte keine vollständige Reduktion der Gonaden, sondern nur eine partielle — und der restierende fünfte oder dritte Teil der Gonaden dürfte zur Aufrechterhaltung des Dimorphismus ausgereicht haben. Sodann müßte aber bei der vollständigen Exstirpation der Gonaden mindestens dieselbe, vielleicht sogar eine größere Zurückdrängung des Dimorphismus stattgefunden haben, und das ist nicht der Fall. Farbänderung und Gonadenreduktion erfolgen demnach bei den Kälteversuchen nebeneinander; Färbung und Gonadenzustand sind hier gleichwertig und stehen in keinem speziellen Abhängigkeitsverhältnis zueinander.

Die Temperaturerniedrigung hat eine starke Farbänderung, die Gonadenoperation hat eine schwächere im gleichen Sinne zur Folge. Wirkt die Temperaturerniedrigung als Hemmungsfaktor, so liegt es nahe, auch die Gonadenoperation als Entwicklungshemmung zu betrachten.¹⁾

1) Eine vereinfachte Schreibweise für die Folgen der Kastration hat POLL vorgeschlagen; die betreffenden Formeln würden, etwas erweitert, für die Versuchsfalter lauten:



wobei das der Pfeilspitze genäherte Zeichen den positiven oder negativen Einfluß auf die Färbung, das andere denjenigen auf die übrigen sekundären Sexualcharaktere bezeichnet. Das Unzulängliche einer derartigen Schreibweise suchte POLL zu umgehen, indem er statt des Zeichens für ♂ und ♀ die Ausdrücke Durchgangs- und Endcharakter einführte. Für die Falter sind auch diese Ausdrücke wenig geeignet, da sie hier phylogenetischen Sinn haben und mit regressiv und progressiv gleichbedeutend

Bei der Gonadentransplantation ist das ohne weiteres klar. KOPEČ stellte fest, daß die transfundierte Hämolymphe von Raupen des anderen Geschlechts schwere Schädigungen des Organismus hervorruft. STECHE und GEYER fanden, daß die Hämolymphe der verschiedenen Geschlechter sich nahezu wie artfremde gegeneinander verhalten. Die dauernde Anwesenheit andersgeschlechtlicher Gonaden bedeutet also zweifellos eine physiologische Schädigung des Organismus. Diese Schädigung ist bei beiden Geschlechtern aber nicht ganz gleich. Der Hoden im weiblichen Organismus bedeutet nur einen kleinen Fremdkörper; das Ovar im Männchen dagegen ist einmal an sich größer, und dann schädigt es auch noch durch die große Reservestoffmenge, die es dem Körper entzieht.

Anders liegen die Verhältnisse bei der einfachen Kastration. Hier bedeutet die Entfernung der Hoden beim ♂ quantitativ nur eine geringe Veränderung. Beim ♀ ist die Veränderung durch das Fehlen der Ovarien viel größer, da deren Entwicklung den Organismus außerordentlich stark beanspruchte. Daß diese operative Entlastung auch direkte Folgen für den Körper besitzt, geht aus der reichlicheren Speicherung von Reservestoffen im Fettkörper sowie aus dem Erhaltenbleiben des grünen Farbstoffes im Blute hervor.

Im weiblichen Geschlecht sind also bei Kastration und Transplantation durch Entfernung der Ovarien gleichartige tiefgreifende Störungen vorgenommen, während die Transplantation des fremden Hodens wenigstens quantitativ geringfügig ist. Trotzdem wird

sein würden. Man spricht daher besser von Hemmung bzw. Beschleunigungscharakter und erhält dann die Formeln:

1. für das Verhalten bei Kälte:



2. für das Verhalten bei Kastration:



in welchen der obere Pfeil das Verhalten des ♂, der untere dasjenige des ♀ bezeichnet.

durch beide Operationen die Färbung nicht berührt. Beim ♂ ist durch die Kastration nur eine quantitativ geringe Veränderung bewirkt, während die Transplantation der Ovarien starke physiologische Verschiebungen zur Folge hat, und doch führen beide Operationen zu Färbungsänderungen, die nur graduell verschieden sind.

Daraus scheint hervorzugehen, daß die Entfernung der Gonaden als solche bereits einen direkten Einfluß auf die Ausbildung der sexualdimorphen Färbung auszuüben vermag. Unentschieden muß es nach den bisherigen Versuchen bleiben, ob dieser Einfluß der Abwesenheit der Gonaden oder der Operation an sich zuzuschreiben ist. Im Hinblick auf den vorzüglichen Gesundheitszustand der operierten Raupen erscheint es nicht ausgeschlossen, daß das Fehlen der Gonaden als Hemmungsfaktor verantwortlich zu machen ist.

Zum Schluß möchte ich noch einen Faktor bei den Versuchen kurz berühren, nämlich die Zeit. Nach den eingangs gemachten Überlegungen schien der Zeitpunkt für die Operation völlig gleichgültig zu sein. Aus diesem Grunde wurden die an verschiedenen Tagen operierten Raupen nicht voneinander getrennt, sondern in gemeinsamen Zwingern aufgezogen; ebenso wurde das Datum der Verpuppung nicht besonders notiert. Operationstag und Verpuppungstag lassen sich also bei den Faltern leider nicht mehr feststellen. Vergleicht man nun die Reihen der operierten Falter in Tabelle I und II, so fällt es auf, daß gerade die beiden zuerst geschlüpften Falter schon zu den extrem aufgehellten zählen; die beiden anderen hellen Tiere schlüpfen etwa 2 Wochen, also um denselben Zeitraum später, als er zwischen den Operationen der ersten und letzten Serie liegt. Wenn auch die Dauer der Puppenruhe nicht jeweils gleich ist, so liegt doch die Vermutung nahe, daß gerade diese Falter am raschesten nach der Operation verpuppten Raupen entstammen. Ist dies der Fall, so wäre das ein Hinweis darauf, daß die Hemmungserscheinungen, welche infolge der Kastration auftreten, um so geringer ausfallen, je längere Zeit zwischen der Operation und der Verpuppung, bzw. dem sensiblen Stadium der Puppe, liegt. Bei dieser Betrachtungsweise käme dem Zeitpunkt der Operation dann doch eine größere Bedeutung für den Ausgang des Experiments zu, wenn auch in anderer Richtung, als ihm durch die Frühoperationen Rechnung getragen wurde. Ob diese Mutmaßung den Tatsachen entspricht, werden spätere Versuche zu entscheiden haben.

Tabelle I. Übersicht aller Versuchsfalter in der Reihenfolge des Schlüpfens (b = *ab. berolinensis*).

Lauf. No. des Falters	Ge- schlecht	Datum des Schlüpfens	normal	kastriert	trans- plantiert	anders behandelt
1		1./7.	●	—	—	—
2	♂	1./7.	●	—	—	—
3	♂	3./7.	●	—	—	—
4	♂	3./7.	●	—	—	—
5	♂	3./7.	—	●	—	—
6	♂ ^b	7./7.	●	—	—	—
7	♂	7./7.	●	—	—	—
8	♂ ^b	7./7.	●	—	—	—
9	♂	7./7.	●	—	—	—
10	♂	8./7.	●	—	—	—
11	♂	9./7.	●	—	—	—
12	♂	12./7.	—	—	●	—
13	♂	12./7.	—	●	—	—
14	♂	13./7.	—	—	—	—
15	♂	15./7.	—	●	—	—
16	♂	16./7.	—	—	—	● (1 akzess. Hoden)
17	♂	17./7.	—	—	●	—
18	♂	18./7.	—	●	—	—
19	♂	17./7.	—	●	—	—
20	♂	18./7.	—	●	—	—
21	♂	20./7.	—	—	—	● (2 akzess. Hoden)
22	♂	20./7.	—	—	●	—
23	♂	22./7.	—	●	—	—
24	♂	23./7.	—	●	—	—
25	♂	24./7.	—	●	—	—
26	♂ ^b	26./7.	—	—	—	● (6 Ovarien)
27	♂	27./7.	—	●	—	—
28	♂	27./7.	—	●	—	—
29	♂ ^b	27./7.	—	—	●	—
30	♂	27./7.	—	—	●	—
31	♂	27./7.	●	—	—	—
32	♂	27./7.	●	—	—	—
33	♂	29./7.	—	—	●	—
34	♂	29./7.	—	●	—	—
35	♂	29./7.	—	—	●	—
36	♂	30./7.	—	●	—	—
37	♂	31./7.	—	●	—	—
38	♂	31./7.	—	—	●	—
39	♂	31./7.	—	—	●	—
40	♂	3./8.	—	●	—	—
41	♂ ^b	4./8.	●	—	—	—
42	♂	4./8.	●	—	—	—
43	♂	4./8.	●	—	—	—
44	♂	4./8.	●	—	—	—
45	♂	7./8.	—	—	●	—
46	♂	7./8.	●	—	—	—
47	♂	7./8.	●	—	—	—
48	♂	8./8.	●	—	—	—
49	♂	9./8.	●	—	—	—
50	♂	12./8.	●	—	—	—
51	♂	12./8.	—	—	—	● (einseitig kastriert)
52	♂	14./8.	—	●	—	—
53	♂	18./8.	●	—	—	—
54	♂	19./8.	●	—	—	—
55	♂	20./8.	●	—	—	—

Tabelle II.
Zusammenstellung der männlichen Versuchsfalter
nach der Färbung (* = abgebildet).

	Laufende Nummer des Falters	normal	kastriert	trans- plantiert	anders behandelt
1	10*	●	—	—	—
2	15	—	●	—	—
3	48	●	—	—	—
4	47	●	—	—	—
5	14	—	●	—	—
6	11	●	—	—	—
7	55	●	—	—	—
8	4	●	—	—	—
9	3	●	—	—	—
10	36	—	●	—	—
11	22	—	—	●	—
12	51	—	—	—	●
13	21*	—	—	—	(einseitig kastriert) ●
14	2	●	—	—	(2 akzess. Hoden) ●
15	20	—	●	—	—
16	18	—	●	—	—
17	19	—	●	—	—
18	45	—	—	●	—
19	24	—	●	—	—
20	31	●	—	—	—
21	17	—	—	●	—
22	13	—	●	—	—
23	9	●	—	—	—
24	30	—	—	●	—
25	27*	—	●	—	—
26	5	—	●	—	—
27	12	—	—	●	—
28	33*	—	—	●	—

Tabelle III.

Zusammenstellung der weiblichen Versuchsfalter nach der Färbung.

	Laufende Nummer des Falters	normal	kastriert	transplantiert	anders behandelt
1	16*	—	—	—	● (1 akzess. Hoden)
2	46	●	—	—	—
3	44	●	—	—	—
4	50	●	—	—	—
5	49	●	—	—	—
6	43	●	—	—	—
7	28	—	●	—	—
8	38	—	—	●	—
9	40	—	●	—	—
10	42	●	—	—	—
11	1	—	—	—	—
12	37	—	●	—	—
13	34	—	●	—	—
14	7	●	—	—	—
15	35	—	—	●	—
16	54	●	—	—	—
17	39	—	—	●	—
18	53	●	—	—	—
19	32	—	●	—	—
20	23*	—	●	—	—
21	25	—	●	—	—
	52	—	●	—	— (verkrüppelt)

Tabelle IV.

Zusammenstellung der Versuchsfalter von *ab. berolinensis* nach der Färbung.

	Laufende Nummer des Falters	normal	kastriert	transplantiert	anders behandelt
1	6*	●	—	—	—
2	8	●	—	—	—
3	41	●	—	—	—
4	29	—	—	●	—
5	26*	—	—	—	● (6 Ovarien)

Literaturverzeichnis.

- BUCKELL, F. J., in: *Entomologist's Record*, Vol. 1, 1890, p. 57.
- CRAMPTON, H. E., An experimental study upon Lepidoptera, in: *Arch. Entw.-Mech.*, Vol. 9, 1900, p. 293—318.
- FRINGS, K., Aufhebung des sexuellen Färbungs-Dimorphismus durch Einwirkung abnormer Temperaturen bei Lepidopteren, in: *Ber. Vers. bot. zool. Ver. Rheinland-Westfalen*, 1. Vers., Barmen 1908, p. 87—90.
- , Bericht über Temperatur-Experimente in den Jahren 1908—1911, in: *Soc. entomol.*, Vol. 27, 1912, p. 35.
- GEYER, K., Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhämolymphe und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 105, 1913, p. 349—499.
- HERTWIG, R., Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 32, 1912, p. 1—45, 65—111, 129—146.
- KAMMERER, P., Ursprung der Geschlechtsunterschiede, in: *Fortschr. naturwiss. Forschung*, Vol. 5, 1912, p. 1—240.
- KELLOGG, V. L., Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters, in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 1, 1904, p. 601—605.
- KOPEĆ, ST., Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen, in: *Bull. Acad. Sc. Cracovie*, 1908, p. 893—918.
- , Über morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen, *ibid.*, 1910, p. 186—198.
- , Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen, in: *Arch. Entw.-Mech.*, Vol. 33, 1912, p. 1—116.
- , Nochmals über die Unabhängigkeit der Ausbildung secundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden bei Lepidopteren (Fühlerregenerationsversuche mit Kastration und Keimdrüsentransplantation kombiniert), in: *Zool. Anz.*, Vol. 43, 1913, p. 65—74.

- KOSMINSKY, P., Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Syst., 1909, p. 361—390.
- , Weitere Untersuchungen über die Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge, *ibid.*, Vol. 30, Physiol., 1911, p. 321—338.
- V. LINDEN, M., Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren, in Arch. ges. Physiol., Vol. 98, 1903, p. 1—89.
- MEISENHEIMER, J., Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen, in: Zool. Anz., Vol. 32, 1907, p. 393—400.
- , Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 18. Vers. (Stuttgart), 1908, p. 84—95.
- , Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechts-Differenzierung. I. Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren, Jena, 1909, p. 1—149.
- , Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen, in: Zool. Anz., Vol. 35, 1910, p. 446—450.
- MELDOLA, R., On a certain class of cases of variable protective colouring in Insects, in: Proc. zool. Soc. London, 1873, p. 153—162.
- MICHAELIS, A., Neuere Untersuchungen über das Chlorophyll, in: SB. Abh. naturf. Ges. Rostock, Vol. 5, 1913, p. 63—88.
- OUDEMANS, S. TH., Falter aus castrirten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen, in: Zool. Jahrb., Vol. 12, Syst., 1899, p. 71—88.
- POLL, H., Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1909, p. 331—358.
- POULTON, E. P., The essential nature of the colouring of phytophagous larvae (and their pupae); with an account of some experiments upon the relation between the colour of such larvae and that of their food-plants, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 38, 1885, p. 269—314.
- , The experimental proof, that colours of certain Lepidopterous larvae are largely due to modified plant pigments, derived from food, *ibid.*, Vol. 54, 1893, p. 41—42.
- PRELL, H., Über den Einfluß der Kastration auf den Antennenbau des Eichen-spinners, in: Zool. Anz., Vol. 44, 1914, p. 110—174.
- REGEN, J., Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei *Gryllus campestris* L. ♂, in: Zool. Anz., Vol. 34, 1909, p. 477—478.
- , —, II. Mitteilung, *ibid.*, Vol. 35, 1910, p. 427—432.
- STANDFUSS, M., Handbuch der palaearktischen Grossschmetterlinge, Jena 1896.

- STANDFUSS, M., Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren, in: Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. ges. Naturw., Vol. 36, 1, 1899, p. 1—81.
- , Einige Andeutungen bezüglich der Bedeutung, sowie über Verlauf und Ursachen der Herausgestaltung des sexuellen Färbungs-Dimorphismus bei d. Lepidopteren, in: Mitt. Schweiz. entomol. Ges., Vol. 12, 1913, p. 99—113.
- STECHE, O., Beobachtungen über Geschlechtsunterschiede der Hämolymphe von Insektenlarven, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 22. Vers. (Halle a. S.) 1912, p. 272—280.
- , Die „sekundären“ Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechts, in: Ztschr. ind. Abst.-Vererb.-Lehre, Vol. 8, 1912, p. 284—291.
- v. UBISCH, L., Über Flügelregeneration beim Schwammspinner (*Lymantria dispar*), in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 31, 1911, p. 637—653.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 6.

- Fig. 1. *Cosmotricha potatoaria* ♀, No. 16, normal + 1 Hoden.
Fig. 2. *C. potatoaria* ♀, No. 23, kastriert.
Fig. 3. *C. potatoaria* ♂, No. 10, normal.
Fig. 4. *C. potatoaria* ♂, No. 21, normal + 2 Hoden.
Fig. 5. *C. potatoaria* ♂, No. 27, kastriert.
Fig. 6. *C. potatoaria* ♂, No. 33, kastriert + 2 Ovarien.
Fig. 7. *C. potatoaria* ♀, Kälteversuch (FRINGS).
Fig. 8. *C. potatoaria* ♂, Kälteversuch (FRINGS).
Fig. 9. *C. ab. berolinensis* ♂, No. 6, normal.
Fig. 10. *C. ab. berolinensis* ♂, No. 26, kastriert + 6 Ovarien.
-

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Frage nach der Beteiligung des Nervensystems beim Farbenwechsel von *Dixippus*.

Von

W. Schleip.

Bei der Phasmide *Dixippus morosus* kommen zwei Arten von Farbenänderungen vor: die erste ist ein nicht umkehrbarer ontogenetischer Prozeß, der schon mehrfach beschrieben wurde, aber für unsere Frage nicht von Bedeutung ist; die zweite Art ist ein vorübergehender Farbenwechsel. Alle Individuen, welche in ihrer Hypodermis braunes und orangefarbenes Pigment enthalten, sind zu manchen Zeiten dunkler, zu anderen heller gefärbt. Dieser Farbenwechsel beruht, wie ich 1910 nachwies, auf einer Pigmentwanderung innerhalb der Hypodermiszellen. Als Reize, welche diesen Farbenwechsel auslösen, kommen, wie ich ferner zeigte, erstens gewisse Einflüsse in Betracht, von welchen der Stoffwechsel betroffen wird, nämlich Einwirkung einer stark kohlenstoffhaltigen Atmosphäre und Nahrungsaufnahme unter gewissen, normalerweise nicht vorhandenen Bedingungen. Zweitens hat auch das Licht einen Einfluß auf den Färbungszustand. Eintritt von Lichtmangel ruft zwar nicht ein Dunklerwerden der Tiere hervor, aber intensive Beleuchtung von dunkler gewordenen Tieren hat zuweilen ihre Aufhellung zur Folge, und dauernde Beleuchtung von hellen Tieren verhindert, daß sie dunkel werden. Das charakteristischste Merkmal des vorübergehenden Farbenwechsels von *Dixippus* ist aber seine Periodizität. Abgesehen von einzelnen, fast immer vorhandenen, unregelmäßigen Ausnahme-

fällen werden die mit braunem und orangefarbenem Pigment versehenen Tiere nachts dunkler und tags heller und behalten diesen periodischen Farbenwechsel auch in konstanter Dunkelheit wochenlang bei. Es konnte weiter gezeigt werden, daß bei lange Zeit hindurch künstlich hergestellter Umkehrung der natürlichen Beleuchtungsverhältnisse die Tiere nachts hell und tags dunkel wurden, so daß damit erwiesen ist, daß der periodische Farbenwechsel vom Licht beeinflußt wird. Ich habe seit der Veröffentlichung meiner früheren Arbeit eine dort offen gelassene Lücke ergänzt, indem ich untersuchte, ob Tiere, die vom Eistadium an dauernd in Dunkelheit gehalten worden waren, ebenfalls den periodischen Farbenwechsel besitzen; ich konnte aber keinen feststellen, solange sie sich in der Dunkelheit befanden. Wurden sie aber dann den natürlichen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt, so trat bei einigen Tieren tagsüber in unregelmäßiger Weise eine Aufhellung ein. Daraus muß man schließen, daß sowohl der Wechsel von Hell- und Dunkelzustand an und für sich wie die Verteilung dieser beiden Phasen auf die Dauer eines Tages von äußeren Bedingungen, den Belichtungsverhältnissen, induziert wird. Der periodische Farbenwechsel wird also nicht vererbt, sondern nur die Fähigkeit, unter bestimmten Außenbedingungen eines solchen zu erwerben.

Ein periodischer Farbenwechsel, der sich eine Zeitlang auch in dauernder Dunkelheit erhält, kommt auch noch bei Krebsen und Fischen vor, doch ist der von *Dixippus*, um das Gesagte zusammenzufassen, dadurch ausgezeichnet, daß er erstens nicht auf einer Pigmentverschiebung in typischen Chromatophoren beruht, daß er in dauernder Dunkelheit sich besonders lange erhält und daß der Farbenwechsel von Lichtreizen verhältnismäßig wenig prompt beeinflußt wird.

Alle Autoren, welche die chromatischen Funktionen untersucht haben, nehmen an, daß die Pigmentverschiebung in den Chromatophoren durch Impulse ausgelöst werden können, die den Chromatophoren durch die Nervenbahnen zugeführt werden; doch können nachgewiesenermaßen in manchen Fällen Pigmentwanderungen in den Chromatophoren allerdings auch durch den unmittelbaren Einfluß des Lichtes auf diese letzteren hervorgerufen werden. Es ist sicher erwiesen, daß die Pigmentzellen der Cephalopoden und Fische innerviert sind, und ebenso verhalten sich auch die Chromatophoren der Crustaceen, wenn auch darüber noch wenige Beobachtungen vorliegen.

Nachdem ich die Pigmentwanderung in der Hypodermis von *Dixippus* gefunden hatte, betrachtete ich es als meine Aufgabe, auch die Frage der Innervierung der Hypodermis zu untersuchen. Daß eine solche hier tatsächlich vorkommen müsse, glaubte ich deshalb annehmen zu sollen, weil erstens der Farbenwechsel auch in dauernder Dunkelheit fortbesteht und daher nicht jedesmal durch eine Einwirkung des Lichtes auf die Hypodermiszellen hervorgerufen werden kann, und weil man zweitens nach Erfahrungen über rhythmisch verlaufende Lebensprozesse bei Tieren mit einem höher ausgebildeten Nervensystem geneigt ist, dieses als dasjenige Organ anzusehen, welches diese rhythmischen Funktionen leitet. BAGLIONI (in: WINTERSTEIN'S Handbuch der Physiologie) behandelt denn auch den periodischen Farbenwechsel von *Dixippus* in dem Kapitel über die Physiologie des Nervensystems.

Aber auch eine besondere Ausbildung des sensiblen Nervensystems in der Hypodermis von *Dixippus* schien nicht unwahrscheinlich im Hinblick auf die Tatsache, daß die Stabheuschrecken einen ausgeprägten Hautlichtsinn besitzen. Denn in Übereinstimmung mit STOCKARD (1909) habe ich 1910 feststellen können, daß die Bewegungsreflexe von *Dixippus* auf Lichtreize auch dann prompt eintreten, wenn die Augen auf irgendeine Weise ausgeschaltet sind. Diese dermatoptische Lichtperception kommt bekanntlich auch sonst bei Insecten vor.

Die Hautsinneszellen der Insecten sind nun schon recht gut bekannt, aber über das Vorkommen von effectorischen Nervenendigungen in der Hypodermis liegen nur spärliche Angaben vor. Nachdem schon VIALLANES (1882) bei verschiedenen Insecten unter der Hypodermis multipolare Nervenzellen gesehen zu haben glaubte, gab auch HOLMGREN (1909) das Gleiche an; er verfolgte einen ihrer Fortsätze in einen Nerven hinein, während die anderen mit gleichen Ausläufern benachbarter Ganglienzellen ein kontinuierliches Netz bilden sollen. Auch R. MONTI (1903 und 1904) beschrieb bei Insecten einen subepithelialen Nervenplexus, während DUBOSCQ (1898) im Gegensatz zu den bisher aufgeführten Autoren die verästelten Zellen unter der Hypodermis als Bindegewebszellen auffaßte. Neuerdings hat ZAWARZIN (1912a) bei der *Aeschna*-Larve außer den bekannten primären Sinneszellen noch andere besonderer Art gefunden, welche außer einem zentralen noch mehrere, relativ lange und stark verzweigte, varicöse Fortsätze besitzen, welche den receptorischen, freien Nervenendigungen zu vergleichen sind. Diese Sinnesnerven-

zellen des II. Typus, wie er sie bezeichnet, kommen besonders an den Gelenkmembranen vor. Ähnliche Zellen fand ZAWARZIN (1912 b) in weiter Verbreitung auch in der Haut der Maikäferlarve und ist der Ansicht, daß sie bei Insecten ebenso regelmäßig vorkommen wie die gewöhnlichen Sinnesnervenzellen; einen subepithelialen Nervenplexus konnte ZAWARZIN aber nicht feststellen. Nur die Ganglienzellen eines solchen könnten aber in Frage kommen, wenn es sich darum handelt, Nervenzellen zu suchen, welche den Hypodermiszellen Impulse zuleiten könnten. Außerdem hätte man allerdings noch an Nervenzellen zu denken, welche wie die motorischen im Bauchmark liegen und lange effectorische Fortsätze zur Haut schicken.

Meine eigenen Untersuchungsergebnisse über die Innervation der Haut von *Dixippus* lassen sich in wenigen Worten zusammenfassen. Ich habe die Hypodermis — nur die des Körperstammes — hauptsächlich mittels der Methylenblau-Methode untersucht und dabei genau das von MANGOLD (in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 5, 1905) verwendete Verfahren eingehalten. Es führte beinahe immer zu einem guten Erfolge, nur habe ich die Erfahrung gemacht, daß die Nervenfärbung am vollständigsten und saubersten bei frisch gehäuteten Tieren gelingt; doch waren außer den Nerven meistens auch die Tracheenendzellen, zuweilen auch unzweifelhafte Bindegewebszellen blau gefärbt. Die Hautstückchen wurden in toto untersucht, und da zu diesem Zwecke der Fettkörper von der Hypodermis abgelöst werden mußte, konnte nicht ausbleiben, daß stellenweise die Nerven von dieser abrissen; doch blieben genug unverletzte Stellen übrig. Ich fand nun an diesen Totalpräparaten sehr zahlreiche und ziemlich gleichmäßig verteilte primäre Sinneszellen; ihr zentraler Fortsatz zieht ein Stück weit dicht unter der Hypodermis hin und vereinigt sich dann allmählich mit immer mehr anderen zu größeren Nervenstämmchen. Querschnitte durch intravital mit Methylenblau gefärbte Hypodermis sowie andere Querschnittspräparate, die mit Hämatoxylin oder nach der Vergoldungsmethode gefärbt waren, zeigen den genaueren Bau dieser Sinneszellen, der nichts besonders hier Bemerkenswertes aufweist; es sei nur erwähnt, daß ihr peripherer Fortsatz sich in ein kurzes, abgerundet endigendes Zäpfchen erstreckt, das beweglich in das Chitin eingelenkt ist und eine relativ dicke Chitinwand besitzt. Größere Sinneshaare, zu denen mehrere Sinneszellen gehören, kommen spärlicher vor. Die von ZAWARZIN beschriebenen „Sinneszellen des II. Typus“ habe ich — auch an den Gelenkmembranen zwischen

den Körpersegmenten — nicht finden können. Ferner färben sich nun mit Methylenblau zuweilen unter der Hypodermis gelegene Zellen mit kurzen verästelten Fortsätzen, aber nur dann, wenn das Methylenblau auch andere Gewebeelemente, wie die Fettkörperzellen, die Muskeln usw., färbte. Ihre Fortsätze treten in keinem Falle miteinander oder mit einem Nerven in Verbindung, und da diese Zellen auf Schnittpräparaten durchaus den Eindruck von Bindegewebszellen machen, muß ich sie auch als solche ansehen. Nichts könnte als Beweis dafür angeführt werden, daß sie die Zellen eines subepithelialen Nervenplexus darstellen. Aber auch von freien Nervenendigungen ist in den Präparaten nichts zu sehen, während die motorischen Nervenendigungen an den Muskeln in den mit Methylenblau behandelten Hautstücken stets sehr schön hervortreten.

So kommen wir zu dem Ergebnis, daß in der Haut von *Dixippus* weder ein subepithelialer Nervenplexus noch freie Nervenendigungen vorkommen, sondern nur Sinnesnervenzellen und daß alle unter der Hypodermis verlaufenden Nerven nur die zentralen Fortsätze dieser Sinneszellen enthalten. Nach dem Bau des Sinnesfortsatzes wird man sie für Tastsinneszellen zu halten geneigt sein, so daß keine Sinneszellen als Träger der dermatoptischen Funktionen vorhanden sind, falls die besprochenen Sinnesnervenzellen nicht nebenbei auch als Rezeptoren für Lichtreize dienen. Das für unsere Frage wichtigste Ergebnis ist aber dies, daß die Hypodermiszellen, in welchen sich die periodische Pigmentverschiebung abspielt, nicht innerviert sind.

Man kennt nun zwar auch sonst bei Tieren Zellen, in welchen eine Pigmentwanderung sich abspielt, ohne daß sie innerviert sind, z. B. im Superpositionsauge der Arthropoden; doch kann hier die Pigmentverschiebung auf die unmittelbare Einwirkung des Lichtes zurückgeführt werden. Aber bei manchen Nachtschmetterlingen findet nach KIESEL (1894) die Wanderung des Pigments auch unabhängig vom Licht statt, nämlich auch in dauernder Dunkelheit, und zwar in einer mit dem Wechsel von Tag und Nacht zusammenfallenden periodischen Wiederkehr. Morphologisch ist über eine nervöse Beeinflussung dieses Vorganges nichts bekannt, doch sprechen dafür einige physiologische Beobachtungen, auf welche wir hier nicht einzugehen haben (vgl. DEMOLL, 1910).

Bei *Dixippus* kann die unmittelbare Farbenwechselreaktion auf Lichtreize, d. h. das zuweilen eintretende Hellwerden von dunklen Tieren, wenn sie dem Licht ausgesetzt werden, und das Hellbleiben

von Tieren, wenn sie fortgesetzt beleuchtet werden, ebenfalls ohne Schwierigkeit damit erklärt werden, daß die Hypodermiszellen von Lichtreizen unmittelbar erregt werden, ebenso wie solche Reize ja auch unmittelbar auf typische Chromatophoren einwirken können. Wie aber kommt der periodische Farbenwechsel, namentlich wenn er in dauernder Dunkelheit abläuft, zustande? Es bleiben nur zwei Möglichkeiten zur Erklärung:

Entweder ist der Rhythmus der Pigmentwanderung ausschließlich in der Hypodermis lokalisiert und hier unter dem Einfluß des natürlichen Wechsels von Hell und Dunkel ebenso entstanden wie andere rhythmische Vorgänge entsprechend im Zentralnervensystem. Daß rhythmische Vorgänge in einem Organismus ohne Mitwirkung eines Zentralnervensystems sich abspielen und bei konstanten Außenbedingungen lange erhalten können, lehren uns ja die Pflanzen. So recht befriedigend ist diese Erklärung aber nicht, weil sie mit unseren gewohnten Vorstellungen über die zentralen Funktionen des Nervensystems höherer Tiere nicht im Einklang steht.

Es könnte sich aber der periodische Farbenwechsel von *Dixippus* doch unter der Mitwirkung des Zentralnervensystems vollziehen, aber in mittelbarer Weise. Man könnte sich vorstellen, daß unter der regelmäßig wechselnden Einwirkung natürlicher Helligkeit und Dunkelheit der Stoffwechsel regelmäßige periodische Änderungen erfährt, ja dies muß sogar so sein, da die Tiere nur nachts fressen und sich bewegen. Nun könnte sich ein damit in Zusammenhang stehender Rhythmus im Zentralnervensystem einrichten. Dieser löst dann, sobald er einmal festgelegt ist, die periodische Änderung des Stoffwechsels, wenigstens eine Zeitlang, auch unter konstanten Außenbedingungen (in dauernder Dunkelheit) aus, und die periodischen Änderungen des Stoffwechsels könnten es sein, die die Impulse für die Pigmentwanderung in der Hypodermis liefern. Man kann als Stütze für diese Vermutung erstens anführen, daß, wie ich schon 1910 aussprach, die Farbenänderung von *Dixippus* oft so geringfügig ist, daß sie keine protektive Bedeutung haben kann; andererseits ist schon oft darauf hingewiesen worden, daß möglicherweise die Pigmente und die Pigmentverschiebung mit dem Stoffwechsel in Beziehung stehen und daß in manchen Fällen in dieser Beziehung die Hauptbedeutung der Pigmentwanderung zu suchen ist. Zweitens haben gerade bei *Dixippus*, wie ich oben schon bemerkte, Einwirkungen, welche den Stoffwechsel verändern müssen,

auch einen Einfluß auf den Färbungszustand, d. h. die Lage des Pigments in der Hypodermis.

Wenn nun auch die zuletzt erörterte Frage in der Schwebe bleiben muß, so ist die Tatsache, daß die Pigmentwanderung in der Hypodermis von *Dixippus* wenigstens nicht unter dem direkten Einfluß des Nervensystems abläuft, ein Ergebnis, das zur Untersuchung anregt, ob ähnliches sich vielleicht auch bei anderen Tieren vorfindet.

Literaturverzeichnis.

- DEMOLL, R., 1910, Die Physiologie des Facettenauges, in: *Ergebn. Fortschr. Zool.*, Vol. 2.
- DUBOSCQ, O., 1897, Sur le système nerveux sensitif des Trachéates (Orthoptères, Chilopodes), in: *Arch. Zool. expér.* (3), Vol. 5.
- HOLMGREN, E., 1906, Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden, in: *Zool. Anz.*, Jg. 12.
- KIESEL, A., 1894, Untersuchungen zur Physiologie des facettierten Auges, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, Vol. 53, Art. 3.
- MONTI, R., 1893 und 1894, Ricerche microscopiche sul sistema nervoso degli Insetti, in: *Boll. scientif.*
- SCHLEIP, W., 1910, Der Farbenwechsel von *Dixippus morosus* (Phasmidae), in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 30, *Physiol.*
- STOCKARD, CH. R., 1908, Habits, reaktions and mating instincts of the „walking stick“, *Aplopus mayeri*, in: *Carnegie Inst., Washington*, Publ. No. 103.
- VIALLANES, 1882, Recherches sur l'histologie des Insectes etc., in: *Ann. Sc. nat.* (6), Vol. 14.
- ZAWARZIN, A., 1900a und 1900b, Histologische Studien über Insekten, 2 und 3, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 100.
-

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

The sensory reactions of *Holothuria surinamensis* Ludwig.

By

W. J. Crozier.¹⁾

(Contributions from the Zoological Laboratory of the Museum of
comparative Zoology at Harvard College, No. 251.)

With 3 figures in the text.

Contents.

	Page
I. Introduction	234
II. The species studied	235
1. Anatomy	235
2. Habitat and activities	237
a) Habitat	237
b) Temperature range	238
c) Feeding	239
d) Respiratory movements	239
e) Locomotion	240
f) Auto-evisceration	243
g) Regeneration	246
III. Mechanical stimulation	250
1. Local mechanical stimuli	250
a) The tentacles	250
b) The podia	251

1) Contributions from the Bermuda Biological Station for Research,
No. 33.

	Page
c) The body surface	253
d) Experiments on mutilated animals	255
e) Discussion	255
2. Continued mechanical stimuli	257
a) Stereotropism and the righting reaction	257
b) The climbing of vertical walls	259
3. Vibratory mechanical stimuli	260
IV. Light	261
1. Introduction	261
2. Phototropism	261
3. The shadow reflex	265
4. Discussion	273
a) Phototaxis and the shadow reflex	274
b) The mechanism of photo-reception	274
V. Heat	278
1. Introduction	278
2. Effects of altering the temperature	278
3. Local application of heat	280
4. Discussion	280
VI. Chemical stimuli	281
1. Introduction	281
2. Method; reactions obtained	282
3. Quantitative experiments	284
4. Discussion	288
VII. Summary	291

I. Introduction.

The behavior of those echinoderms which in the adult possess a considerable degree of bilateralsymmetry has not received the attention which the morphological peculiarities of these animals would warrant. Of the Holothurioidea, *Thyone briareus* alone has been studied (PEARSE, 1908, 1909) with reference to the working possibilities of its nervous system, though there are a number of isolated observations, scattered through the literature, on the habits and reactions of other members of the group.

The present contribution deals with the sensory physiology of an Actinopodous holothurian found in the shore waters of the Bermuda Islands.¹⁾ I wish to express my gratitude to Prof. E. L. MARK, who made it possible for me to enjoy the privileges of the Bermuda

¹⁾ This investigation was assisted by a grant from the Humboldt Fund.

Biological Station during the summer of 1913; and to thank, also, Prof. W. M. CHESTER, in charge of the Laboratory during a part of the season, in the absence of Dr. MARK, for many kindnesses. To Mr. D. H. WENRICH I am indebted for assistance during the course of the work.

II. The species studied.

1. Anatomy.

The species chosen for detailed study was *Holothuria surinamensis* LUDWIG (1875). It has been reported from Bermuda by CLARK (1898, 1899, 1901b), and by VERRILL (1906). Figures showing the general proportions of the body are given by CLARK (1901c, tab. 17, fig. 1) and by VERRILL (1906, p. 322, fig. 172). SEMPER'S plate (1868, tab. 28) of *H. coluber* SEMP. gives a more nearly correct idea of the appearance of the animal.¹⁾

Some 250 individuals were employed in the course of my experiments; smaller numbers of the related forms *H. captiva* LUDW., *H. rathbuni* LAMP., *Stichopus moebii* SEMPER, and *Cucumaria punctata* LUDW. afforded comparative data on certain points.

Though essentially similar in structure to *Thyone* and *Cucumaria* (Dendrochirotae), the genera *Holothuria* and *Stichopus* (Aspidochirotae) present certain anatomical differences which are of importance in comparing the reactions of the two groups. *Holothuria surinamensis* has a vermiform body of approximately constant diameter thruout its length, but narrowing slightly at the anterior end about the mouth and posteriorly about the cloacal aperture. Animals employed in these experiments were usually 10—15 cms in length by 1,5—2,0 cms in diameter, when normally extended. The buccal orifice lies in the center of a pale smooth area, directed somewhat ventrad, and surrounded by a circlet of short peltate tentacles. The number of these tentacles is variable, as in *H. floridana* (EDWARDS, 1908) and other forms. CLARK (1899, p. 121) records 20 as the modal frequency, with a range of 10—21. My observations are in agreement with

1) CLARK (1899, p. 121) finds that Bermuda specimens differ slightly from LUDWIG'S original description of *H. surinamensis* from Surinam, in minor features of the calcareous deposits of the skin and "lantern". While these differences are not considered to be of specific rank, they are pointed out also in specimens from Jamaica and Porto Rico (CLARK, 1901c, p. 359).

this statement, and evidence was obtained (see page 249) which indicates that the variation in number of tentacles is in part to be accounted for through regeneration of the anterior end. In specimens about 10 cms long the tentacles are approximately 5,5—6,0 mm in length, 0,5 mm in diameter along the shaft, with peltate discs about 1,5 mm broad. The tentacles have a semicircular valve situated at the base near the ampulla, which when expanded allows the erected organ to be moved about by the muscles of its wall. Immediately behind this circlet of modified tube-feet is a collar, the "brim", with a scalloped edge, which may be so contracted as to close down over the retracted tentacles and the mouth. The ventral surface of the animal is slightly flattened, though not to such an extent as in *H. captiva* or in *Stichopus*; on it occur the irregularly scattered pedicels, about 10—16 of them per square centimeter. The pedicels are about 2,5 mm long when normally extended. On the dorsal and lateral surfaces are slender tapering papillae, modified pedicels, which bear no sucking-discs; they are 2—3 mm long, usually, and are not so numerous, relatively, as the pedicels. The papillae are frequently borne on blunt tubercles. Occasionally papillae with divided or duplicate tips were found. The cloaca terminates in a circular opening, which is rhythmically opened and closed by special muscles; the pumping action of the cloaca — accomplished by muscle strands running to the body-wall and by an anal sphincter, and assisted by the activity of the general body musculature and the muscles of the respiratory trees (HENRI, 1903d) — forces water in and out of the respiratory trees. Surrounding the cloacal aperture is a brim, which bears a distinct ring of papillae. The color of *H. surinamensis* is a general brown, varying from a yellowish tint to olive and occasionally to almost black; the ventral surface is much lighter than the dorsal, while the tentacles, oral surface, edge of the collar, pedicels and tips of the papillae, are yellow. Darker patches are sometimes present on the upper surface, especially about the bases of papillae.

Of the internal arrangements, which conform to the description of conditions in other well known species of *Holothuria*, attention need only be called to the five radial bands of longitudinal muscles and the interradial muscle strands perpendicular to them. Three of the longitudinal bands constitute the ventral "trivium", the two dorsal ones forming the "bivium". The walls of the podia are also contractile. Special retractor muscles, such as control the extension of tentacles in the *Cucumariidae*, are not present in *Holothuria*. Histologically

the muscles are composed of unstriated spindle cells, which show a faint longitudinal fibrillation (HAMANN, 1883, GÉROULD, 1896). Their physiology (in *Holothuria*) has to some extent been studied by BIEDERMANN (1889). From the fact that the musculature of *Holothuria* is made up of nonstriated cells, it must not however be inferred that it is physiologically comparable to the nonstriated contractile tissue of vertebrates. The experiments of v. UEXKÜLL (1896) and others show that, in general, the skeletal muscles of invertebrates (as contrasted with the visceral musculature) contract rapidly in response to a variety of stimuli, as do the skeletal muscles of vertebrates.

The manner in which the muscles are concerned in the body movements of *Holothuria* has been discussed at length by HÉROUARD (1889, pp. 592 et seq.), and in many text books. The essential point is that the muscles work upon the incompressible fluids of the body cavity. After being contracted, the body is re-extended by the relaxation of the musculature and the pumping in of water.

The sense organs and the conducting portion of the nervous system will be considered in the discussion of the experimental results. *H. surinamensis* is not a "cotton-spinner". The Cuvierian organs are found in only a few individuals, and even then but poorly developed. *H. captiva*, however, discharges its sticky "cotton" on the slightest provocation; CLARK (1901c, p. 257) notes that in this species the Cuvierian organs may amount to as much as one tenth of the total bulk of the individual.

2. Habitat and activities.

The life of *Holothuria* in its normal habitat was studied with the purpose of obtaining a proper background on which to view the results of laboratory experiments.

a) Habitat. According to CARPENTER (quoted by CLARK, 1899, p. 122) *H. surinamensis* "can be picked up almost anywhere along the reef protected shore . . . among broken rocks", and VERRILL (1906, p. 278) states that it also occurs on the reefs. While specimens were found in such situations, they were much more plentiful, near the Agar's Island Station, in certain sheltered shallow bays where the bottom, formed of a considerable thickness of rather loose mud, was covered with masses of matted seaweeds¹⁾ and sponges. The holo-

1) Most prominent among the water plants were species of *Penicillus*,

thurians occurred buried in the mud about the stems of water plants and the roots of mangrove trees, under stones at or just below low water-line, and in small cavities in the aeolian limestone of the shore. In some restricted areas where the holothurians were most frequently collected, the bottom was exposed for an hour or more at each low tide; during this time the animals burrowed deeply. Occasionally they were observed partially exposed, the anterior end being buried and the respiratory cloacal end appearing above the mud. Early in the morning, before the sun had risen, the holothurians were found lying freely exposed upon the bottom. They slowly disappeared into the silt as the day-light became brighter. In the evening, however, they were not found at the surface — at least up to twelve o'clock — even on dark nights. While I have not sufficient evidence to warrant the statement that this emergence from the mud is a daily occurrence, it would seem that *H. surinamensis*, like the species described by DALYELL (1851, Vol. 1, pp. 49 et seq.) and the holothurians observed by many later workers (cf. SEMPER, 1868, p. 201), is essentially a nocturnal animal. Perhaps some special combination of tidal and light conditions is necessary to bring the animals to the surface. When first collected the animals were covered by a thin layer of fine silt, apparently held by some mucous secretion, which adhered tightly but could be peeled off in flakes. This covering did not extend to the tentacles, pedicels, or tips of the papillae — possibly because these parts exercise respiratory and sensory functions. The muddy investment gives the holothurians the exact color of their surroundings, especially when living among rocks.

b) Temperature range. The range of temperature to which *Holothuria* is naturally subjected is of considerable magnitude. Surface water in the Bermudas has in summer an average temperature of $31^{\circ}\pm$ (PARKER, 1908, p. 438, and my own observations); it is higher in more open areas: $35^{\circ}\pm$ ($81-84^{\circ}$ F, MARK, 1913). A series of temperature readings at different hours of the day and night indicated that the temperature range, in places from which holothurians were taken at the time the observations were made, was at least 12° — extending from 20° to 31° . The chief factor in the production of this temperature variation is the state

Halimeda, Laurencia, Acetabulum, Polysiphonia, some filamentous forms, and Zostera. I am indebted to Mr. F. S. COLLINS for these identifications.

of the tide, which at low water may expose to the bottom the direct action of the sun; the matter is further complicated by the fact that, at the shore line, cool water seeping from the porous limestone tends to lower the temperature in certain spots.

c) Feeding. Food ingestion is accomplished by *Holothuria* with the aid of the tentacles, which, like the buccal pedicels of spatangoids and ophiuroids (GRAVE, 1902, HORNOLD, 1909), shovel loose bottom material into the mouth (cf. SEMPER, 1868, p. 103). The large doubly flexed intestine is always full of sand, which contains numbers of Foraminifera (*Orbiculina*, etc.) and other minute forms, small mollusks and bits of shell. After the abstraction of nutritive materials from the ingested sand, the inert residue is passed out through the cloaca in a state of fine subdivision.¹⁾ This is a matter of some geological importance, as there is good ground for believing that through their mode of feeding holothurians play an important role in the secondary decomposition of coral formations, as has been brought out especially by the work of GARDINER (1903, pp. 333—341).

In the *Cucumariidae* there is a characteristic system of feeding reflexes, which involves (DOHRN, 1875, GRAVE, 1902, PEARSE, 1908) the waving of the tentacles through the water or over the bottom, and their consecutive cleaning by being wiped off in the mouth; certain tentacles, in *Thyone* the two short ventral ones, are used more frequently than the others. No preferential use of particular tentacles was noticeable in *Holothuria surinamensis*.

d) Respiratory movements. In laboratory aquaria the respiratory movements of the cloacal aperture occurred with considerable regularity, at the rate of 1 min. 10 secs. for ten pulsations at 27°. These movements are essentially similar to those carried out by *Thyone* (PEARSE, 1908, p. 271), *Caudina* (GEROULD, 1898) and other holothurians, and need not be described in detail. The rhythmic opening and closing of the cloacal brim is interrupted at irregular intervals, either by a more powerful inspiration, or by a complete closure of the orifice, which may persist for some minutes; such interruptions occurred usually in company with spontaneous contractions of the anterior end and retraction of the tentacles. During "respiration" the time occupied by the open phase exceeds

1) The literature dealing with the processes of nutrition in holothurians is summarized by JORDAN, 1913, Vol. 1, p. 257—266.

that of the period of closure. That the mechanism concerned with rhythmic movement of the cloaca is strictly local is shown by the following experiment:

Exp. 92,2.

July 28. 5,00 P.M. Posterior ends 5—6 mm long removed from five animals.

9,00 P.M. Edges of wound turned in, but closure not complete. Cloacal end was opening and closing rhythmically; time for ten pulsations = 1 min. 9 secs. 27°.

July 29. 9,30 P.M. Rhythm of anal pieces continued; time for ten pulsations = 1 min. 22 secs. 27,5°.

The regular movement interrupted at about every seventh closure by one of greater vigor and completeness, as in the intact animal.

July 30. 2,30 P.M. Rhythmic movements continued, though less vigorous; time for ten pulsations = 1 min. 50 secs. 27°.

Aug. 1. 9,00 A.M. Pieces dead and decomposing.

Rhythmic movement of the cloaca was maintained for about two days by small pieces cut from the posterior end, with a rate and vigor at first normal but gradually falling off as the pieces became exhausted. There was, however, a notable absence of the periods of cessation exhibited in these movements by the intact animal. This points to a possible controlling action of the nervous system, or to the continuous stimulating effect of poor oxidation conditions on the excised pieces. The latter explanation is less probable. EDWARDS (1909, p. 215) notes that rhythmic movements of the cloaca appear in a very early stage of the free larva of *H. floridana*, before the respiratory trees are developed. Hence there would seem to be located here an independent mechanism for rhythmic contraction.

e) Locomotion. With *H. surinamensis* and *rathbuni* the force of attachment of the tube feet is never very great, and they may readily be loosened from rocks or the bottom of an aquarium. Indeed, a freeing from attachment to the substratum is one type of reaction to general mechanical stimulation. *H. captiva* and *Stichopus*, on the other hand, can rarely be detached without tearing numbers of the pedicel-stalks. This difference in behavior is correlated with the nature of the habitats of these species; *H. surinamensis* generally lives in relatively soft mud, as does *rathbuni* (though it was found in sand also), while *Stichopus* occurs freely exposed on harder bottoms and *H. captiva* was found, even in very young stages

(0,6 cm long), on the under sides of large stones in situations where there was often considerable wave action.

On a solid surface *Holothuria* progresses by the combined action of pedicels, buccal tentacles, and a peristaltic activity of the body musculature (cf. HÉROUARD, 1889, p. 539). The last factor is not always evident, and the first one is relatively unimportant, except in the larva (EDWARDS, 1909, p. 217). My observations on the rôle of the pedicels agree with those of PEARSE (1908, p. 265), in that in neither *Thyone* nor *Holothuria* is there any pushing action of the pedicels such as JENNINGS (1907, p. 99) described in the horizontal locomotion of *Asterias forreri*. The body is never lifted clear of the substratum. The tube feet become much more readily attached to a rough surface, such as that presented by a stone, than they do to the smooth surface of a glass plate. Progression motions always begin at the anterior end, with the tentacles extended; the most anterior pedicels contract first, and a sort of wave of contraction passes down the array of tube feet. In *H. captiva* there is some lack of coordination observable in this process, as the most posterior pedicels are frequently much stretched, and pulled loose, by the forward extension of the anterior part of the body. The rate of locomotion on a horizontal smooth surface is of the order of magnitude of one centimeter in four minutes, in the absence of directive stimuli. Under certain conditions the body may, in crawling, become twisted into a more or less complete spiral on the long axis; such twisting begins at the anterior end, which in this process is enormously elongated as compared with its ordinary appearance. Neither is the animal rigidly straight, for it may become bent at any level, and even completely doubled on itself. Progressive waves of local contraction and relaxation of the body musculature have been mentioned as 'peristaltic' waves; such waves were observed to begin at any level, and to move anteriorly or posteriorly with about equal frequencies. They are rather slow, the most rapid ones traveling at a rate of one centimeter in four to ten seconds, and their principle function in locomotion is the extension of the anterior end of the animal.

COLE'S (1913a) statistical study of the movements of the starfish *Asterias forbesi* in the absence of directive stimuli has brought out the fact that the part of the animal most frequently in advance is the region in closest proximity to the madreporite. This 'physiological anterior', as COLE points out, corresponds to the morpho-

logical anterior of spatangoids, and the interesting possibility suggests itself that the intensity of physiological polarization¹⁾ in echinoderms is correlated with the degree of morphological differentiation about a longitudinal axis. With the holothurians, in which this sort of anatomical arrangement is most obvious, homologies are made difficult by reason of the assumption, in these forms, of a horizontal axis morphologically perpendicular to that of the Asteroids and Echinoids. *Thyone briareus*, the only pedate species which has thus far been studied, apparently moves with any part of the body to the front (PEARSE, 1908, p. 278). *Holothuria*, however, affords considerable support to COLE's idea, for the three species of this genus which I have studied were never observed to crawl in any other way than with the anterior end in advance, and the same statement applies to *Stichopus*. The locomotion of *H. surinamensis* was carefully studied with respect to this point. Backward crawling could not be secured by seemingly appropriate stimulation experiments; the direction of *H. surinamensis*' progression is as definitely fixed as is that of gasteropod mollusks (cf. PARKER, 1911). To test the possibility of reversed crawling, a number of animals were placed in horizontal glass tubes of such a diameter as to allow only a little space between the wall of the tube and the animal's body. Irrespective of the direction of the incident light, movement was always in a forward direction. In tubes with one end sealed, holothurians would remain with the tentacles closely pressed against the sealed end until death ensued (in 12—24 hours) through the absence of adequate oxidation and the toxic action of excretory products. A few individuals managed to escape from tubes having one end closed, but this was accomplished by so twisting the body as to bring the anterior end toward the opening of the tube. It is probably in this manner that the holothurians adjust themselves in narrow holes in rocks with the tentacular end outward. Burrowing is accomplished, as in *Synapta* (CLARK, 1901a), *Caudina* (GEROULD, 1896), and other holothurians (SEMPER, 1868), in a slanting direction, with the anterior end directed downward. Animals from which the anterior end, including the nerve ring and associated structures, had been removed by a transverse cut, likewise consistently moved with the anterior end to the front, as, for example, in the following experiment:

1) The term polarization here means merely antero-posterior differentiation.

Expt. 33,1.

July 3. 4,05 P.M. Three animals had nerve ring, etc., removed.

5,15 P.M. Tube feet expanded, and waving about in normal fashion.

9,00 P.M. "Decapitated" pieces gave a well-defined orienting reaction to light from an oil lamp, moving away from the light (see page 261) anterior end foremost. Quickly exhausted after 10 minutes stimulation.

The phenomena of locomotion in *Holothuria* point to the existence in this animal of a strongly developed physiological polarity, analogous to that seen more vaguely in *Asterias* and in spatangoids. The reason why this polarity is not so clear in *Thyone* is to be found, I believe, in the fact that this form bears tube-feet scattered over its whole surface, whereas those of *Holothuria* are strictly confined to its "ventral" side, or trivium.

f) Auto-evisceration. The curious habit of casting out the viscera in response to intense irritation, or when the conditions of existence have become particularly unfavorable, has long been remarked in holothurians (DALYELL, 1851, and many later workers). It is not confined to this group, but is exhibited also by crinoids (*Antedon*; DENDY, 1886) and starfishes (*Cribrella*; COLGAN, 1912). PEARSE (1909) studied visceral autotomy in *Thyone* with special reference to the rôle played by the nervous system. In agreement with the views of CUÉNOT (1891) and of CLARK (1901), he regarded autotomy as a result of pathological conditions, probably operating through a reflex system of the sort known to exist among arthropods. There would seem to be several distinct grades of autotomy practiced by holothurians: *Synapta* (PEARSE, 1909) pinches off fragments from the posterior end, and the reaction depends on the presence of the nerve ring; *Thyone* (PEARSE, 1909) ejects the viscera through a rupture in the body-wall near the calcareous ring; holothurians possessing Cuvierian organs cast them out through the cloaca, and may or may not accompany them with more or less of the intestine, depending on the species and the exciting circumstances. To these categories of autotomy must be added the process of self-division (DALYELL, 1851, see also p. 246) employed (?) as a method of reproduction.

It was mentioned in the section on anatomy that *H. surinamensis* has the Cuvierian organs poorly developed. The discharge of "cotton" is therefore not a feature of the animal's behavior; but under certain conditions the gut, respiratory trees, etc. were cast out through the cloacal aperture, or even through the mouth (though this was un-

usual), or (if the animals were in very poor tone) through holes in the body-wall made by a process of local degeneration very similar to that which occurred when death was brought about by heating, and not marked by any great muscular activity. The time required for the completion of the act of autotomy varied greatly with the experimental conditions, occupying from a few minutes to an hour or more.

I have been unable to discover the exact circumstances which determine the casting out of the internal apparatus; once started, however, the principal factor involved in forcing out the viscera is a slow muscular peristalsis working on the pressure of the fluid in the body-cavity. When an animal was picked up and handled, strong muscular contraction forced water out through the cloaca, and as the aperture was quickly closed considerable internal pressure was developed. If now a cut was made in the body-wall, or if the animal was divided transversely by a sharp clip with scissors, part of the viscera might be suddenly extruded; but this is not to be regarded as an act of autotomy; evisceration sometimes followed, hours after the operation, though mutilation did not invariably lead to this result (cf. TORELLE, 1909).

Exp. 72,1.

July 14. Twenty-three specimens had part of body removed — anterior end, 13 cases; posterior end, 10 cases. Of these, 7 autotomised part or all of the gut after periods ranging from 10 min. to 14,5 hrs. The remainder regenerated without autotomy. All the animals were kept under practically identical conditions, in aquaria with normal animals which did not autotomise.

The only stimulus, or complex of stimuli, that invariably produced autotomy was the stagnation of the seawater in which the animals were living; but individuals kept in aquaria under constantly running water occasionally eviscerated also, after they had been in the laboratory for some time. With the idea that depletion of the available oxygen or the accumulation of some excretory product was responsible for autotomy in "stale" seawater, experiments were made with boiled seawater¹), and with water to which carbon

1) These experiments were carried out using seawater which had been boiled, the loss by evaporation made up with boiled rain water (volumes corrected for temperature expansion), and allowed to cool in full sealed

dioxide, uric acid, or urea¹) had been added; low concentrations of tannic acid were also used. These experiments gave no definite results, as autotomy was produced with some individuals and not with others; and even in the first instances autotomy was observed only after the lapse of such an interval (10—12 hours) that seawater originally normal might have produced the same effect. That some pathological state is induced by the stale water is strongly indicated by the fact that animals kept over night in a small volume of seawater were frequently observed to eviscerate after being transferred to fresh seawater; and further, that after the holothurians in an aquarium had begun to eviscerate, aeration of the water by splashing did not put a stop to the process.

Chemical irritation of a different sort was found to initiate autotomy in a majority of cases. It is almost impossible to anaesthetise *Holothuria* and keep it intact. Carbon dioxide was the most successful anaesthetic employed; the use of chloralhydrate, magnesium sulphate, chloretone, cocaine, or urethane did not give good results. Immersion in fresh water led to partial evisceration in four out of ten experiments. Dropping the animals into formalin (5 per cent, or stronger) or into 70 per cent alcohol, invariably produced more or less complete autotomy when some of the irritating material had been drawn into the cloaca in the course of a respiratory movement.

The integrity of the nervous system is not essential for the act of autotomy, though it is more successfully carried out by the intact animal. The following experiment will illustrate this point:

Exp. 85,2.

2. July 21. 10 animals had 5—7 mm of the anterior end, including the ring structures, removed by a rapid cut; 8 of these showed part of the respiratory trees extruded through the cut immediately after the operation; 2 individuals expelled the gut through the new anterior end within five minutes after the operation. No further autotomy observed in this lot; kept until July 25th.

The only conclusion which seems justified from these experiments is that visceral autotomy is the result of a pathological con-

jars; when cool, the holothurians were introduced and the jar quickly resealed. The resistance to lack of oxygen shown by *Holothuria* is paralleled by that of many other marine animale (MOORE, 1913).

1). FOSSE (1913) has identified urea in echinoderms and their excretory products.

dition of the whole organism, and that it is not absolutely dependent on the presence of the nerve ring. The fact that intact individuals were more successful is explicable on the basis of a great loss of muscular tone suffered by mutilation. The rôle of the so-called central nervous system in autotomy as seen in various holothurians is analogous to that which this organ plays in the regeneration of diverse forms — in some (*Synapta*) it constitutes part of a necessary complex, while in others (*Holothuria*, and possibly *Thyone*) it does not.

g) Regeneration.

α) In nature. Approximately ten percent of the animals observed (*H. surinamensis* only) were found to have anterior or posterior ends much lighter in color than the rest of the body. Posterior ends of this type were more frequently encountered than anterior ends — twenty of the former and twelve of the latter being noted among three hundred specimens. No case was observed in which both anterior and posterior ends were of this kind. The size of the parts referred to is seen in Table I. Such terminal regions were readily recognized by their pale yellow pigmentation, less than normal diameter, and (especially in the case of the posterior ends) their low degree of contractility when stimulated. Tentacles on these ends were thin, short and very slightly pigmented. The possibility suggested itself that these lightly colored parts are formed by regeneration, subsequent either to autotomous bisection, or to injury by such enemies as fishes and the large blue crabs (*Callinectes*) which abound in localities where *H. surinamensis* was found. The latter explanation seems improbable, for the integument of *Holothuria*, though relatively thin, is very tough and not easily cut. There is no evidence that *Holothuria* has enemies of this kind. Moreover, the fact that other holothurians (DALYELL, 1851; Vol. I, p. 74 et seq., tab. 14; and later workers) are known to show self-division, coupled with the remarkable powers of regeneration exhibited by other genera, makes the first suggestion the more probable. TORELLE (1909) found that mutilated fragments of the *Aspidochirota* studied in her experiments (including three species of *Holothuria*) were extremely tenacious of life, but did not readily regenerate. Experiments shortly to be discussed showed that anterior and posterior ends exactly similar to those observed under natural conditions were formed in a short time after the removal of the appropriate part. While I have not seen a case in which self-division was in progress, it is nevertheless entirely possible

that this process is a normal mode of reproduction in *H. surinamensis*.

Table I.

Size of the regenerated(?) terminal regions — *H. surinamensis*.

Total length extended	Length of anterior regions	Length of posterior regions
cms	cms	cms
6,7	—	1,2
10,0	1,4	—
10,0	—	1,0
12,0	1,0	—
12,3	2,0	—
14,6	—	0,8
17,0	2,3	—
17,5	2,4	—
18,0	1,2	—

β) Experimental. In connection with experiments on the nervous system, operations were performed on *Holothuria* which incidentally brought to light some interesting phenomena of regeneration. Since the observations of DALYELL (1840, 1847) it has been known that some holothurians are able to make good the removal of parts of the body, but TORELLE'S (1909) work indicates that in the genus *Holothuria* this power is limited.

When the body wall of *Holothuria* was cut, there followed a set of activities making for the closure of the wound and the reparation of the lost part. Precisely as in the case of coelenterates and annelids (cf. RAND, 1909), a prominent feature in the early steps of wound reparation is the inbending of the cut edges; while there is some question as to the extent to which various factors, such as muscle contraction, amoeboid activity of tissue cells, etc., are concerned in this process, experiments on *Holothuria* demonstrated that both muscular activity and the slow movement or multiplication of superficial tissue cells is involved. In the first experiment thin fragments of the outer body layer were removed, without cutting into the body-cavity, and the manner in which the surface thus exposed was covered over was watched.

Exp. 94,2.

July 29. 11,30 A.M. Thin pieces of the outer pigmented layer removed from the mid-dorsal region of 5 animals. The fragments cut off

slowly curled up at the edges, concealing the cut surface; this occupied about thirty seconds. The covered area was again exposed by carefully unrolling the curled-in parts, after which they slowly curled in again (1,5 min.), but not so completely as before. The wound on the body was temporarily closed by a sharp bend on the long axis at the injured spot, such that, with the assistance of a deep contraction of the transverse muscles at that point, the scar was completely hidden.

9,50 P.M. Body was now straightened out, and the wounded surface noticeably smaller in area.

July 31. 6,00 A.M. Edges of the wounds now indistinct, and the scar surface had become covered over by a thin yellow epithelium.

Pigmentation slowly increased, but even after three weeks the injured areas could still be seen as light-colored spots.

Subsequent experiments dealt with the phenomena of inrolling of the cut edges and regeneration, and are recorded as follows:

Exp. 73,1. Slits cut in the body-wall.

July 14. Three animals prepared with a lateral incision, perpendicular to the long axis, made with sharp scissors. Parts of the respiratory trees, extruded through the cuts, later withdrawn (cf. TORELLE, 1909). Body turgor lost (but recovered by the next morning). No disturbance of locomotion. A deep ring constriction at the level of the cuts, together with a sharp bend at that place, closed the wound. The edges of the wound tucked in within 5 minutes.

July 17. Cuts healed over, only a slight scar showing.

Exp. 29,2. Animals slit open longitudinally from mouth to anus.

Isolated pieces show a strong tendency to curl in at the cut edges; this is well illustrated when the body is cut from anus to mouth along the dorsal terradius, as the edges of the cut then roll in tightly, so that the bodywall is coiled in a double scroll.

Exp. 41,1. Anterior end removed.

July 7. 9,00 A.M. Anterior end, including the calcareous and nerve rings etc., removed from 5 specimens; length of pieces removed, 4,8—6,5 mm.

8,30 P.M. Cut ends all closed over, and the "decapitated" pieces crawled about in normal fashion, though slowly.

July 8. 9,00 A.M. The two smaller amputated pieces dead.

July 9. 9,00 A.M. One other anterior piece dead.

July 12. 12,00 M. The two remaining anterior pieces showed a bulging posterior regeneration cone. Preserved in alcohol.

July 14. 9,00 A.M. A similar regeneration cone noticed on the anterior ends. All regenerated parts very pale in color.

July 19. 8,30 A.M. Regeneration cones 4—6 mm long on the new anterior ends; most of the time they were kept well invaginated. The cones were of much less diameter than the rest of the body. In two cases 11 tiny new tentacles were counted, together with several papilliform growths, evidently representing the fundamentals of other tentacles; in another specimen 9 well formed tentacles, 1 very small one, and 8 stumps were counted. The new tentacles were thin and pale, and approximately 2 mm long.

July 22. Extreme length of regenerated pieces, 1,0—1,3 cms.

Exp. 72,1. Posterior end removed.

July 14. Posterior ends, 5 mm long, removed from 5 animals. The new posterior ends rolled in almost immediately (5 min.); the amputated pieces closed the wounded end in 10 min.

July 15. A distinct opening at the new posterior ends.

July 17. Small regeneration cones visible.

July 20. The new integument thin and bulging, regeneration cones 3—4 mm long.

July 22. All dead, through accidental stagnation of the water.

Experiments in which cuts were made with purposely ragged outline, and in which pieces were removed by slanting cuts, gave results not essentially different from those already described. Wound closure was more successful when the cuts had smooth edges, as otherwise the ragged parts were sloughed off; slanting cuts were closed in exactly the same manner as those made perpendicular to the long axis of the body, but the thinner part of the cut end was also sloughed off in most instances.

Some tests were made with animals kept in M/800 chloretone, in the hope of eliminating by this means the action of the muscles in bringing about the inrolling of the wound edges. It was found that with chloretoned animals the rapid in-bending did not occur, though after an hour or more the edges of transverse cuts were slightly curved. It would therefore seem that the direct action of the injured muscles plays a more prominent part in wound closure in *Holothuria* than it does in actinians (RAND, 1909; CHESTER, 1912).

Holothuria surinamensis can therefore regenerate, or rather reform from its body-tissue (for the operated animals were kept in aquaria without sand or mud to provide nutritive material) an anterior or a posterior end within a very brief interval after the removal of those parts. The significance of this power, as favorable to a method of reproduction by self division, has already been pointed out (page 243). The incomplete restoration of the usual complement of tentacles would account, in part at least, for the numerical variation of these structures found in some specimens.

III. Mechanical stimulation.

Echinoderms are known to be generally sensitive to a variety of mechanical stimuli. The experiments of ROMANES (1885), PREYER (1886), JENNINGS (1907), COWLES (1910), et al., have shown that tactile and pressure stimuli play an important part in the behavior of starfishes and ophiuroids. The apodous holothurians possess a highly developed tactile sense (CLARK, 1907, p. 47, 138). In addition to touch papillae, synaptids have positional organs (CLARK, 1901a, 1907, BECHER 1909), operating through mechanical stimulation after the fashion of the molluscan and crustacean statocyst, which are apparently irresponsive to vibrational stimuli. The tentacles and podia¹⁾ of pedate holothurians are usually spoken of as "tactile organs", and the general surface of these animals is also sensitive to pressure stimuli (HENRI 1903a, b, c; GRAVE 1905; PEARSE 1908).

1. Local mechanical stimuli

were applied to *H. surinamensis* by the use of needles, finely drawn out glass rods, and minute bubbles of air formed at the tip of a capillary pipette.

a) The tentacles were very sensitive to slight touches. A very slight stimulus led, in a resting animal, to the collapse of the tentacle stimulated and its withdrawal; a more severe one, or a weak stimulus repeated three or four times, produced complete retraction of all the tentacles with or without an accompanying turning of the anterior end to one side — the side away from that stimulated. The reaction time was 0,3 sec.²⁾, at 24—27°, and was (as nearly as could be determined) constant for all intensities of stimulation, though the amplitude of response varied in proportion to the severity of the stimulus. The tentacles also responded in this way to fairly strong water currents from a pipette. When all the tentacles had contracted as the result of a stimulus applied to a single one, the tentacle stimulated was the last one to reappear when the set was re-extended.

The tentacle reflex to mechanical stimuli affords a very clear instance of the relation between a physiological state and reaction,

1) As a matter of convenience, I shall use the term "podia" to include merely the pedicels and papillae.

2) All the measurements of reaction time recorded in this paper were made with a calibrated stopwatch reading to 0,1 second.

for when holothurians actively engaged in locomotion were studied, it was found that the tentacles were apparently much less sensitive than when in the resting condition; in fact, even relatively strong stimuli produced merely a waving about and partial retraction of the particular tentacle affected, while the others were markedly extended.

Considerable variation was found in the amplitude of response obtained from the tentacles of different individuals; with some even the slightest stimulation leading to a maximum effect which is secured in others only by repeated stimulation. After stimulation with solutions of various chemicals the threshold for the mechanical stimulus was considerably lowered, a maximum amplitude of response then being obtained with the slightest touch.

No differences could be detected in the reactions of the different tentacles, nor in different regions of the same tentacle, though it might have been expected that the outer surface of the discs would have been more sensitive than the shafts.

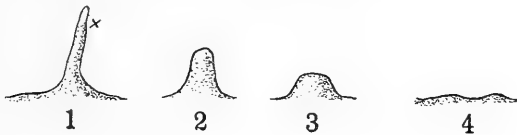


Fig. A. Stages in the contraction of a papilla (2:1).

1. A fully extended papilla. 2. First stage in contraction — response to a slight touch, at *x*. 3. Second stage in contraction — response to more intense stimuli. 4. Complete retraction of papilla repeatedly stimulated.

b) The podia. As nearly as could be determined, the pedicels and papillae were of equal sensitivity to tactile stimuli. In both cases the reaction time of podia in the mid-body region was slightly greater than that of the tentacles, being 0,4—0,6 seconds at 24°—27°; for stimuli of approximately equal intensity the amplitude of the response was much less than that of the tentacles in non-moving animals.

The papillae are more scattered than the pedicels and could readily be studied singly under a binocular microscope. They showed several stages of reaction to tactile (and other) stimuli. In general, the mode of retraction was by contraction; but the extent of the retraction varied with the intensity of the stimulus, and the following well-defined steps were made out (Fig. A): (1) shows the

outline of a fully extended papilla; when gently touched, at x , the thinner distal portion, yellow in color, collapsed through the withdrawal of water into its ampulla and the contraction of its longitudinal walls, and the outline seen in (2) was assumed; more vigorously stimulated, the contraction proceeded to such an extent that only a slight elevation remained upon the skin, (3); the final step, involving the complete invagination of the papilla, could be secured only on repeated stimulation; in this last stage (4) a small hole in the integument was all that was seen from the outside.

Mechanical stimuli of a more vigorous kind, such as gently pinching with forceps, called forth reactions varying with the region of the body concerned. On the most anterior part of the animal, within a centimeter or so of the tentacle ring, pinching a papilla led first of all to a contraction of the tentacles and collar, and of the longitudinal muscles in such a fashion as to bend the anterior end of the body away from the side stimulated, and then both the affected papilla and its immediate neighbors would retract. If the stimulated papilla was dorsal in position, the anterior end was bent ventral and more or less beneath the body. To fairly severe stimuli nearby papillae also reacted by slight contractions. The tentacular brim was extremely sensitive to touch, its reactivity being comparable to that of the tentacles. In the mid-body region, pinching a papilla led to the contraction of nearby papillae also, especially those on approximately the same transverse circumference. Further evidence of the conduction of stimuli in circular fashion about the mid-body was given by the transverse-muscle contraction, which appeared as a narrow ring-like depression at the level of a vigorously stimulated papilla; this type of response was usually not accompanied by any sidewise turning of the anterior end. In the region within a centimeter of the cloacal tip, pinching a papilla produced a reaction of the posterior end comparable to that already described for the anterior end, but less rapid and of not so great an amplitude. The papillae forming a ring about the cloacal brim were much more sensitive to tactile stimuli than the dorsal and lateral podia; stimulation here effected a closure of the cloacal aperture and more or less of a sidewise turning of the posterior end of the body.

The tube feet reacted to pinching by contraction, and neighboring pedicels in an antero-posterior line running through the stimulated pedicel also reacted; usually, those anterior to the point

of application of the stimulus reacted more quickly than the posterior ones, and the disturbance was generally carried farther in the anterior than in the posterior direction. By severe treatment, the tube feet were caused to become retracted completely, as in the third contraction stage described for the papillae (Fig. A, 4). Attached tube feet required much greater stimulation to induce their contraction than did free ones. Tube feet were allowed to become attached to glass rods, and were then gently pulled; this in most experiments led to contractions at the anterior and posterior ends of the animal, and ultimately to the freeing of the tube foot, even with very slight tensions. The tips of the papillae and the terminal discs of the pedicels were much more sensitive than their stalks.

Stimuli applied to the lateral walls of papillae and pedicels gave results which are of interest in view of von UEXKÜLL'S theory of the action of the nerve net system in echinoderms. When the side of a papilla not exactly perpendicular to the body surface, i. e. in which the muscles were more contracted on one side than on the other, was touched with a finely drawn out glass rod, or gently pressed upon by a small bubble of air at the tip of a pipette, the resultant reaction involved two steps — (1) an erection of the papilla, and (2) its collapse and contraction. This led to the reaction appearing as a positive one when the less contracted side was touched, or a negative one when the more contracted side was stimulated. The two steps were often fused together, but I believe that we have here something parallel to the state of affairs at the base of an Echinoid spine, where v. UEXKÜLL (1900a) found the stretched muscles to be more easily and quickly thrown into contraction.

c) The body surface at the anterior and posterior extremities was much more sensitive than that in the mid-portion of the animal's length. In the region within a centimeter or so of the anterior end (varying with the size of the individual), a slight touch on the dorsal or lateral surface between the papillae produced a reaction from the tentacles, brim, and nearby papillae, and some longitudinal contraction of the body, together with more or less turning to the side away from the point of application of the stimulus. The mean of ten determinations gave an average reaction time of 0.4 sec. (at 26°) for delicate tactile stimuli. The dorsal and lateral surfaces in the middle region were relatively insensitive. To slight touches no response whatever was secured, unless the particular area

had been made hypersensitive by chemical stimulation immediately before the test, for example, as, by three or four applications of M/50 acid.¹⁾ The body wall might be forced in over an area of about a square centimeter by a water current from a pipette without producing any reaction. On severe prodding a rather complicated series of reflexes was produced: a ring-like depression, deepest at the point stimulated and usually disappearing on the ventral surface, was accompanied by a reaction from the anterior end such as I have previously described under the responses to pinching a papilla. Individuals resting on the bottom of an aquarium with a curve or bend in the long axis were studied, and it was found that whether the stimulus was applied on the inside or outside of the curve, — i. e. to either the more contracted or the stretched side, — the bending away of the anterior end was such as to carry this part away from the side stimulated.²⁾ An exception to this general statement was found in a somewhat different form of reaction, in which the pedicels, when stimulated in the manner above-described, released their hold and the animal rolled over on to the side opposite that stimulated; if stimulated again, as they lay on one side, the bending of the anterior and posterior ends was such as to bring them towards the spot touched. The latter type of reflex depends upon the fact that the ventral musculature is much more effective in producing body curvature than the dorsal. The ventral and dorsal surfaces were of very nearly the same sensitivity. The region in the immediate neighborhood of the cloaca behaved in a manner similar to that about the mouth, a slight touch leading to the closure of the cloaca, longitudinal contraction, and some turning to the unstimulated side. Reaction time (at 25°) averaged 0,6 seconds.

When picked up and handled, or otherwise subjected to repeated mechanical stimulation, *Holothuria* decreased markedly in volume. Strong contraction of the longitudinal musculature forced out through the cloaca water previously held in the respiratory trees, producing a decrease in length to little more than half its value in expansion, with only a slight increase in the maximum diameter (Table II). In this process the pedate surface remained flattened, while the dorsal

1) JENNINGS (1907, p. 69) found a similar interrelation between mechanical and chemical stimuli in the starfish.

2) This bending away of the anterior end involved, of course, the release of the pedicels in that region.

surface became strongly arched and the two ends much narrowed. The relatively greater strength of the trivium muscles was shown also in the way in which holothurians detached from the substratum and lying on one side became curved dorsoventrally, the ventral surface occupying the inner curvature. Exactly opposite conditions hold with *Caudina*, *Thyone*, and other forms (GEROULD, 1896; PEARSE, 1908, et al.), where the dorsal muscles become more powerfully contracted when the animal is not attached to a horizontal base.

Table II.

Showing relative sizes of holothurians expanded and in contraction.

No.	Normal		Contracted	
	length cms	diameter cms	length cms	diameter cms
1	15,5	2,0	10,0	2,5
2	10,0	1,4	4,0	2,1
3	16,5	2,1	8,9	3,2
4	19,1	1,9	9,0	2,2
5	18,0	1,8	8,6	2,5

d) Experiments on mutilated animals. Small isolated anterior and posterior ends, and the two parts of bisected animals, reacted normally to tactile stimuli, except in the immediate neighborhood of the cut surface. The responses of tube feet and tentacles on isolated parts were of very slight amplitude, as compared with those of the normal animal, but otherwise no differences could be detected.

e) Discussion. The reactions of *H. surinamensis* to tactile stimuli may be summarized as follows:

All parts of the body are sensitive to touch, the order of responsiveness being tentacles, oral brim > cloacal brim > podia > anterior end > posterior end > mid-body surface. As in many other animals, the anterior and posterior ends as a whole are the most sensitive regions, and the anterior one is the more reactive. The tentacles and podia (including the cloacal papillae) are the chief organs of the tactile sense.

The end-organs concerned in the reception of tactile stimuli cannot be specifically designated. In synaptids (CLARK, 1907, p. 47) the so-called touch papillae are small groups of epithelial cells

connected with ganglia at the ends of branches from the tentacle or radial nerve strands; sensory cells of presumably similar function also occur scattered over the body of synaptids, and in the general epithelium of *Molapdiidae* (CLARK, 1907, p. 154). CLARK suggests that the cloacal papillae of the *Molapdiidae*, like the tentacle digits in this and other Apodous groups, are important organs of touch. *Cucumaria* and *Holothuria* have no special form of nerve termination even in the tentacles (CUÉNOT 1891, p. 515; RETZIUS 1906), but the podia and tentacles are each provided with an extension of the nearest radial or tentacular nerve strand ending in a plate of sensory epithelium at their distal terminations. POLARA (1906b), however, has found what may be (?) tactile organs, in the integument of *H. tubulosa* and *H. poli*.

HENRI (1903a, b, c) describes reactions of *Stichopus regalis* which point to the existence of ramifications of the radial "nerves", each point on a longitudinal muscle being reflexly connected with a series of points on the body which he finds located within a certain limited region. He accounts for the different reactions obtained from the anterior end near the mouth, by saying that here the nerve-ring apparatus enters, and through its action as a conductor a pair or more of the longitudinal muscles contract. He concludes that the nerve ring acts as a central nervous organ. I have incidentally verified some of HENRI's observations on the mechanical stimulation of the body-wall of *Stichopus* (*S. moebii*) cut open along an inter-radius. The mode of reaction of the mid body wall of *Holothuria* to tactile, photic (p. 261) and chemical (p. 67) stimuli, leads me to believe that the nervous system of *Holothuria* works in a manner agreeing with HENRI's description. But it must be noted, on the other hand, that animals from which the "central nervous organ" had been removed were still capable of coordinated activity, — of moving away from the light, climbing vertical walls, and turning the anterior end away from the side stimulated, — though they appeared to be in a much weakened condition. COLE (1913b) believes that a starfish with its circumoral nerve ring cut cannot effect coordinated righting movements, but experiments shortly to be described show that this is entirely possible for *Holothuria*, and I therefore do not believe that the nerve ring necessarily acts as a true central nervous organ in HENRI's sense.

Furthermore, the posterior end of *Holothuria* exhibits these

sideward bendings, etc., and no trace of aboral nervous ring has been identified among the holothurians.

2. Continued tactile stimulation

as a factor in the behavior of *Holothuria* was sought in evidence for stereotropic and similar forms of irritability.

a) Stereotropism; and the righting reaction. Holothurians were sometimes found to have lodged themselves in narrow holes and crannies in rocks, and this, taken in connection with the burrowing habit, seemed to point to a general stereotropic sensitivity of the animal's surface. In aquaria however, they showed no tendency to collect in groups, not even in the angles between walls or in the corners. When fitted into narrow glass tubes so that the anterior end projected through one opening, they did not tend to maintain this position, but soon crawled out of the tubes. Similarly, experiments designed to discover the existence of rheotropism in *Holothuria* gave negative results. The animals moved either with or against the current flowing down a narrow trough, depending on circumstances not connected with the current itself, save when the water current was violent, as then the effect was comparable to strong mechanical stimulation, producing sideward turning away of the anterior end and gradual movement until outside the zone of disturbance, but without any orientation.

Echinoderms generally are capable of righting themselves when turned over on the dorsal surface. It is known that the righting reaction of the starfish is due to the stereotropism of its tube feet, rather than to any geotropic control of the dorso-ventral orientation of the body (MOORE, 1910). Synaptids possess definite "positional organs", which function as statocysts, but no such organs occur among other holothurians, and the following experiments show that *Holothuria* in its righting behavior is comparable to the starfish — or better, to an isolated starfish arm.

The righting reaction of *H. surinamensis* involves two distinct factors — 1. the dorso-ventral curvature of the body, and 2. the twisting of the animal on its long axis, forward crawling, and the gradual attachment of its pedicels to the substratum. The previously described tendency to throw the body into a curve when turned over on its back or otherwise removed from its normal position makes it impossible for *Holothuria* to remain on its dorsal surface, but causes it when so placed to topple over to one side or

the other. Then, beginning always at the anterior end, the body becomes slowly twisted in such a way as to bring the pedate surface to the bottom; the body muscles are more important in this procedure than the tube feet. This type of righting behavior is very like that practised by Planarians, slugs, earthworms, etc. A modification of this method of righting was used in a few instances: the anterior and posterior ends would for a moment bend ventrad rather quickly, and the animal thus was enabled to roll over suddenly with sufficient momentum to regain its normal orientation without the use of longitudinal twisting.

Holothurians with the anterior end (nerve ring, stone ring, etc.) amputated did not right themselves until several hours after the operation. This was probably due to the inability to develop internal water pressure in the usual way; but sooner or later the "headless" pieces became righted after the manner above described for the normal animals. With animals cut cross wise into two equal parts, the righting movements of the posterior half began at the tail end — showing a condition somewhat comparable to the non-use of injured arms (starfish — MOORE, 1910) or injured regions (sea urchin — ROMANES, 1885) in other echinoderms. COLE (1913b) concluded that a starfish could not coordinate its righting movements in the absence of a complete nerve-ring; it is probable that the simpler structure of *Holothuria* makes possible a better coordination through the mutual pull of the body parts than is the case in *Asterias*. Some tests were made with holothurians suspended in the water by a thread through the dorsal integument. Two types of behavior were seen in such animals; some individuals squirmed about incessantly, while others assumed a contracted form and kept it as long as the experiment was continued (3—4 hours), in one case autotomizing the viscera. Detached tube-feet, and the tube-feet of holothurians held resting on their dorsal surface, readily became attached to the surface of bits of stone etc., but not so frequently to glass rods. Direct contact with a rough surface is the stimulus which provokes their attachment. *H. surinamensis* was sometimes collected from the under side of slabs of rock, and this fact, taken in conjunction with those already described, argues for the conclusion that the normal righting reaction depends on the positive stereotropism of the tube feet. When the pedicels are detached the animal assumes such a form as best to make possible

their re-attachment. Similar righting behavior was observed in other species of *Holothuria* and in *Stichopus*.

b) The climbing of vertical walls. All the holothurians which I have studied were frequently found near the water surface, on the vertical walls of aquaria in which they were confined. A holothurian of different type, *Cucumaria cucumis* of the Bay of Naples, supplied LOEB with a well known instance of negative geotropism (LOEB, 1891), but *Thyone* (PEARSE, 1908, p. 275) does not show any noticeable geotropic tendency. From the fact that (save possibly in the case of *Stichopus*) crawling up a vertical surface did not involve any orientation, I was led to believe that, with *H. surinamensis* at least, geotropic irritability was not necessarily the responsible factor. In crawling up the wall of an aquarium the long axis of the animal was not placed vertically, but always at an angle with the horizon, and the completion of the movement at the surface of the water found the body placed horizontally immediately under the surface film. Frequently the circlet of tentacles was expanded and moved about under the surface film; during this manouver a few of the most posterior pedicels were sufficient to hold an animal in its position. Experiments were made with holothurians placed upon glass plates tilted at an angle of 30° to the horizon; in these tests approximately equal numbers crawled upward and downward, while many remained stationary, the actual figures being: 6 upward, 5 downward, 9 stationary in 20 tests. Not all the specimens in an aquarium were at any one time to be found on its sides; some came to rest in shaded corners and remained on the bottom, while others crawled down from the water surface after several hours.

JENNINGS (1907, p. 115), COWLES (1910, 1911a), and COLE (1913a) have called attention to the persistence of the impulse to locomotion in starfish and ophuroids, and COWLES ascribes the climbing of vertical walls by *Echinaster* to this peculiarity of behavior. The activity of *Holothuria* was very similar in this respect to that of *Echinaster* as described by COWLES (1911a), for, when oriented by light or when engaged in continued locomotion from other causes, this form also continued its crawling by mounting such vertical or inclined surfaces as it met in its path. This was very noticeable among animals freshly collected, for here the disturbance due to handling and stimulation by light invariably resulted in the crowding at the surface of all the holothurians in a pail. The absence of

geotropic irritability is also indicated by the fact, already referred to, that *Holothuria* was found ventral side uppermost clinging to the under faces of rocks.

The presence of the nerve-ring is not essential for the climbing of vertical walls. While regenerating new anterior ends the holothurians were for the most part quiescent, but they occasionally moved slowly about and were sometimes found to have crawled to the water surface, assuming the position of normal individuals.

3. Vibratory stimuli.

Holothuria responded to slight jars of the table on which the aquaria were placed by momentarily withdrawing the tentacles, and ceasing the rhythmic cloacal movements. Tests were made by placing holothurians in beakers of thin glass, three quarters filled with sea-water, and tapping gently on the lip of the beaker. After a certain number of repetitions of this stimulus, no response was given. Table III gives, for ten experiments, the number of jars required to bring about this state of accommodation; the tapping was done with a glass rod, the successive taps being one minute apart and of as nearly equal force as possible. The extent of the reaction obtained from different individuals was quite variable. Animals designated b and h in the Table ceased to react, after giving the number of responses noted, by withdrawing the tentacles permanently, the others by keeping them extended. While no withdrawing reflexes on the part of the tentacles were obtained after tapping for some little time, continued jars induced restlessness and locomotion.

Table III.

Exp. 46. 1,2	Reactions to jarring									
Individual	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j
No. of reactions	4	2	6	9	6	3	12	3	4	8

Note. The "No. of reactions" given is the number required to bring about accommodation in each case.

Similar results were obtained by allowing drops of water to fall from a height of 20 centimeters, approximately three centimeters of water being over the animals. The response here was localized, the tentacles, mid-body region and posterior end all giving

the usual withdrawing reactions when the drops were made to fall over them.

Holothuria with the anterior parts amputated gave the same series of reactions to vibrations, but were more easily exhausted, not more than 5 successive reactions being obtained to shocks coming at one minute intervals.

IV. Light.

1. Introduction.

The radial arrangement of the body in starfishes and sea urchins has given a special interest to the study of their reactions to light in connection with theories of phototaxis which have been advanced on the basis of work with bilaterally symmetrical animals. In echinoderms other than holothurians there is no good evidence of orientation produced by light. With regard to the holothurians MAST (1911, p. 211) says: — "The lack of orientation in moving from a source of light is much more striking in the holothurians, which are superficially at least much more definitely bilaterally symmetrical" than the starfishes; this generalization is based on PEARSE'S (1908) account of the behavior of *Thyone*. So far as known the holothurians are uniformly negative in their reactions to light, and since the time of DALYELL (1851, Vol. I) have been spoken of as nocturnal animals; *Stichopus* is an apparent exception, for it is seen in great numbers on brightly illuminated bottoms, but even here some species at least crawl into dark places after the passage of the breeding season (MITSUKURI, 1903).

2. Phototropism.

Holothuria surinamensis, *captiva* and *rathbuni* all move away from a source of light, in a manner strikingly at variance with that described for *Thyone*. As has been brought out in the discussion of locomotion (page 242), *Holothuria* was not observed to crawl in any other way than with the anterior end to the front, while *Thyone* moves away from the light, like a sea urchin (HOLMES, 1912), with any angle of the body in advance. When a number of holothurians were placed in a vessel near a window, though not exposed to the direct rays of the sun, they oriented away from the light and moved to the side of the vessel farthest from the window. Having gotten

as far from the window as the walls of the aquarium would permit, they frequently continued crawling up the vertical side of the vessel until the water level was reached. They might remain there if the light were not too intense, but in stronger light they continued to move slowly around the aquarium with the anterior end toward the light, until they came to rest in some shaded area. When the remainder of the aquarium was in bright light a shaded portion thus gradually entrapped all the individuals present. If the anterior part of the animal were shaded when the body was first illuminated, the holothurians moved into this shadow.

Before considering the general effects of light on *Holothuria* it was necessary to know the distribution of photic sensitivity over the body. Using a small spot light produced by stopping down a pocket flash-light, or condensing sunlight with a lens-diaphragm system, I explored the surface of some fifty or more individuals. The experiments were made in a dark room, and, especially when sunlight was used, the condensed beam was passed through 7—10 cms. of sea-water before striking the animals, though previous experiments had shown that heat did not need to be seriously considered as a stimulating agency. A beam of light thrown on the tentacles caused them to contract slowly and one at a time as they were successively stimulated. The tentacles again expanded, but after a period of contraction of quite variable duration. If such stimuli were applied one after another as soon as the tentacles were reexpanded, no further retraction could be induced after the 5th or 6th application.

The pedicels and papillae also collapsed slightly when illuminated by the spot light, and continuous intense light (3—5 minutes) caused attached pedicels to become free and to wave about slowly, as in the starfish (JENNINGS, 1907). The contraction of the papillae was slight, usually going only to the first stage (cf. page 251). Contraction of the anterior end (with or without the tentacles expanded), of the posterior end, and of practically every point on the body surface were produced by localized light. The part stimulated gave the usual "sinking-in" reaction as in the case of mechanical stimulation, the depth and extent of the contraction depending on the intensity of the light used.

Animals from which the anterior end (1 cm \pm) had been removed, as well as the removed tentacle-bearing pieces, gave reactions of the same kind, but more slowly than normal animals;

and they were much more readily exhausted, two or three reactions being all that could be obtained from the tentacles. This exhaustion might be due either to a condition of prompter muscular fatigue, caused by the removal or damage of tonus centers, or to the more rapid using up of photoreceptive materials in the mutilated animals. The latter possibility is important, because the interference with the circulatory apparatus tends to make reconstructive processes slow; hence to produce equivalent reactions a higher intensity of light¹⁾ had to be used with these decapitated individuals than with normal holothurians. The greater length of time consumed in the responses of mutilated individuals may have been quite as much due to the damaged state of the ambulacral system as to the loss of muscular tone. Stimulation of the body surface near the new anterior termination, or at the posterior end, produced a contraction tending, as with normal holothurians, to bend the stimulated part away from the light.

A strictly dorsal stimulus produced one of two effects, — (1) a general shortening of the region affected, or (2) a turning of that part to the right or left, the frequency of the turns in either direction depending on the direction and extent of the curvature of the animals body as it rested on the bottom of the aquarium. Usually — in 20 out of 25 trials — the response was such as to increase the established curvature.

Orientation under the influence of light from a single source was examined in a dark chamber consisting of a large wooden box, light-tight, painted dead black inside, and provided at one end with adjustable diaphragms through which sunlight reflected from a mirror, or light from an artificial source, was allowed to enter. Glass aquaria containing the holothurians were placed within this dark box. A narrow slit at the top of the box, at the end opposite from the diaphragm, served as the observation window; when used in a dark room, the whole top of the box could be removed without interfering with the conditions of the experiment.

Exp. 61,1. July 12.

a) A narrow beam of horizontal light thrown on the tentacles and brim from one side. Result: first, a slight forward movement, then a sharp turning back. When the tentacles first came into the light, they contracted, but not completely. Other animals moved straight ahead into

1) That is, the source of light had to be brought nearer.

the dark region; this latter result was obtained when the beam of light was so narrow that the forward extension of the anterior end carried the tentacles out of its path. The usual result of these tests was that, after some preliminary extension of the anterior end, it was swung sharply away from the lighted side; following this, contraction of the longitudinal muscles in some cases brought the whole animal out of the path of the light, while in others locomotion in the direction of the anterior end led to crawling along the path of the light beam. In this latter form of response, any tendency to enter the shadow was checked by the prompt retraction of the tentacles and the customary "avoidance reaction" when the tentacles were shaded, even by the animal's own body. Tests in which the light was limited to the brim region, the tentacles being in the shade, gave identical results.

b) When unilateral light was allowed to fall on the mid-body region, holothurians moved straight ahead into the dark. There was no perceptible orientation until the light struck the most posterior centimeter and a half of the body, which was then turned away from the light, but the direction of locomotion was not affected. When so illuminated that several centimeters of the tentacle end were shaded, the same result was obtained — forward motion without orientation.

c) Unilateral illumination of the posterior tip caused it to be thrown sharply away from the light, but in a manner indicating, both by the reaction time and the amplitude of the reaction, that the posterior end was less sensitive than the anterior one.

In all these experiments the illuminated region appeared to be locally constricted — a result to be expected from the previous tests with a spot light.

Exp. 61,2—62,1.

Horizontal light parallel to the long axis of the body was thrown on the anterior end. Result: a contraction of the longitudinal muscles, greater on one side than on the other, such that subsequent forward locomotion carried the animals outside the field of stimulation.

Exp. 62,4.

Five holothurians deprived of the tentacles and ring structures did not move about to any extent until a regeneration cone had made its appearance. Such animals were just as strongly negatively phototropic as normal ones.

Placed in a field of light coming from one side only, the reaction uniformly obtained from *Holothuria* was a turning of the anterior end away from the side illuminated, and continued locomotion away from the source of light in the direction of its rays.

Holothuria surinamensis is therefore without question negatively phototropic.

3. The shadow reflex.

In the course of several hundred trials, no reflexes other than the slow system of movements producing negative phototropism were observed when the intensity of the light falling on *Holothuria* was suddenly increased. This was true for individuals which had been in darkness for some hours, as well as for those which had been in light of low intensity for even longer periods. The partial retraction of the tentacles when illuminated by a spotlight was much slower than the shadow reflex presently to be discussed, and was not of a definitely predictable character; it appeared for the most part as a general waving about of the tentacle stimulated.

All the holothurians which I have examined give, however, a well defined response to sudden diminution of light intensity, a reflex which forms a feature of the behavior of other holothurians also, e. g. *Cucumaria* (GRAVE, 1905) and *Thyone* (PEARSE, 1908). Shading the whole animal produced retraction of the tentacles, closure of brim and cloacal sphincter, and a general contraction, especially of the anterior and posterior ends. Following this, the parts thus contracted would soon expand, and remain expanded in the shade. The shadow reaction was most easily studied in the case of the tentacles, where the reflex consisted of the withdrawal of the tentacles, the closure of the brim, and a bending of the body to the side away from that shaded. The extent to which the tentacles retracted, the time during which they remained concealed if complete withdrawal had been secured, and the degree to which the body muscles were implicated in the reaction, were in a measure determined by the area of the region shaded, the sharpness of the shadow edge (i. e., the rate of intensity reduction), and the actual amount of light reduction accomplished by the shading. Single tentacles were caused to disappear within the partially constricted collar by shading them individually, either at the peltate tip or at any point along the shaft. I did not determine the minimum shadow area which would produce this reaction.

The whole surface of *Holothuria* is sensitive to sudden shading. With the tentacles completely retracted and the brim closed down, well defined reactions were obtained from the anterior end, especially from the brim. The rim of the cloaca was particularly sensitive; very slight reactions were had from the posterior end when this rim was concealed by the closure of the cloaca, or when it was

amputated. The relative "shadow sensitivity" of the various parts studied is roughly shown by the reaction times in Table IV. The relative amplitudes of the reactions are indicated in decreasing order by the numbers (1) . . . (5). The reaction times are the averages of ten sets of observations. The variability of these reactions, as obtained from the numerous animals observed, was very great.

Table IV.

Reaction times to sudden shading — in seconds. Temp. 27,5°.

Tentacles	Ant. end ¹⁾	Post. end	Midbody ²⁾	Podia ³⁾
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
1,2—	2,0	1,0—	2,0+	∞?

1) With the tentacles completely retracted.

2) Only in bright sunlight, and not even then in all animals.

3) Response too indefinite to be measured.

Of all the reactions those of the tentacles were the most clearly defined, and in the experiments made to determine some of the characteristics of this reflex the tentacles were studied exclusively.

It may first be pointed out that the tentacles on small anterior fragments which had successfully accomplished the closure of the cut end, reacted to shadows in an entirely normal fashion, both as regards the reaction time, and the period during which the brim was closed down, though these isolated pieces were very quickly exhausted (see Tables V and VII).

Table V.

Exp. 27.3.

July 2. Comparison of the shading response of normal tentacles, and of those on isolated anterior pieces. Anterior ends removed 40 hrs. before this experiment. Measurements in seconds. Temp. 25,0°.

No.	Normal		Isolated ant. ends	
	Reaction time	Period of contraction	Reaction time	Period of contraction
X	1,3	10,0	1,9	16,0
Y	2,8	2,0	3,0	18,0
Z	2,0	5,0	2,4	2,5

Normal holothurians in well aerated sea water were stimulated by successive shadows cast by a small opaque black board, in direct sun light, in less intense light away from the direct rays of the sun, and, during some experiments, in lamp light. Table VI contains successive reaction-time measurements of the tentacle reflex to

Table VI.

Exp. 4.38.1.

July 2. Successive reaction times of ten normal holothurians in the shadow reflex. Temp. 23,0°. Diffuse light. Shadows 0,5 min. apart.

No. of stimulus	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
1	1,3	1,0	1,2	0,6	0,4	2,1	2,8	1,4	2,5	0,5
2	1,7	1,1	1,8	1,6	1,2	2,4	2,4	1,2	2,3	1,6
3	2,8	1,5	2,9	1,4	1,6	1,0	1,0	1,6	2,4	2,4
4	2,2	2,0	1,0	1,4	1,0	1,5	2,0	2,4	1,5	0,8
5	1,8	3,0	1,6	1,4 ¹⁾	0,8	2,4	3,0	3,2	0,9	3,2
6	2,0	2,5	1,4	∞	1,5	2,6	3,2 ¹⁾	0,6	2,0	∞
7	1,8	2,7	1,0	∞	3,2	1,1	∞	1,6	4,5	∞
8	1,4	1,6	1,5	∞	2,1	1,6	∞	1,6	∞	∞
9	1,6 ²⁾	0,8	2,4	∞	∞	3,5	∞	1,4	1,3	∞
10	2,0	1,4	2,6	∞ ³⁾	2,4	1,8	∞	2,5	2,4	∞
11	1,0	1,8	0,6	.	1,3	2,4	∞ ³⁾	2,8	1,2	.
12	∞	2,4	1,0	.	1,0	2,3	.	5,4	0,8	.
13	1,1	1,0	4,5	.	1,5	6,1	.	∞	1,6	.
14	1,6	1,4	∞	.	4,2	2,7	.	∞	2,4	.
15	2,6	1,6	∞	.	3,9	1,3	.	∞	3,9	.
16	1,8	2,5	2,1	.	4,5 ³⁾	1,0	.	∞	6,0	.
17	2,3	3,1	∞	.	∞	3,1	.	∞ ³⁾	∞	.
18	∞	2,7	∞	.	∞	∞	.	.	∞	.
19	2,3	1,4	∞	.	∞	4,6	.	.	∞	.
20	6,4	2,2	.	.	∞	∞	.	.	∞	.
21	2,8	1,3	.	.	.	5,1	.	.	∞	.
22	3,6	∞	.	.	.	∞
23	1,8	∞	.	.	.	∞
24	1,8	∞	.	.	.	∞
25	∞	∞ ³⁾
26	∞
27	∞
28	∞
29	∞
.
.
.
37	∞ ³⁾

Notes.

∞ Indicates "no reaction" (i. e. infinite reaction time).

1) Tentacles remained withdrawn.

2) From this reaction on, the amplitude of the contractions decreased.

3) One half hour later, had recovered and gave good reactions.

shadows cast every 0,5 minute, in the diffuse light of the laboratory. A similar table for the isolated tentacular ends is shown in Table VII. The shadows in each case lasted approximately one second, though their actual duration was of no consequence for the experiment. It will be seen that the rate of exhaustion varied greatly among the different individuals. Two of the animals (Nos. 4 and 7) ceased to react with the tentacles retracted, while all the rest remained expanded. A feature of this reaction which the plot in Fig. B brings out more plainly, is the rhythmic character of the exhaustion curves. The sensitivity to shadows first falls off to some extent, then increases in recurring periods of some regularity, finally disappearing altogether, but returning after a short interval of rest.

Table VII.

Exp. 27.3. Shadow reactions of five (a—e) isolated tentacle-bearing parts.

June 30. 4,00 P.M. 1,5 cms of anterior end removed from each of 5 animals ranging in size from 5,0 to 8,5 cms in length.

July 2. 9,00 A.M. Tentacles expanded; the small anterior pieces had successfully closed over the cut, and three of them were moving about with the aid of their tube feet.

Shaded at intervals of 1 min., in diffuse light, the shadows lasting 1± second. Temp. 26,0°. Reaction times in seconds.

No.	a	b	c	d	e
1	1,0	1,4	2,1	1,2	1,5
2	3,4	1,7	1,3	1,0	1,8
3	2,1	3,0	3,1	1,1	2,1
4	1,7	2,4	1,0	2,4	1,8
5	∞	1,8	∞	3,4	2,5
6	∞	1,6	1,8	1,8	3,2
7	∞	1,6	∞	1,3	1,0
8	.	∞	1,4	1,0	1,0
9	.	1,6	∞	∞	∞
10	.	1,0	∞	∞	∞
11	.	∞	∞	∞	∞
12	.	∞	∞	∞	∞
13	.	∞	.	.	.
14	.	∞	.	.	.

Note. ∞ Indicates "no reaction" (i. e., infinite reaction time).

When the tentacles retracted as the result of shading, they remained concealed for a length of time which may be taken, in a

certain sense, as a measure of the amplitude of the shadow reflex. Table VIII gives the successive "retraction times" obtained from three holothurians in bright sunlight. The stimuli were applied every half minute.

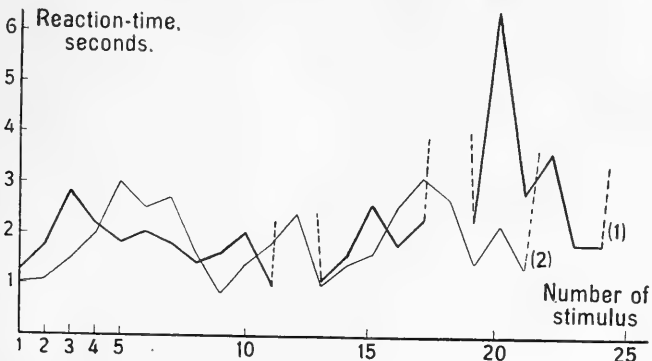


Fig. B.

Reactions to repeated shading — 0,5 min. intervals (Individuals (1) and (2) of Table VI).

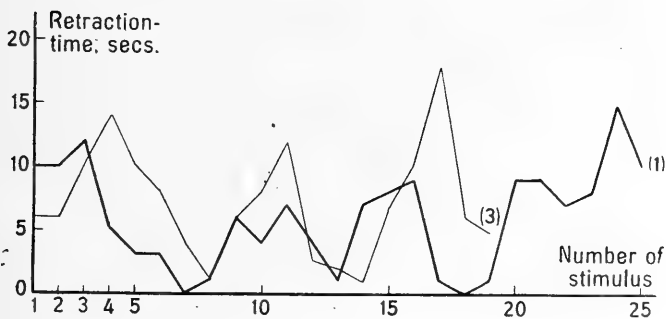


Fig. C.

Amplitude of the reaction to successive shadows, 0,5 min. intervals; "retraction-time", seconds (individuals 1 and 3 of Table VIII).

The observations of Table VIII are shown graphically in Fig. C. Comparing this with Fig. B, for the reaction times to successive shading, it will be seen that the curves of both the reaction time

and of the amplitude of the reaction as measured by the period of tentacle concealment, show the rhythmic character to which attention has already been called.

Table VIII.

“Retraction times” (seconds) to shadow stimuli.

Exp. 42. July 7.

Temp. 29,0°. Bright sunlight. Shaded every half minute. Time given only to the nearest whole second, because of the difficulty of obtaining accurate points for measurement.

No. of stimulus	(1)	(2)	(3)
1	10	8	6
2	10	8	6
3	12	7	10
4	5	12	14
5	3	13	10
6	3	9	8
7	0	4	4
8	1	0	1
9	6	0	6
10	4	5	8
11	7	0	12
12	4	3	3
13	1	1	2
14	7	0	1
15	8	0	7
16	9	0	10
17	1		18
18	0		6
19	1		5
20	9		0
21	9		0
22	7		0
23	8		
24	15		
25	10		

The shadow reflex was given only within a certain range of temperatures. Holothurians were heated in seawater contained in glass beakers and the temperature at which the shadow reaction ceased was noted. The record of one such experiment is here given:

Exp. 38. July 5.

Heated in bright sunlight; 10 animals used.

Time	Temp.	Observations
12 : 21,5	30 ⁰	Shadow reaction normal.
12 : 25,5	31 ⁰	Tentacles not completely withdrawn when shaded.
12 : 30,5	32 ⁰	Tentacles merely waved about gently when shaded.
12 : 37	32 ⁰	Same.
12 : 43	34 ⁰	No shadow reaction at 34 ⁰ or above.

With the rate of heating employed in this experiment, then, the shadow reaction disappears at about 33,5⁰ C. In ascertaining the lower temperature limit, holothurians were placed in beakers surrounded by vessels containing cracked ice and salt. The shadow reaction was in no case obtained below 5,0⁰ C, but the actual limiting temperature in any one test was exceedingly difficult to place accurately.

It was found possible to abolish the shadow reflex by treating the anterior end with a weak solution of cocaine, and, incidentally, to separate in this way the reactions to photic and to tactile and chemical stimuli.

Exp. 3. July 2.

4,8 P.M. Three holothurians placed in 0,5% cocaine hydrochloride for 2 minutes. Tube feet and tentacles slowly retracted, then reexpanded. Papillae retracted. Tentacles after 1 min. gave an exceedingly faint response to shading from bright sunlight.

4,10 P.M. Returned to seawater.

4,12 P.M. Tentacles expanded. No shadow reaction perceptible. Tentacles react normally to KCl (M/10), and also to tactile stimuli, but slowly.

Therefore it is reasonable to conclude that the function of photoreception is exercised by a set of sensory elements distinct from those for mechanical and chemical reception.

The phenomena of the shadow reflex in *Holothuria* immediately invite comparison with similar reactions exhibited by sea urchins (VON UEXKÜLL 1900) serpulids, leeches, barnacles, some lamellibranchs, etc. (cf. MAST, 1911, p. 247, for review of literature). The curves of reactivity of *Hydroids*, *Glossiphonia* (GEE, 1913), *Balanus* and *Holothuria* to repeated shadows all exhibit the characteristics of rhythmicity and rapid exhaustion. Reactions of the common Bermuda shore barnacle (*Balanus sp.*) to successive shadows are shown, for comparison, in Table IX; the reactions here consist

in the retraction of the appendages and the closure of the valves; these become less complete as the stimuli succeed one another. The time taken to reopen the valves, after they had begun to close as the result of the shadow, is given to the nearest whole second. Exhaustion was more rapid at higher temperature and in brighter light.

Table IX.
The shading reflex in *Balanus*.

Exp. 4.15.2.

June 21. Retraction time, secs. Shaded at one-half minute intervals.

No. of stimulus	Diffuse light. Temp. 25,1°					Bright sunlight. Temp. 30°				
	(a)	(b)	(c)	(d)	(e)	(f)	(g)	(h)	(i)	(j)
1	15	20	26	25	19	7	27	12	5	9
2	9	10	12	23	4	7	11	0	1	10
3	45	34	7	24	9	11	60+	0	1	14
4	2	60+	5	21	8	8	0	0	0	6
5	7	27	10	22	7	6	0	0	0	3
6	45	60+	0	38	3	7	0	0	0	1
7	0	5	0	27	26	3	0	0	0	0
8	0	0	0	28	60+	5	.	.	.	0
9	40	17	5	20	3	4	.	.	.	5
10	0	5	0	45	44	1	.	.	.	0
11	0	12	0	22	0	0	.	.	.	60+
12	0	40	0	23	0	0	.	.	.	0
13	5	45	0	12	0	4	.	.	.	0
14	0	0	0	52	0	0	.	.	.	0
15	0	0	0	0	0	2	.	.	.	0
16	0	0	0	0	0	0	.	.	.	0

Note. When the reaction occupied more than 0,5 min., one stimulus was omitted.

In each of the above instances there is a noticeable rise in responsiveness during the first few stimulations. It is possible that this is to be accounted for (as Loeb [1912, p. 46] has explained the more rapid heliotropic movement of aphids after several trials) by the action of the products of muscular fatigue — in other words, as a *treppe* phenomenon. But a different partial interpretation is possible from the standpoint of a photochemical conception of light stimulation.

It is sufficiently obvious that it is not the "shadow" which stimulates, but a reduction of the intensity of the incident light.

This is shown by the facts, (1) that the rate of light reduction is a factor in the stimulus, for to be successful in producing the reaction shadows had to have a sharp edge, (2) that with two sources of light — e. g., a flash light and a lamp — extinguishing one of them was under certain circumstances a stimulus for the shadow reaction (1) and (3), that the amplitude of the reaction varied directly with the intensity of the light from which the animals were shaded. No means was at hand for expressing the last relation quantitatively.

Another aspect of the shadow reaction is the converse of the familiar colored-light problem in phototropism: is the shadow reaction initiated by the cutting out of any particular set of wave lengths? No conclusive experiments were made with *Holothuria*, but with *Balanus* it was found that cutting out either the blue or green was sufficient to produce the typical shadow reflex. The colored lights were secured by the use of glass ray filters, so the intensity relations were not clearly evident; but to the human eye the blue glass was less transparent than the red. When the barnacles had reexpanded under the colored lights, cutting out the red or yellow produced no effect, while [shading through the blue and green glasses gave typical reactions.²⁾ The cutting out of the ultra-violet is certainly not a factor, as the shadow reaction was given under glass, and the sudden interposition of a glass plate between the holothurians and the sun produced no effect.

4. Discussion.

Holothuria has been shown to be photokinetic, negatively phototropic when there is a horizontal component of the incident light, and to be reactive over its whole surface to rapid decrease in light intensity. No special organs of light reception are known among the holothurians, excepting the so-called light detectors at the base of each tentacle in *Synapta hydriformis* (CLARK, 1907) and a few other species. Photic sensitivity in *Holothuria*, as in many other echinoderms, is a general integumentary function (MANGOLD, 1909,

1) Appropriately controlled, this method might well be used to determine the liminal stimulus at different temperatures, etc.

2) EWALD (1912) found that the larvae of *Balanus perforatus* were affected by sudden changes in the intensity of light, and that the green and yellow-green were the most potent in evoking these reactions as well as in effecting orientation.

COWLES, 1911b, in Starfish and sea-urchins; HOLMES, 1912, in *Arbacia*; MAC CURDY, 1912, in *Asterias*, *Thyone*, etc.).

a) Phototaxis and the Shadow Reflex. The concomittant presence of negative orientation by light and a negative reaction to shading in the behavior of a single animal is an important point in the discussion of the tropism idea. No stronger proof of the distinctness of the two categories of light reactions first made by LOEB (LOEB, 1893) could possibly be desired. Further, BANCROFT (1913) has clearly demonstrated that in certain strains of *Euglena* grown under controllable cultural conditions, the phenomena of "differential sensibility" (Unterschiedsempfindlichkeit) and heliotropic orientation, so long confused by workers of the JENNINGS-MAST school, are things which may be subjected to experimental variation independently. He believes that in all probability different photochemical reactions are involved in the two modes of stimulation. For *Holothuria*, as I shall attempt to show, a simpler hypothesis is possible.

b) Theory of Photic Sensitivity. 1) A pigment complex consisting of at least two well differentiated substances is found in the integument of *H. surinamensis* and *captiva*. One of these, the more deeply situated of the two, is a brown material slightly soluble in strong alkalis. From alkaline solutions it is precipitated by an excess of acids as a granular mass insoluble in alcohol, ether, acetone or formalin. It is not extracted from the tissues by alcohol or formalin. It would appear to be a melanin substance, and is probably chemically related to the dark brown pigments which occur almost universally throughout the genus¹⁾ (cf. BRIOT, 1906; EDWARDS, 1908 analysis of the tegumentary colors of *H. floridana* and *atra*; and taxonomic lists, as: FISHER, 1907).

The other pigment is soluble in formalin, alcohol, acetone, and distilled water. It is of a greenish-yellow hue, and is seen most obviously in the tentacles, pedicels, ventral surface, and tips of the papillae. This second substance arises in the embryo later than the first, for EDWARDS (1909) describes the appearance of groups of green pigment spots which later become evenly distributed over the whole surface of the previously brown larva (*H. floridana*). Extracts of this greenish pigment from *H. surinamensis* and *captiva* were

1) *H. rathbuni*, though usually very pale in tint, also shows brownish colors.

made with distilled water, alcohol, and formalin. Their properties were practically identical with those of the materials obtained by MACMUNN (1889) from the integument of *H. (nigra) forskali* and *poli* (cf. also DUBOIS, 1906).¹⁾ The coloring matter is largely confined to the superficial layer of the integument, from which it was very easily dissolved. The solutions were yellow by transmitted light, and exhibited a pronounced blue-green fluorescence very similar to that of uranium-glass. The pigment of *H. captiva* was much darker than that of *surinamensis*. Solutions in alcohol, formalin, or acetone gave identical absorption spectra, showing no bands, but a general absorption in the green-blue, which was greater in the case of *H. captiva*; MACMUNN (1889) found absorption bands only with extracts from *H. poli*. The pigment was not affected by acids²⁾ (hydrochloric, sulphuric, nitric, formic, acetic), but an excess of sodium or potassium hydroxide caused complete precipitation in the form of a light green-brown colloidal mass, which dried in black flakes.³⁾ The coloring matter is chemically changed in the presence of hydroxides, as the well washed precipitates were only very slightly soluble in distilled water. They were likewise insoluble in ether, chloroform, carbon tetrachloride, benzene, or carbon bisulphide, and only partially soluble in xylol. A slight excess of hydrochloric or acetic acid redissolved the precipitate, and such re-solutions had the absorption spectrum and other properties of the original extracts. The green color was not removed by boiling (tho fluorescence was greatly reduced thereby), nor by treatment with hydrogen peroxide. When alcoholic solutions were exposed to the light and air for several weeks, they gradually became colorless, while control solutions in stoppered flasks retained their original hue.

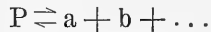
2) The fluorescent pigment of *Holothuria* has been described at length, because I believe that either the pigment is itself the essential photo-sensitive material, or else that it acts as a sensitizer for the true photo-receptor. It is assumed that there is present in the integumentary cells of *Holothuria* a substance that is chemically

1) According to BRIOT (1906) the yellow-brown pigment of *H. tubulosa* is not fluorescent.

2) The prolonged action of nitric acid weakens the color, first destroying the fluorescence.

3) The continued action of concentrated sodium hydroxide destroyed the green color after several days; the residue was soluble in acids, but these solutions were colorless.

changed by light. When an animal has been for some time in sunlight which does not exceed a certain "optimum" intensity, acclimitization is brought about by the fact that the rate of photolysis of this substance and the rate of its reconstruction by the activity of the tissue cells are so related that the actual concentration of the photochemical receptor does not change appreciably, or else changes at a very slow rate. It is further assumed that either the photolytic products of this substance, or the changing concentrations of the photosensitive material itself, constitute a stimulus for nerve net processes associated with the pigment cells. If, now, the rate of photolysis be changed by increasing the intensity of the light, the acclimitization balance will be disturbed, and a stimulus thereby produced. On the other hand, if a rapid decrease in the light intensity is caused, by casting a shadow, the process of photolysis will abruptly cease, or fall to a very low rate, and the unopposed reconstruction process will initiate the shadow reflex. The concentration of the photo-sensitive material present at any given temperature and time may, for the moment, be considered as the result of a reversible reaction system



in which the rate of recombination of $a + b + \dots$ in the absence of light is much greater than the rate of photolysis of P. The more rapid recombination of $a + b + \dots$ in the absence of light, which is assumed, may be accounted for in several ways. Light may in part hinder the formation of the photosensitive material by tending to side-track some of its constituents (a, b, etc.) in other photochemical processes. Inasmuch as colloidal systems are concerned, it is almost certain that false equilibria (surface effects) are also to be reckoned with. A gross parallel of the state of affairs here pictured may be found in the migration of pigment granules in the reticular cells of crustacea and melanophores of vertebrates (cf. PARKER, 1906), where the migration of the melanin is more rapid in the distal than in the proximal direction. A closer parallel is the behavior of the rod-pigment (visual purple) of vertebrates. It will likewise at once be recognized that this idea of a complex photochemical equilibrium, when more precisely developed, may be of considerable significance in the discussion of the HERRING theory of color vision, the photolysis and reconstruction phases of the reaction corresponding to what psychologists refer to in the terms katabolism and anabolism.

If we agree that any change in the concentration of the photo-sensitive material may supply a stimulus for a negative reaction, in the manner above described, it is readily understood why the reaction to shading is more vigorous and more promptly carried out than is the reaction to an equivalent increase in light intensity. On this basis we may also account for the following facts:

1. Photic sensitivity is distinct from that to mechanical and chemical stimuli.

2. The sensitivity to light and to shading are together distributed over the whole surface of *Holothuria*.

3. The shadow reflex is more pronounced in bright light.

4. The shadow reflex disappears above a certain temperature viz., the temperature above which the reconstructing reactions, already accelerated by the higher temperature, are no longer perceptibly increased in rate by shading. (The purely photolytic effects have no positive temperature coefficient.)

Increased reactiveness to shadows after the first few stimulations may be explained as a consequence of the photochemical equilibrium needing several "shocks" to get it started beyond some critical value, a sort of photochemical induction. Other features of the photic reactions of *Holothuria* may be accounted for in a similar manner.

There is some evidence that the fluorescent pigment is itself the photo-sensitive material: it absorbs the green and blue wave lengths, the part of the spectrum which is chemically the most active and which is generally the most powerful in producing phototropic orientation among animals (cf. LOEB, 1905; GROSS, 1913) and in causing the shading reflex; it was found to be decomposed, slowly it is true, by light and air acting on alcohol solutions; tests of the integument of live *Holothuria* showed an abundant catalase reaction; so that it is not at all impossible that the pigment is oxidized under the influence of light in nature. The anatomical conditions are entirely favorable to this view; POLARA (1906) has described and figured the situation of the pigment cells in the integument of *H. poli*, and indeed has suggested that they function as organs of light reception. These anatomical relations are as follows: in the epidermis are found scattered sense-cells, which are connected with ramifications of integumentary nerves-strands arising from the ambulacral nerves; the mesenchymal cells of the superficial connective tissue are crowded with pigment, and are con-

nected by processes with the fibers of the integumentary nerves, and through them are brought into relation with the epidermal sense cells. I therefore believe that the yellow pigment of *Holothuria* is concerned with photo-reception.

V. Heat.

1. Introduction.

H. surinamensis is normally subjected to temperature variations of considerable amplitude occurring within relatively brief time intervals (see p. 7). It might reasonably be expected that this condition would be reflected in the behavior of *Holothuria* toward heat and heat changes. The average temperature of the sea water in which *Holothuria* was found was 28°. In connection with each laboratory experiment the temperatures of the water in aquaria in which animals were under observation was recorded; the mean of these temperatures was 27°, with a range of 22—28.5°; holothurians lived under these laboratory and temperature conditions for variable periods of two weeks and more.

In studying the effects of heat and of temperature changes on *Holothuria*, preliminary tests were made to show the influence of high and low temperatures, after which an attempt was made to discover the delicacy of the temperature sense.

2. Effects of altering the temperature.

Holothurians placed in beakers of sea water slowly heated on a sand bath were observed in ten experiments. The temperature was raised from 27° to 45° at the approximately constant rate of 1° in four minutes. Table X contains the condensed notes of these experiments.

Table X.

Exp. 49.	
Temp.	Notes.
27°	Laboratory temperature at beginning of experiment.
29°	Tentacles contracted frequently.
30°	{ Considerable longitudinal contraction of the body. { Tube feet loosened from the bottom in most cases.
31°	Shadow response gradually destroyed (see page 39).
34°	

- 33° } Much peristaltic activity of the body muscles evident; waves beginning at any level run anteriorly and posteriorly with about equal frequencies.
- 35° } In only a few instances is more than one wave of contraction apparent at a single instant. Sensitivity to mechanical stimuli much lessened.
- 36° } Localized swellings begin to appear on the body wall.
- 38° } Cloacal aperture closed by contractions of its sphincter. No reaction to mechanical stimuli by any part of the body.
- 41° } Animals begin to shorten the long axis, finally assuming an ellipsoidal shape. Tube feet, tentacles, etc., retracted.
- 41,50° } Body begins to whiten underneath the pigment, owing to the coagulation of the muscle proteins. In most cases (7) this whitening began at the posterior end.
- 43° }
- 45° } Animals assume a bloated appearance, the body wall thinning out in several places, then collapsing. Dead.¹⁾ No muscular rigidity.

For producing temperatures below 27°, beakers of sea water were surrounded by cracked ice. At about 15°, the pedicels and tentacles were retracted, but in some cases the latter were re-extended. No shadow reactions were obtained below 5°. At 3° the animals had the appearance of being anaesthetised; they did not move, nor could any reactions be obtained from them; recovery from a half hour's experience of this temperature was rapid, the animals becoming normal again in about twenty minutes.

Other experiments consisted in plunging the holothurians, partially or entirely, into sea water at temperatures remote from the normal. When thus suddenly transferred to water kept at 3°, no special reaction was evident; in most cases the tentacles and pedicels slowly expanded, but reacted only very faintly to pinching with forceps, etc. Recovery on return to the normal temperature was rapid, as in the previous tests. Upon sudden transfer from 27° to water at 40°, the effect comprised vigorous general muscular contraction (in a few instances producing visceral autotomy) and the coagulation of the muscle materials, death following within five minutes. At 45° instantaneous whitening and death were the result. If merely the anterior or posterior end of an individual were thus treated, no movements were made by the animal to withdraw the affected part from the heated or cooled water. Tests for thermotaxis were then made by placing the holothurians in various posi-

1) FRENZEL (1885) states that "*Holothuria*" died in several hours at 30—40°, when suddenly subjected to that temperature.

tions along the axis of a long narrow trough in which temperature gradients were maintained by heating one end with an alcohol lamp and cooling the other with an ice-pack. No marked results were obtained, it being clear that the animals were in no sense oriented by the temperature conditions, nor did they tend to congregate more at one end of the trough than at the other.

3. Local Application of heat.

Sea water heated to 40°, 55° and 75° (the evaporation being made good with rain water) was gently pipetted in five cubic centimeter volumes over different regions of the body. In these tests the animals were placed in small dishes containing just enough water (at 26°) to cover them. Even then, however, the actual temperature of the water which reached the holothurians' surface was of course below 40°, 55°, etc. No reactions were obtained from the pedicels, papillae, or the mid-body surface; the tentacles, the anterior end and the posterior end reacted with some vigor. In none of these reactions was there any distinct bending away from the side stimulated. The responses were of about the same amplitude as those obtained with a vigorous current of sea water at the holothurians' own temperature. The tentacles occasionally reacted to currents of water at 3°. Heated glass rods and steel needles were held in close proximity to various regions of a holothurian's body when it was out of water. No constant effects were obtained. In some experiments the body wall was burned by touching with a red hot rod, but even then no clear-cut response was given.

4. Discussion.

As the result of these tests, it appears that the temperature-sense, if anything properly so called is present in *Holothuria*, must be very poorly developed. The following effects of various temperatures are to be noted:

1. 2—5°. The anaesthetic-like actions of low temperatures.
2. 31—34°. The gradual cessation of the shading reactions; the intensity of the light and (possibly) the rate of heating are factors concerned.
3. 33—37°. The production of muscular peristalsis at temperatures above the normal.
4. 35—38°. The stoppage of respiratory cloacal movements by the contraction of the sphincter.
5. 38—41°. General muscular contraction.

6. 41—45°. Coagulation of the muscle substances and consequent death. "Heat rigor" is either totally absent, or passes very quickly.
7. The tentacles (especially) respond to currents of water at temperatures differing widely from the normal.

MAYER (1911, p. 125) found that, to have an animal survive in the shallow or surface waters of the tropics, it must be able to withstand a temperature of 29° C. Most of the more highly organized marine forms are capable of doing this, for (VERNON, 1899, at Naples) their death temperatures when subjected to experimental heating are in the neighborhood of 40°. PARKER (1908) found the temperature producing death by coagulation to be about 40° in the case of the Bermuda *Amphioxus*. The behavior of *Holothuria* as it was gradually heated is characteristic of many other marine invertebrates, its muscle substances coagulating at about 42°, while a temperature of 45° produces almost instantaneous whitening. The maximum temperatures observed in its habitat (31,8°) were therefore well within the safety zone. The lethal temperature for some other littoral Bermuda animals would appear to be much nearer their customary thermal condition; the small translucent crustacean *Synalpheus* (inhabiting sponges), for example, was found to have its muscle proteins coagulated when slowly heated up to 37°, a temperature of only 34° causing them to become immobile.

It seems quite clear that there is no well developed capacity for the reception of thermal stimuli. Such reactions as were obtained to currents of warm sea water, directed on to the tentacles are more properly interpreted as due to the lowering of the threshold to mechanical stimuli at the higher temperatures. *Thyone*, also, is "comparatively insensitive to thermic changes" (PEARSE, 1908, p. 281).

VI. Chemical stimuli.

1. Introduction.

No quantitative analysis of the chemical sense in echinoderms has thus far been made. The experiments of ROMANES (1885), PREYER (1886), PROUHO (1890), NAGEL (1894), JENNINGS (1907), v. UEXKÜLL (1905), and others who have studied starfishes and sea urchins have demonstrated that there is present a chemical sense of the general nature of smell (i. e., a distance receptor), and

also that reactions follow the direct application of dissolved electrolytes and food juices ("taste"). Both types of chemo-reception play a part in feeding (JENNINGS 1907, COWLES 1910). The tube feet are the most sensitive organs (PROUHO 1890, HAMANN 1883, CUÉNOT 1891, COWLES 1910). The oral tentacles of ophiuroids were believed by PREYER (1886) and NAGEL (1894) to be sensitive also (cf. likewise v. UEXKÜLL, 1905). Synaptids have been thought to have some chemical sense associated with the so-called olfactory cups on the tentacles (CLARK 1901a).

PEARSE (1908, p. 275) found *Thyone* to react negatively to supposed food extracts; this, together with NAGEL'S brief statement on *Cucumaria*: — „Diese überaus trägen Tiere zeigen jedoch vollkommene Gleichgiltigkeit gegen alle von mir angewandten süßen und bitteren Reizstoffe“ (NAGEL, 1894, p. 178) —, and a few experiments of POLARA (1906) are the only observations known to me on the reactions of holothurians to chemical stimuli.

The normal feeding of *H. surinamensis* probably is not especially concerned with chemical sensitivity; it is more likely merely a complex of tactile responses, as seems to be the case with many synaptids. The reactions obtained to dissolved substances were of a strictly negative kind, and I have therefore not dealt with this phase of the problem.

Experiments were made with the object of demonstrating the range of substances to which *Holothuria* is sensitive, the distribution of this sensitivity over the body, and such quantitative aspects of the reactions as would permit of comparison with the physiology of chemo-reception in other animals.

2. Method; reactions obtained.

Qualitative experiments in which the stimulus was applied to various parts of the animals in the form of solutions, or, in the case of the essential oils, used directly, showed that all portions of the surface of *Holothuria* were sensitive to salts, acids, alkalies, alkaloids, certain carbohydrates, various other organic substances, and essential oils. All the reactions, with one exception, were of the negative kind previously described under the reactions to mechanical and photic stimuli, tending toward the removal of the part affected from the field of stimulation. The one exception was in the case of magnesium chloride in M/10 solution; the tube feet did not react negatively, but in most cases extended and frequently

bent toward the stream of solution coming from a pipette. Tannic acid, potassium hydroxide, and digatilin, in fairly concentrated solutions, produced negative reactions of a type not found in connection with any other stimulus. In one curious reflex the anterior and posterior ends were bent slightly toward each other, and the animal rolled over completely, away from the side stimulated. Tannic acid (M/10) stimulated the posterior end so strongly as to cause it to be turned from side to side for three or four times. Hydrogen peroxide in 3% solution (approximately M/1), and in dilutions down to 0,75%, stimulated all parts of *Holothuria's* surface so long as bubbles of oxygen appeared on the part bathed by the solution. This test indicates the presence of catalase in the surface integument of *Holothuria*, which I believe may be concerned in the production, or destruction, of pigment materials. The solution of H_2O_2 used contained a small amount of acetanilid (as a preservative), but when the H_2O_2 had been destroyed by boiling, and the solution re-aerated, no reactions were given to it; therefore the acetanilid (not destroyed by boiling) was not concerned in the stimulation.

The effects of sufficiently intense stimuli were rapidly carried anteriorly and posteriorly from points in the mid-region; a good instance of this was seen in the effect of tannic acid solutions, where the anterior and posterior ends of the animals would close up and turn away from the side stimulated before the appearance of an insinking of the body-wall at the point of stimulation.

No new facts were brought to light by experiments with mutilated animals. As with tactile and photic stimuli, reactivity was lower in holothurians with the nerve ring and its associated structures amputated, the region nearest the cut being especially insensitive.

The very slightly soluble materials used were: ethyl ether, chloroform, xylol, clove oil, oil of Bergamot and oil of origanum. Tentacles, brim, and cloacal termination reacted to drops of these substances held at the tip of a pipette at a distance of two centimeters from them. The pedicels, papillae, and body surface reacted only when actually touched by a drop, sharp reactions then being given. Sea water which has stood in contact with these substances also produced a negative reaction. In all cases the order of reactivity of the several parts of the animal was the same as that which has already been found for tactile and photic stimuli, namely: tentacles > anterior end > posterior end > podia > mid-body surface.

3. Quantitative experiments.

For tests designed to be on a more exact basis, the following method was employed:

Solutions of the materials to be used as stimulants were made up on a gram-molecular basis at 25°, usually M/10, with filtered rain water. The stimulus was applied by allowing 0,5 cc to flow gently over the desired region from a pipette the tip of which was held one-half centimeter away from the point to be stimulated. The reaction time was measured (with a stop watch reading to 0,1 sec.) from the time of application of the stimulus until some movement was given by the animal. The tests were made in diffuse light, to avoid shadow stimuli. The rain water used was tasteless, neutral to indicators, and in sunlight algae grew in it (so it was not toxic in this sense); analysis showed the presence of minute amounts of calcium chlorides and sulphates, such impurities being expected, as the water was collected from whitewashed rain sheds. For the purpose of the present experiments, it was essentially "distilled water". The chemicals employed were all MERCK's materials of high purity. Many careful tests showed that under the conditions of these experiments rain water in itself did not constitute a stimulus. *Holothuria* did not react to solutions of merely high or low osmotic pressure — a condition which is, I believe, correlated with the fact that, living as they do near low-tide level, these animals must frequently be exposed to dilution of the sea water by heavy downpours of tropical rain. HENRI et LALOU (1903) found the exposed membranes of *Holothuria* and *Stichopus* to be efficient semipermeable membranes, permitting the osmotic regulation of the internal fluids in a fairly rapid manner. In my experiments rapid death, however, resulted from sudden immersion in rain water, as shown by the following:

Expt. 82.

July 20. Temp. 25,1°.		
A.M.	Elapsed time (minutes)	
10,30		Four holothurians plunged into 1 liter of rain water.
10,31	1	Tentacles and podia retracted. Green pigment becoming dissolved out.
10,55	25	One animal dead; another has begun to eviscerate. Further pigment loss.

11,20	50	One other animal eviscerating; considerable longitudinal folding of the body wall in all. First evisceration complete.
11,40	70	Two more dead.
11,55	85	All dead, in the extended state, with the tube feet, etc., withdrawn.

One noteworthy result of Expt. 82 is the rapid solution of the integumentary fluorescent pigment by fresh water; this effect would form a very convenient indicator in studies of permeability changes.

Mixtures of sea water and rain water in the proportion of 1:1 gave no reactions. Sea water concentrated to 0,5 its original volume¹⁾ and re-created by splashing did produce reactions from all parts of *Holothuria* save the tube feet and papillae. The reactions were of very slight amplitude, and I believe are to be accounted for, not by the increased osmotic pressure of the stimulant, but rather by the disturbance of the normal electrolyte balance in sea water with changing concentration; SPAETH (1913, p. 540) found that diluted sea water stimulated *Fundulus* melanophores through the preponderance of the sodium-ion. Another source of error in these measurements arises from the fact that the water currents from the pipette might also serve as a tactile stimulus. Repeated treatment with M/10 KCl, for example, so sensitized *Holothuria's* integument that it did react to currents of fresh water, and even to those of sea water. JENNINGS (1907, p. 69) found a similar interrelation of chemical and tactile reactions in the pedicellaria rosettes of *Asterias forreri*. Accordingly, a sufficient period of rest (five minutes) was allowed between successive stimulations, and frequent control tests were made with the rain water alone. Tables XIII to XIX, inclusive, summarize the results of these experiments. Each of the reaction-time figures is the mean of from ten to fifteen measurements made on three to five animals, the agreement between the individual measurements being sufficiently close to warrant the use of this comparatively small number of measurements and animals for the purpose of a general investigation. The several random examples given in Tables XI and XII will serve to emphasize this point. A few other substances tested qualitatively will be referred to in the discussion.

1) Bermuda sea water normally contains about 36,5 parts of salt per 1000 (MARK, 1913).

Table XI — K_2SO_4 M/20.

Exp. 97.

Part Stimulated	Reaction time in seconds										Mean
Tentacles	1,0	1,0	0,6	0,8	0,6	0,5	1,0	0,7	0,8	1,0	0,80
Middle	2,0	1,7	2,7	2,0	2,4	2,0	2,0	2,0	2,3	1,8	2,09
Posterior end	1,2	2,6	1,8	1,8	1,0	1,2	1,4	1,6	2,4	1,2	1,62
Podia	1,8	1,8	1,2	1,2	1,2	1,6	1,0	1,5	1,4	1,9	1,46

Table XII. — KCl M/10.

Exp. 15.1.

Part Stimulated	Reaction time in seconds										Mean
Tentacles	0,4	0,9	0,5	0,4	0,4	0,6	0,4	0,2	0,6	0,4	0,48
Middle	2,2	3,4	2,8	4,2	3,8	2,0	3,4	3,0	5,0	3,2	3,20
Posterior end	3,0	0,8	2,0	0,6	1,0	1,5	0,8	0,8	0,6	0,8	1,19
Podia	1,2	0,8	1,0	1,2	0,6	0,4	0,6	0,6	0,4	0,8	0,76

Note. In Tables XIII—XIX reaction time is in seconds.

Table XIII. — Salts N/10.

Part tested	KCl	NaCl	LiCl	K_2CrO_4	NH_4Cl	K_2SO_4	$MgCl_2$
Tentacles	0,48	0,60	0,81	0,80	0,80	0,80	1,8
Middle	3,2	1,7	2,5	2,1	5,6	2,1	9,5 ¹⁾
Posterior end	1,2	1,0	1,1	1,4	2,2	1,6	1,2
Podia	0,76	1,6	1,8	1,4	2,3	1,5	∞

1) Many "no reaction" cases.

Table XIV. — Potassium chloride.

Part tested	Molecular dilution						
	1	10	50	100	250	500	1000
Tentacles	0,44	0,48	0,82	0,68	0,80	1,95	∞ ¹⁾
Middle	1,2	3,2	5,4	7,3	0,68	5,1 ²⁾	∞
Posterior end	0,56	1,2	1,7	0,93	1,80	3,0	∞
Podia	0,56	0,76	0,82	1,29	1,4	3,6 ²⁾	∞

1) ∞ = "no reaction". 2) Several ∞ cases.

Table XV. — Acids M/10.

Part tested	Hydrochloric	Acetic	Lactic	Malic	Tannic
Tentacles	0,20	0,31	0,85	0,40	0,65
Middle	1,1	1,4	1,9	1,9	1,4
Posterior end	0,50	0,80	0,91	0,35	1,1
Podia	0,61	0,53	0,90	0,71	0,92

Table XVI. — Hydrochloric Acid.

Part tested	Molecular dilution				
	10	50	250	500	1000
Tentacles	0,20	0,41	0,79	0,69	∞
Middle	1,1	1,6	2,0	2,3 ¹⁾	∞
Posterior end	0,50	1,2	0,83	1,1	∞
Podia	0,61	0,56	0,96	1,2	∞

1) Several "no reaction" cases.

Table XVII. — Acetic Acid.

Part tested	Molecular dilution				
	10	50	100	500	1000
Tentacles	0,31	0,77	1,2	1,8	∞ ²⁾
Middle	1,4	1,6	1,9	4,6 ¹⁾	∞
Posterior end	0,80	1,3	2,0	2,6	∞
Podia	0,53	0,61	0,92	1,7	∞

1) Several "no reaction" cases.

Table XVIII. — Potassium Hydroxide.

Part tested	Molecular dilution			
	10	100	500	1000
Tentacles	0,30	0,35	0,55	∞
Middle	1,4	1,4	1,5	∞
Posterior end	0,53	0,96	1,5	∞
Podia	0,96	1,2	0,80	∞

Table XIX. — Other Substances.

Substance	Maltose		Cane Sugar		Glycerin		Atropine Sulphate	Acetamid			
	Concentr.	M/10	M/50	2 M	M/10	100%		M/10	M/100	M/2	M/5
Tentacles	1,4	∞	∞	∞	∞	0,50	0,67	0,46	1,1	3,9	∞
Middle	5,2	∞	∞	∞	∞	5,0	∞	2,0	2,4	4,2	∞
Posterior end	1,9	∞	∞	∞	∞	1,2	4,8	1,4	1,6	3,5	∞
Podia	2,7	∞	∞	∞	∞	0,90	∞	0,84	1,6	∞	∞

4. Discussion.

From the standpoint of the present experiments there are two aspects of reaction to chemical stimuli — 1. the reaction time, and 2. the extent or amplitude of the effect. Reaction-time measurements take into account only one of these factors, while for the other there is no convenient method of quantitative expression. In general, they paralleled each other, a brief reaction time being associated with a reflex of wide amplitude, but this was by no means an invariable rule. For example, comparing the reactions of the anterior and posterior ends to M/5 acetamid (Table XIX), the mean reaction time of the tentacles (3,9 sec.) was slightly greater than that of the posterior end (3,5), but the amplitude was much greater with the anterior end. Taking all the aspects of the reactions into consideration, the order of reactivity of the various parts of *Holothuria* is, however, the same whether reaction time or amplitude be made the criterion, and is as follows: tentacles > anterior end > posterior end > tube-feet papillae > mid-body surface.

It was difficult to stimulate the anterior part of the surface of *Holothuria* without involving the tentacles, but the following experiment with M/10 NH_4Cl will show the relative sensitivity of the anterior end:

- | | |
|---|----------|
| a) Tentacles expanded; reaction time | 0,8 sec. |
| b) Tentacles retracted (i. e. not stimulated);
reaction time | 1,8 sec. |

Five observations were made on each condition, in the same individual.

Considering (1) the reaction-time, (2) the amplitude of the effect, and (3) the limiting concentrations effective as stimuli, for all the parts stimulated, the order of decreasing stimulus intensity of representative substances was: —

hydrochloric acid > atropine sulphate > acetic acid > potassium hydroxide > potassium chloride > maltose > acetamid > glycerin.

Within the several groups of substances studied, the relative efficiency of stimulation, at the concentrations noted, was: —

Acids (Table XV),

hydrochloric > acetic > (picric) > tannic > mallic > lactic (M/10).

Salts (Table XIII),

potassium chloride > sodium chloride > lithium chloride > pot-

assium chromate > ammonium chloride > potassium sulphate >
magnesium chloride (N/10).

Carbohydrates (Table XIX),

maltose > (dextrose) cane sugar, (M/10).

Alkaloids (Table XIX),

atropine sulphate > strychnine sulphate > quinine hydrochloride (M/100).

Holothuria is reactive to substances which on the human tongue give rise to the four distinct taste qualities, — salt, sour, bitter, sweet, — and reacts also to potassium hydroxide, representing the “alkaline taste”. The case of the sweet substances is especially interesting. PARKER (1912, p. 228) believes that aquatic vertebrates are insensitive to stimulation by sugars and the like, and that the acquisition of such sensitivity by higher forms is possibly associated with the storage of carbohydrates in terrestrial vegetation. His experiments, and those of SHELDON (1909) on the dogfish which gave the same result, were made only with cane sugar (and, in SHELDON’S experiments, dextrose). I found that *Holothuria* was likewise insensitive to cane sugar even in saturated solutions. The same was true of dextrose. But maltose in M/10 solution gave good reactions, as did glycerin also. I therefore believe that fishes and other aquatic animals may very probably be found reactive to sugars and other “sweet” substances when a larger range of “sweet” stimulants has been investigated.

The lack of reaction to rain water and to saturated cane-sugar solutions is sufficient evidence that the stimulus by dissolved substances is not osmotic. It is significant that the limiting stimulation-concentrations of HCl (M/500 +), KOH (M/500), KCl (M/500 +), acetic acid (M/500 +), and maltose (M/10) are of the order of magnitude which we associate with taste. Evidence from the electrolytes used shows that both anions and cations play a rôle in the stimulation process. The reaction-time measurements with the chlorides, for example, give series which vary somewhat with the part of the animal considered, but taking the tentacles alone the order is (Table XIII):

K > Na > Li, NH₄ > Mg

and the three salts of potassium used give, for the same part, the series:

Cl > SO₄, CrO₄ (M/10)

The tables of reaction times also show peculiarities which have been recognized in the chemical stimulation of other animals. Com-

paring the effects of hydrochloric and acetic acids, it will be seen that the acetic acid has a far higher stimulating power than would be predicted from its dissociation, on the assumption that the free hydrogen ion alone is concerned. This is likewise true of all the other organic acids, and is comparable to the effect in man (RICHARDS 1898) and in the earthworm (HURWITZ 1910). There is, I believe, a possibility that *Holothuria's* muscles are stimulated directly by such irritants as tannic acid, etc. One other point in the reaction-time results is the greater stimulating effect of potassium chloride (Table XIV) in dilute solutions. The relation of concentration to stimulating effect was studied especially with potassium chloride, hydrochloric acid, acetic acid, and potassium hydroxide. In general, reaction time increases with decreasing concentration, but with (Table XIV) potassium chloride and (Table XVI) hydrochloric acid there is a quite perceptible decrease in reaction time in the neighborhood of $\frac{M}{100} - \frac{M}{250}$, except in the case of the podia. This drop in reaction-time was accompanied by an increase in the amplitude of reaction, and was therefore a real phenomenon, paralleled by the results of PARKER & METCALF (1906) on the earthworm.

It has been shown in this paper that the reaction to chemical stimuli is a general integumentary function in *Holothuria*, though the exact chemo-receptors have not been anatomically distinguished. In all probability, however, they are of the usual invertebrate type, comparable with the chemo-receptors of the earthworm (cf. BOVARD 1904) and the olfactory cells of vertebrates. According to a conception of the evolution of organs of chemical sense in vertebrates which has been developed by PARKER (1912), the end organs of smell, the common chemical sense, and of taste are related in a genetic series, of which the olfactory receptor is phylogenetically the oldest. Now, if we may legitimately run this series back to its invertebrate source, several things might reasonably be predicted, namely, 1) that the olfactory epithelium of some lower vertebrates would retain traces of its sensitivity to dissolved materials which ordinarily constitute homologous stimuli for taste, and 2) that the chemo-receptors of invertebrates would show, with reference to the range of concentrations which we associate with taste, a mechanism of stimulation different in some essential particulars from that exhibited by vertebrate taste buds, for the latter are receptor cells in

a secondary sense only. If SCOTT's (1913, p. 31) incidental observation that the dogfish *Mustelus canis* fails to react to fresh water when the nostrils are plugged be substantiated, it would appear that the first possibility is actually realized. Concerning the second expectation, the evidence from the earthworm (PARKER & METCALF, 1906) and that from *Holothuria* are in agreement, to the effect that with the chlorides the kation effect predominates over that of the anion, whereas with the human salt-taste the chlorine ion is the principal stimulating agent. Stimulation by dissolved materials is a process which involves certain fundamental properties of the receptive mechanism as well as of the stimulant, so that such similarities as there are between taste in vertebrates and in invertebrates may readily be accounted for.

VII. Summary.

I.

(1) *Holothuria surinamensis* LUDWIG is reactive to tactile, vibratory, photic and chemical stimuli. It is practically indifferent, in a sensory way, to heat.

(2) To all stimuli the order of decreasing sensitivity of the parts of the body is:

tentacles > anterior end > posterior end > papillae, pedicels (podia) > mid-body surface.

(3) The tube-feet discs are positively stereotropic. This is responsible for the righting reaction.

(4) *Holothuria* is not geotropic. The climbing of vertical walls is due to the persistence of an impulse to movement.

(5) *Holothuria* is photokinetic, negatively phototropic, and gives a negative reaction to sudden decrease in light intensity; it does not react to an increase in light intensity. The whole surface is sensitive to photic stimuli.

(6) These photic reactions are explainable on the basis of a photochemical conception of the action of light. The fluorescent integumentary pigment is possibly concerned in this matter.

(7) Dissolved substances representing homologous stimuli for the human taste qualities — sour, bitter, sweet, salt (and "alkaline") are effective as stimuli.

(8) The details of chemical stimulation are parallel to those in

the earthworm, and support the view that the physiology of „taste“ in vertebrates is different in essential particulars from that in invertebrates.

II.

The present paper has been devoted to the description and interpretation of a series of individual reactions. It must be emphasized, however, that both in the laboratory and under the natural conditions of life these separate reactions of *Holothuria* are welded into an harmonious behavior, which is closely correlated with the animal's passively defensive mode of existence. Morphologically the holothurians are set apart from other echinoderms by the immense development of their muscle equipment and the concomitant reduction of the calcareous exoskeleton. It is this prominence of the muscular system which gives to the behavior of *Holothuria* a kind of unity not seen, so conspicuously at least, in other echinoderms. As far as its behavior is concerned *Holothuria surinamensis* is a bilateral animal; the restriction of pedicels to its functionally ventral surface helps to accentuate this. Its direction of progression is definitely fixed; it always moves with the anterior end in advance. The tentacles, pedicels and papillae are, to a certain extent, independently controlled; but as a whole the flexibility of the animal and the possibility of coordination, even in the absence of the nerve ring, makes *Holothuria* much less a "republic of reflexes" (v. UEXKÜLL) than is the case with the sea-urchin or starfish.

Bibliography.

- BANCROFT, F. W., 1913, Heliotropism, differential sensibility, and galvanotropism in *Euglena*, in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 15, No. 4, p. 383—428.
- BECHER, S., 1909, Die Hörbläschen der *Leptosynapta bergensis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der statischen Organe, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 29, p. 413—425.
- BIEDERMANN, W., 1889, Zur Physiologie der glatten Muskeln, in: *Arch. ges. Physiol.*, Vol. 46, p. 398—421.
- BOVARD, J. F., 1904, The distribution of the sense cells in *Microscolex elegans*, in: *Univ. California Publ., Zool.*, Vol. 1, No. 8, p. 269—286, 2 pls.
- BRIOT, A., 1906a, Sur les corps bruns des holothuries, in: *CR. Soc. Biol. Paris*, Vol. 60, p. 1156—1157.
- , 1906b, Différentiation physiologique des diverses espèces d'*Holothuria*, *ibid.*, p. 1157—1158.
- CHESTER, W. M., 1912, Wound closure and polarity in the tentacle of *Metridium marginatum*, in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 13, No. 3, p. 451—470.
- CLARK, H. L., 1898. Notes on the echinoderms of Bermuda, in: *Ann. New York. Acad. Sc.*, Vol. 11, p. 407—413.
- , 1899, Further notes on the echinoderms of Bermuda, *ibid.*, Vol. 12, p. 117—138.
- , 1901a, The Synaptas of the New England coast, in: *Bull. U. S. Fish Comm.*, Vol. 19 (1899), p. 21—31, 2 pls.
- , 1901b, Bermudan echinoderms, in: *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, Vol. 29, No. 16, p. 339—345.
- , 1901c, The echinoderms of Porto Rico, in: *Bull. U. S. Fish Comm.*, Vol. 20 (1900), Pt. 2, p. 231—263, 4 pls.

- CLARK, H. L., 1907, The apodous holothurians: a monograph of the Synaptidae and Molpadidae, in: *Smithson. Contrib. Knowl.*, Vol. 35 (No. 1723), 231 pp., 13 pls.
- COLE, L. J., 1913a, Direction of locomotion of the starfish (*Asterias forbesi*), in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 14, No. 1, p. 1—32.
- , 1913b, Experiments on coordination and righting in the starfish, in: *Biol. Bull.*, Vol. 24, No. 5, p. 362—369.
- COLGAN, N., 1912, Self evisceration in the Asteroidea, in: *Ann. Mag. nat. Hist.* (8), Vol. 10, p. 282—286.
- COWLES, R. P., 1910, Stimuli produced by light and by contact with solid walls as factors in the behavior of Ophiuroids, in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 9, No. 2, p. 387—416.
- , 1911a, Reactions to light and other points in the behavior of the starfish, in: *Carnegie Inst., Publ. 132: Papers from the Tortugas Lab.*, Vol. 3, No. 10, p. 95—110.
- , 1911b, Reactions of the sea urchin and the starfish to changes of light intensity, in: *Johns Hopkins. Univ. Circ.*, 1911, No. 2, p. 3—9.
- CUÉNOT, L., 1891, Études morphologique sur les échinoderms, in: *Arch. Biol.*, Vol. 11, p. 313—680, 18 pls.
- DALYELL, J. G., 1840, Sur la régénération des organes perdus remplissant les fonctions de la tête chez les Holothuries et l'Amphitrite, in: *FRORIEP's Neue Notizen*, Vol. 16, No. 331, p. 1—5.
- , 1847—1848, Rare and remarkable animals of Scotland..., 2 vols. (282+236 pp., 105 pls.), London.
- , 1851—1858, The powers of the creator displayed in the creation... (2 vols., 282+348 pp., 116 pls.), London.
- DENDY, A., 1886, On the regeneration of the visceral mass in *Antedon rosaceus*, in: *Stud. biol. Lab. Owens Coll.*, Vol. 1, p. 229—312.
- DOHRN, A., 1875, Mittheilungen aus und über die zoologische Station von Neapel, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 25, p. 457—480.
- DUBOIS, R., 1906, De la présence de certaines substances fluorescents chez quelques animaux invertébrés, in: *CR. Soc. Biol. Paris*, Vol. 61, p. 675—677.
- EDWARDS, C. L., 1908, Variation, development and growth in *Holothuria floridans* POURTALES and in *Holothuria atra* JÄGER, in: *Biometrica*, Vol. 6, Pt. 2, 3, p. 236—301, 5 pls.
- , 1909, The development of *Holothuria floridana* POURTALES with especial reference to the ambulacral appendages, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 20, No. 2, p. 211—230.
- EWALD, W. F., 1912, On artificial modification of light reactions and the influence of electrolytes on phototaxis, in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 13, No. 4, p. 591—611.

- FISHER, W. K., 1907, The Holothurians of the Hawaiian Islands, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 32, No. 1555, p. 637—744.
- FOSSE, R., 1913, Présence de l'urée chez les invertébrés et dans leurs produits d'excrétion, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 157, p. 151—154.
- FRENZEL, J., 1885, Temperaturmaxima für Seethiere, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 34, p. 458—488.
- GARDINER, J. S., 1903, The Maldive and Laccadive groups, with notes on other coral formations in the Indian Ocean (continued), in: The fauna and geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes, Vol. 1, pt. 3, p. 313—346, tab. 16—17.
- GEE, W., 1913, The behavior of leeches with especial reference to its modifiability, in: Univ. California Publ., Zool., Vol. 11, No. 11, p. 197—305.
- GRAVE, C., 1902, Feeding habits of a Spatangoid, *Moiria atropos*, a brittle-star fish, *Ophiophragma wurdmannii*, and a Holothurian, *Thyone briareus* (Amer. Morphol. Soc.), in: Science (N. S.), Vol. 15, p. 579.
- , 1905, The tentacle reflex in a Holothurian, *Cucumaria pulcherrima*, in: Johns Hopkins Univ. Circ., Vol. 24, No. 5, p. 24—27.
- GROSS, A. O., 1913, The reactions of Arthropods to monochromatic lights of equal intensities, in: Journ. exper. Zool., Vol. 14, No. 4, p. 467—584.
- GEROULD, J. H., 1896, The anatomy and histology of *Caudina arenata* GOULD, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 27, p. 7—74, 8 pls.
- HAMANN, O., 1883, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. I. Die Holothurien (Pedaten), in: Z. wiss. Zool., Vol. 39, p. 145—190, tab. 10—12.
- HENRI, V., 1903a, Étude physiologique des muscles longitudinaux chez le "*Stichopus regalis*", in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 55, p. 1194—1195.
- , 1903b, Étude des réflexes élémentaires chez le "*Stichopus regalis*", *ibid.*, p. 1195—1197.
- , 1903c, Action de quelques poisons sur les réflexes élémentaires chez le "*Stichopus regalis*", *ibid.*, p. 1198—1199.
- , 1903d, Étude des contractions rythmiques des vaisseaux et du poumon aqueux chez les Holothuries, *ibid.*, p. 1314—1316.
- HENRI, V. et S. LALOU, 1903, Régulation osmotique des liquides internes chez les Echinodermes, *ibid.*, p. 1244—1245.
- HÉROUARD, E., 1889, Recherches sur les Holothuries des côtes de France, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 7, p. 535—704, tab. 25—32.
- HOLMES, S. J., 1912, Phototaxis in the sea urchin, *Arbacia punctulata*, in: Journ. anim. Behavior, Vol. 2, No. 2, p. 126—136.
- HORNOLD, A. G., 1909, Über die Nahrungsaufnahme der Spatangiden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 29, p. 759—762.
- HURWITZ, S. H., 1910, The reactions of earthworms to acids, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., Vol. 46, No. 2, p. 65—81.
- JENNINGS, H. S., 1907, Behavior of the starfish, *Asterias forreri* DE LORIOU, in: Univ. California. Publ., Zool., Vol. 4, No. 2, p. 53—185.
- JORDAN, H., 1913, Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere, Vol. 1, Ernährung, XXII + 738 pp., Jena.

- LOEB, J., 1891, Ueber Geotropismus bei Thieren, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 49, p. 175—189.
- , 1893, Ueber künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt, *ibid.*, Vol. 54, p. 81—107.
- , 1905, Studies in general physiology, Pt. 1, XIII + 423 pp., 8vo., Chicago.
- , 1912, The mechanistic conception of life, 232 pp., 12mo, Chicago.
- LUDWIG, H., 1875, Beiträge zur Kenntnis der Holothurien, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 2, p. 77—118.
- MACCURDY, H. M., 1912, Observations on the reactions of *Asterias forbesii* to light, in: Science (N.S.), Vol. 35, p. 192.
- MACMUNN, C. A., 1889, Contributions to animal chromatology, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 30, No. 118 (N.S.), p. 51—96, tab. 6.
- MANGOLD, E., 1909, Sinnesphysiologische Studien an Echinodermen. Ihre Reaktionen auf Licht und Schatten und die negative Geotaxis bei *Asterina*, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 9, p. 112—146.
- MARK, K. L., 1913, Preliminary study of the salinity of sea water in the Bermudas, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., Vol. 48, No. 18, p. 671—678.
- MAST, S. O., 1911, Light and the behavior of organisms, x + 410 pp., 12 mo., New York.
- MAYER, A. G., 1911, Annual report of the Director, Dept. of marine Biol., in: Carnegie Inst., Year Book No. 10, p. 120—156, tab. 3—6.
- MITSUKURI, K., 1903, Notes on the habits and life history of *Stichopus japonicus* SELENKA, in: Annot. zool. Japon., Vol. 5, pt. 1, p. 1—21.
- MOORE, A. R. 1910, On the righting movements of the starfish, in: Biol. Bull., Vol. 19, No. 4, p. 235—239.
- MOORE, B., 1913, The marine biological station at Port Erin, (Preliminary report), in: Proc. Trans. Liverpool biol. Soc., Vol. 27, p. 49.
- NAGEL, W. A., 1894, Vergleichende physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmacksinn und ihre Organe, in: Bibliotheca zool., Vol. 7, Heft 18, VIII+207 pp., 7 Taff.
- PARKER, G. H., 1906, The influence of light and heat on the movement of the melanophore pigment, especially in lizards, in: Journ. exper. Zool., Vol. 3, No. 3, p. 401—414.
- , 1908, The sensory reactions of *Amphioxus*, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., Vol. 43, No. 16, p. 415—455.
- , 1911, The mechanism of locomotion in gasteropods, in: Journ. Morphol., Vol. 22, No. 1, p. 155—170.
- PARKER, G. H., 1912, The relation of smell, taste, and the common chemical sense in vertebrates, in: Journ. Acad. nat. Sc. Philadelphia (2), Vol. 15, p. 221—234.
- PARKER, G. H. and C. R. METCALF, 1906, The reactions of earthworms to salts, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 17, No. 1, p. 55—74.
- PEARSE, A. S., 1908, Observations on the behavior of the Holothurian, *Thyone briareus* (LESUEUR), in: Biol. Bull., Vol. 15, No. 6, p. 259—288.
- , 1909, Autotomy in Holothurians, *ibid.*, Vol. 18, No. 1, p. 42—49.

- POLARA, G., 1906a, Sulla connessione delle cellule pigmentate del mesenchima cutaneo delle Oloturie con i nervi cutanei e sul loro significato funzionale (Nota preliminare), in: *Boll. Accad. Gioenia Catania*, Fasc. 88, p. 12—24.
- , 1906b, Sopra alcuni speciali corpuscoli di senso delle Oloturie, *ibid.*, Fasc. 90, p. 21—28.
- PREYER, W., 1886, Ueber die Bewegungen der Seesterne, in: *Mitth. zool. Stat. Neapel*, Vol. 7, p. 27—127; Vol. 8, p. 191—223.
- PROUHO, H., 1890, Du sens de l'odorat chez les étoiles de mer, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, Vol. 110, p. 1343—1346.
- RAND, H. W., 1909, Wound reparation and polarity in the tentacles of Actinians, in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 7, No. 2, p. 189—238, 2 pls.
- RETZIUS, G., 1906, Über die Verteilungen der Sinnesnervenzellen in der Haut der Holothurien, in: *Biol. Unters.* (2), Vol. 13, No. 14, p. 113—116.
- RICHARDS, T. W., 1898, The relation of the taste of acids to their degree of dissociation, in: *Amer. chem. Journ.*, Vol. 20, p. 121—126.
- ROMANES, G. J., 1885, Jellyfish, starfish, and sea urchins, in: *Internat. sc. Ser.*, VII + 323 pp., New York.
- SEMPER, C., 1868, *Reisen im Archipel der Philippinen. II. Wissenschaftliche Resultate*, Vol. 1, *Holothurien*, IV + 888 pp., 40 pls., Leipzig.
- SCOTT, G. G., 1913, A physiological study of the changes in *Mustelus canis* produced by modifications in the molecular concentration of the external medium, in: *Ann. New York Acad. Sc.*, Vol. 23, p. 1—75.
- SHELDON, R. S., 1909, The reactions of the dogfish to chemical stimuli, in: *Journ. comp. Neurol.*, Vol. 19, No. 3, p. 273—311.
- SPAETH, R. A., 1913, The physiology of the chromatophores of fishes, in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 15, No. 4, p. 527—585, 4 pls.
- TORELLE, E., 1909, Regeneration in *Holothuria*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 35, p. 15—22.
- v. UEXKÜLL, J., 1896, Zur Muskel- und Nervenphysiologie des *Sipunculus nudus*, in: *Ztschr. Biol.*, Vol. 33, p. 1—27.
- , 1900a, Die Physiologie des Seeigelstachels, *ibid.*, Vol. 39, p. 73—112.
- , 1900b, Die Wirkung von Licht und Schatten auf die Seeigel, *ibid.*, Vol. 40, p. 447—476.
- v. UEXKÜLL, J., 1904, Studien über den Tonus. II. Die Bewegungen der Schlangensterne, *ibid.*, Vol. 46, p. 1—37, tab. 1—2.
- VERNON, H. M., 1899, The death temperatures of certain marine organisms, in: *Journ. Physiol.*, Vol. 25, p. 131—138.
- VERRILL, A. E., 1906, The Bermuda Islands. Part V. — Characteristic life of the Bermuda coral reefs, in: *Trans. Connecticut Acad. Arts Sc.*, Vol. 12, p. 204—348 (index, p. 413—418), 22 pls. (tab. 28—40).

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Art,
wie *Mactra inflata* sich in den Sand einwühlt.

Von

Hermann Jordan (Utrecht).

(Aus der Zoologischen Station zu Neapel, Physiologische Abteilung.)

Daß Muscheln (z. B. *Pecten*) durch heftiges Zusammenklappen der Schalen und den hierdurch explosiv erzwungenen Austritt von Wasser aus dem Mantelraum nicht unbedeutend schnell schwimmen können, ist allbekannt. Unbekannt ist meines Wissens die Rolle, die das durch ruckweisen Schalenschluß ausgestoßene Wasser beim Einwühlen gewisser Muscheln in den Sand spielt.¹⁾

Legt man Exemplare von *Mactra inflata* (typica oder var. *lignaria*, meine Untersuchungen vornehmlich an letzterer) auf den Sand, der den Boden eines Aquariums bedeckt, so kann man folgendes beobachten. Nachdem das Tier eine ganze Weile ruhig dagelegen hat, erscheint mit einem Male der Fuß, der in schneller Folge rhythmisch vorgestoßen und zurückgezogen wird. Zunächst wie suchend hierbei den Boden abtastend, dringt er infolge der Heftigkeit jener Stöße in den Sand ein, tief genug, um sich daselbst zu verankern. Die Verankerung dürfte wie bei anderen Muscheln durch ein An-

1) Sollte etwas Ähnliches schon bekannt sein, so wäre ich für Mitteilung sehr dankbar.

schwellen der Fußspitze durch Blut vor sich gehen; doch läßt sich das naturgemäß nicht ohne weiteres beobachten.

Sitzt der Fuß einmal fest, so bedingt ein Zug seiner Muskeln in der Längsrichtung, daß das Tier sich aufrichtet. Bis jetzt nämlich lag die Muschel auf der Seite; der Fuß krümmte sich — um sich im Boden zu verankern — nach unten. Seine Verkürzung bedingt daher, daß das Vorderende der Muschel auf die Sandoberfläche gedrückt wird, das Hinterende aber mit den Siphonen frei nach oben ragt.

Nunmehr erfolgt der Hauptangriff auf den Sand: der Fuß zieht, und gleichzeitig erfolgt ein heftiges Klappen mit den Schalen, während oben die Siphonen sich schließen. Demzufolge wird das Wasser mit großer Gewalt aus dem Mantelraume zu derjenigen Öffnung herausgestoßen, die zwischen den beiden Mantelrändern zum Durchtritt des Fußes frei bleibt. Aufgejagt durch dieses Wasser, wirbelt der Sand in die Höhe; tiefer dringt der Fuß und zieht den Körper der Muschel in die trichterförmige Bresche, welche die Wasserstöße in der Sandoberfläche verursachten. Der aufgewirbelte Sand fällt herab und bedeckt die Muschel im Verein mit dem von den Trichterwänden herabstürzenden Sand. Nach wenigen Schlägen ist das Tier, bis auf die Siphonen, die es in der bekannten Weise von Sand frei hält, vollkommen bedeckt.

Als ich diese Erscheinung zum ersten Male sah, meinte ich, das Klappen der Schalen habe die gleiche Bedeutung wie etwa bei *Pecten*, d. h. es werde in einer der Bewegung entgegengesetzten Richtung Wasser ausgestoßen, dessen Rückstoß das Tier in den Sand triebe.

Der Widerstand, den, wie bekannt, der Sand jedem schnellen Eindringen entgegengesetzt, schien ein Argument gegen diese Annahme zu sein. Das Aufwirbeln des Sandes vor der Spitze des eindringenden Tieres brachte mich dazu, den Vorgang so zu verstehen, wie ich ihn oben beschrieben habe. Daß ich ihn richtig beschrieb, kann ich durch folgenden Versuch beweisen:

Ich wartete auf das Einwühlen eines Tieres, indem ich mit einer Pipette bereit stand, die mit einer Aufschwemmung von Karmin in Seewasser gefüllt war. Als die erste Periode des Einwühlens begann, entleerte ich die Karminaufschwemmung in die Nähe des Ingestionssiphos und konnte sehr deutlich das Einsaugen des Farbstoffes durch die Muschel beobachten. Als nun das geschilderte Klappen mit den Schalen anging, sah ich, wie ein karminhaltiger

Wasserstrom unten (also anatomisch vorn) gegen den Sand hervorgestoßen wurde: Sand und Karmin wirbelten auf. Nimmt man ein Tier während des geschilderten Aktes aus dem Wasser, so findet man das Karmin vorwiegend am Grunde jenes durch den Wasserstrom erzeugten Trichters, der, wie gesagt, den Muschelkörper aufnehmen soll.

Zum Verlassen ihres Standortes unter dem Sande bedient sich unsere Muschel eines einfachen kräftigen Vorstoßes (Erection) des Fußes, durch den sie eine beträchtliche Strecke weit aus dem Sande durch das Wasser geschleudert wird (in einem Falle 10 cm weit). Es ist nett zu sehen, wie diese Muscheln, scheinbar ohne jede Veranlassung, aus dem Sande hervorspringen, wie das „Teufelchen aus dem Kasten“.

Inwieweit diese eigenartige Verwendung eines ausgestoßenen Wasserstromes, als Sturmbock gegen den Sand, beim Einwühlen anderer Muscheln verbreitet ist, weiß ich nicht. Ich habe sie bei keiner anderen Form feststellen können. *Tellina pulchella* z. B., die so eigenartig ihren Fuß zu Wanderungen zu benutzen weiß¹⁾, bedient sich (wie so viele andere) beim Eingraben ausschließlich dieses Organs.

Es schien mir nicht uninteressant, den mannigfachen Verfahren, durch die die Tiere sich in den Sand eingraben, ein neues hinzuzufügen.

1) Der Fuß wird — verglichen mit der Marschrichtung — seitlich hervorgestreckt, krümmt sich knieförmig nach unten, um dann, den Boden erreichend, nach hinten seine Stoßkraft auszuüben. (Diese Bewegungsform ist bekannt. HESSE beschrieb in seinem Buche „Tierbau und Tierleben, 1910“ Ähnliches für *Cardium*, *Donax* u. a.).

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Statocyste von *Pecten*, ihre Histologie und Physiologie.

Von

Dr. W. v. Buddenbrock,

Privatdozent und Assistent am Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.

Mit Tafel 7—8 und 14 Abbildungen im Text.

Im Jahre 1911 habe ich in den Sitzungsberichten der Heidelberger Akademie der Wissenschaften einen kurzen Aufsatz über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung *Pecten* veröffentlicht, in welchem ich mit wenigen Worten die eigentümliche Asymmetrie dieser Organe beschrieb und darzulegen versuchte, daß die merkwürdigen Steuerbewegungen, welche die *Pecten* beim Schwimmen ausführen, durch die Asymmetrie ihrer Statocysten leicht erklärbar seien. Der Aufsatz trug den Charakter einer vorläufigen Mitteilung, der ich nunmehr endlich die ausführliche Arbeit folgen lasse. Es soll in ihr erstens der histologische Bau der *Pecten*-Statocyste eingehend dargestellt werden und zweitens die physiologische Funktion derselben erneut zur Erörterung gelangen, letzteres auf Grund neuer experimenteller Untersuchungen, die ich während der Monate Oktober und November 1913 in Neapel anstellte.

I. Anatomie und Histologie der *Pecten*-Statocyste.

Wenn man einen *Pecten* aus seiner Schale nimmt und ihn mit dem Bauche nach oben in einer Präparierwanne aufspannt, so ge-

wahrt man, besonders deutlich bei mageren Exemplaren, am vorderen Ende der Pedalganglien, die ihrerseits dicht vor dem fingerförmigen Fuße liegen, 2 kleine weißliche Punkte, die durch die Haut durchschimmern; dies sind die beiden Statocysten. Sie besitzen einen Durchmesser von ungefähr 200—300 μ , sind kuglig und liegen dicht nebeneinander, nur ca. 200—400 μ voneinander entfernt. Der Nerv, welcher eine jede von ihnen mit dem gleichseitigen Cerebralganglion verbindet, zieht, von dem am weitesten lateralwärts liegenden Punkte der Statocyste ausgehend, einigermaßen dem Vorderrande der Pedalganglien parallel und vereinigt sich mit dem Cerebralganglion nicht weit von der Eintrittsstelle der Cerebropedalcommissur (s. Textfig. A).

Das Auffallendste an diesen Organen ist nun ihre Asymmetrie: Bei allen von mir untersuchten 9 *Pecten*-Arten (*jacobaeus*, *maximus*, *opercularis*, *flexuosus*, *inflexus*, *varius*, *lividus*, *pusio*, *testae*), und höchstwahrscheinlich überhaupt bei allen, ist die linke Statocyste, also diejenige, welche der gewöhnlich nach oben gekehrten Seite der Muschel angehört, stärker entwickelt, d. h. differenzierter gebaut, als die rechte (s. Textfig. B). Ein Teil der Zellen ihres Sinnesepithels ist mit außerordentlich langen und kräftigen Cilienbüscheln ausgerüstet, wie sie in ähnlicher Größe meines Wissens nur von den Heteropoden bekannt sind; auf ihnen ruht ein großer, kugliger Statolith. Die rechte Statocyste dagegen unterscheidet sich in nichts von dem gewöhnlichen Typus dieser Organe, wie er bei Muscheln und Schnecken anzutreffen ist: ein Sinnesepithel, dessen Zellen relativ kurze Cilien tragen, und im Inneren ein Haufen kleiner Statolithen. In dem bisher Gesagten stimmen sämtliche *Pecten*-Arten überein. Gleichwohl zerfallen sie, wenn man den Bau der Statocyste etwas genauer betrachtet, in 2 scharf getrennte Untergruppen. Bei der ersten, als deren Repräsentanten ich *P. jacobaeus*, *maximus*, *opercularis*, *inflexus* und *flexuosus* anführen möchte, sind die Statocysten durch einen langen Ausführgang mit der Außenwelt verbunden. Die Statolithen bestehen dementsprechend aus kleinen, von außen aufgenommenen Kieselsplitterchen, die in der linken Statocyste durch einen vom Tiere ausgeschiedenen zähen Schleim derart untereinander verklebt sind, daß sie den bereits erwähnten einheitlichen Statolithen bilden. Die 2. Untergruppe ist in der europäischen Fauna hauptsächlich durch *P. varius*, ferner durch *pusio* und *testae* repräsentiert. Auch hier ist an beiden Statocysten ein Ausführgang vorhanden. Derselbe endet aber blind, ohne die Oberfläche des

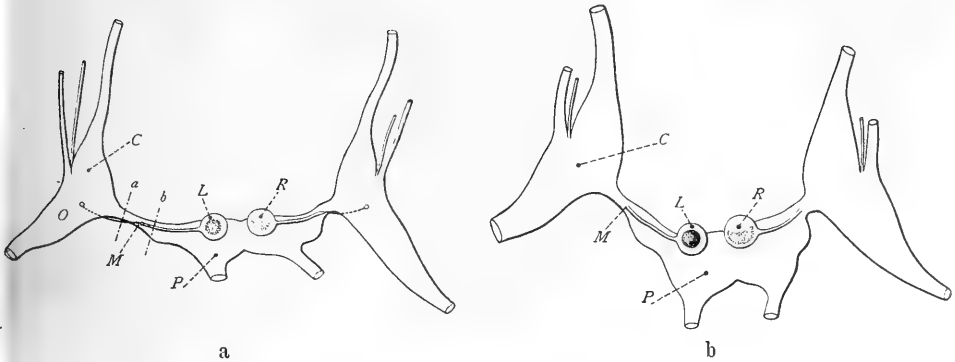


Fig. A.

Ansicht der Cerebralganglien, Pedalganglien sowie Statocysten von innen.

a) *P. inflexus*. b) *P. varius*.

C Cerebralganglion. *P* Pedalganglion. *L* linke, *R* rechte Statocyste. *O* Öffnung des Ausführkanals nach außen. *M* Mündungsstelle des Nervus staticus in das Zentralnervensystem, dieselbe kann zwischen den Linien *a* und *b* variieren.

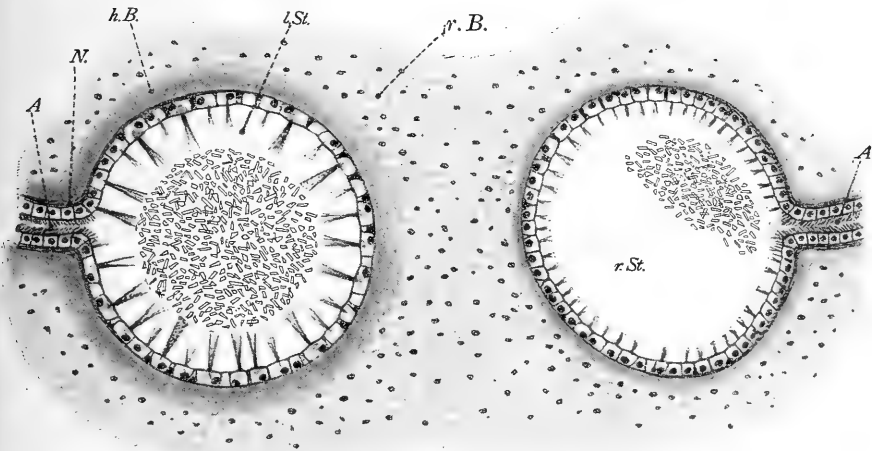


Fig. B.

Schematischer Medianschnitt durch die linke und rechte Statocyste von *P. inflexus*.

l. St linke, *r. St* rechte Statocyste, in der Mitte der linken sieht man die große kuglige Statolithenmasse. *A* Ausführgang, umspannen vom Nerven *N.*; *h. B* hyalines, *r. B* reticuläres Bindegewebe.

Körpers zu erreichen. Die Statolithen bestehen aus kohlensaurem Kalk und werden in der Blase selbst erzeugt. Links findet sich ein einziger mächtiger Sphärokrystall, rechts zahlreiche kleine.

Nachdem wir uns im Vorhergehenden über den größeren anatomischen Bau der *Pecten*-Statocyste kurz orientiert haben, wollen wir uns nunmehr den feineren histologischen Verhältnissen zuwenden. Hierbei können die Kiesel- und die Kalkstatocysten, wie ich die beiden verschiedenen Gruppen kurz bezeichnen möchte, gemeinsam besprochen werden, da sie in ihrem feineren Bau keine wesentlichen Unterschiede aufweisen.

Das Sinnesepithel der linken Statocyste besteht bei allen Arten aus 3 Zellsorten, den großen Wimperzellen, den kleinen Wimperzellen und den Stützzellen. Die gegenseitige Lagerung dieser 3 Elemente ist unschwer aus den Flächenschnitten Taf. 7 Fig. 1 u. 2 zu ersehen, von denen Fig. 1 die Statocystenwand von *P. inflexus* von innen betrachtet, bei ganz hoher Einstellung, darstellt. Man sieht ein sehr regelmäßiges Mosaik. Die Wimperzellen (*Gr.W* u. *Kl.W*), die einen mehr oder weniger runden Umriß zeigen, stoßen nirgends aneinander, sind vielmehr allseitig von einem Kranze von Stützzellen (*St*) umgeben. Diese selbst erscheinen ziemlich langgestreckt, polygonal, meist liegt nur eine zwischen je zwei Wimperzellen. Gelegentlich sind es aber auch zwei, die in ihrer ganzen Länge aneinander grenzen. Die Kerne nur weniger Stützzellen liegen in dieser Höhe. Stellt man ein wenig tiefer ein, so erhält man ein Bild, wie es Taf. 7 Fig. 2 von *P. varius* zeigt. Die Wimperzellen haben an Umfang zugenommen und berühren sich an vielen Stellen anscheinend direkt. Die Stützzellen dagegen haben sich außerordentlich verschmälert, sie umgeben die Wimperzellen nur mit einem ganz schmalen Saume, während ihre Kerne, dem vorhandenen Raume sich genau anpassend und darum meist dreieckig erscheinend, in den von den Wimperzellen frei gelassenen Winkelräumen liegen. — Die Grenzen der einzelnen Stützzellen sind in dieser Höhe meist nicht wahrzunehmen. Die Gestalt der verschiedenen Zellen des Sinnesepithels läßt sich auch an Medianschnitten, wie Fig. 3 (*P. inflexus*), leicht erkennen. Wir sehen, daß die Sinneszellen, große wie kleine, ihre größte Breite in ihrer Mitte besitzen, wo sie häufig direkt aneinander zu stoßen scheinen und nach oben und unten schmaler werden. Die Kerne der Wimper- sowohl wie der Stützzellen liegen meist sehr tief.

An den großen Wimperzellen ist eine sehr eigentümliche Differenzierung des Plasmas das Auffallendste. Es hebt sich das soge-

nannte Wimperpolster, das die Basis der Wimpern stumpf kegelförmig einhüllt, sehr deutlich von dem viel helleren peripheren Plasma des übrigen Zelleibes ab. Dieses Wimperpolster besteht bei näherem Zusehen (Fig. 4a u. b) aus sehr feinwabigem Plasma, dessen äußere Begrenzung gegen das Lumen der Statocysten hin von einem sehr deutlichen Alveolarsaume gebildet wird. Es wird in seiner ganzen Länge von den Wimperwurzeln durchzogen, die entweder nach unten zu stark konvergieren oder einigermaßen parallel zueinander verlaufen. Die Wimpern selbst sind von außerordentlicher Länge (s. Fig. 13, Taf. 8; in Fig. 3 u. 4, Taf. 7 sind sie nicht in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen), wie sie meines Wissens ähnlich bisher nur in der Statocyste der Heteropoden bekannt sind. Sie endigen mit einem deutlichen Basalkorn (*B*), das bei Silberimpragnation nach BIELSCHOWSKY tief schwarz erscheint. Es gelingt mit Hilfe dieser Methode, die eigentlich zur Sichtbarmachung des Nervenverlaufes angewendet wurde, die Zusammensetzung des Wimperbüschels aus den einzelnen Cilien auf das Genaueste festzustellen (Fig. 5a). Dasselbe hat stets einen ovalen Umriß. Die Cilien stehen in kleinen Gruppen von meist 3 Stück zusammen; diese 3 sind dicht hintereinander in gerader Linie angeordnet. Die Richtung dieser Linien ist in allen Dreier-Gruppen einigermaßen die gleiche, verläuft aber merkwürdigerweise schräg zur Längsachse des Ovals; je eine Serie dieser Dreier-Gruppen liegt rechts und links von der Mittellinie des Ovals, die selbst von Cilien frei bleibt. Es sei bemerkt, daß das Bild nicht immer die große Deutlichkeit der Fig. 5a aufweist, das Wesentliche der Anordnung läßt sich aber immer feststellen. Das Wimperbüschel hat also scheinbar einen streng bisymmetrischen Bau, der sich aber bei genauerem Zusehen als völlig asymmetrisch herausstellt. Daß im Inneren des Wimperbüschels keine Wimpern stehen, wurde auch von TSCHACHOTIN¹⁾ für die sogenannten kleinen Sinneszellen der Heteropoden angegeben. Auch im Bau der Wimpern selbst läßt sich eine weitgehende Übereinstimmung zwischen diesen Schnecken und *Pecten* konstatieren. In beiden Fällen konvergieren die Wimpern beim Austritt aus der Zelle von den Basalkörnern aus ein Stück weit, sind dann, wie es scheint, in irgendeiner Weise miteinander verkittet, zu einer zylindrischen Platte, wie TSCHACHOTIN sich ausdrückt (*c. P.*), und ragen

1) TSCHACHOTIN, S., Die Statocyste der Heteropoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 90, 1908.

erst von hier aus frei in das Statocystenlumen vor. Der übrige Leib der großen Wimperzellen ist ganz bedeutend weniger färbbar als das Wimperpolster; der Kern liegt nahe der Zellbasis stets neben dem Wimperpolster, niemals unter demselben.

Die kleinen Wimperzellen lassen sich mit wenigen Worten besprechen. Abgesehen von ihren wesentlich geringeren Dimensionen sind sie von den großen durch die sehr viel schwächere Ausbildung des Wimperapparats unterschieden, dem ein eigentliches Polster fehlt. Die Wimpern sind wenig zahlreich (Fig. 5c); sie stehen in einem Kreise angeordnet, mitunter steht eine in der Mitte.

Das Sinnesepithel der rechten Statocyste besitzt einen sehr viel einfacheren Bau als das der linken. Es finden sich nur 2 verschiedene Zellsorten: Wimperzellen und Stützzellen. Genau wie in der linken Statocyste bilden diese letzten ein vollkommen geschlossenes Netz, in dessen Maschen die Wimperzellen sitzen. Bei Betrachtung der Statocystenwand von innen und hoher Einstellung gewahrt man freilich von diesem Netze nichts. Man sieht auf Fig. 6, die einen solchen Flächenschnitt durch die rechte Statocyste von *P. inflexus* darstellt, und ebenso an den Medianschnitten 8a u. b, daß die Wimperzellen nach innen zu, wo sie an das Statocystenlumen grenzen, meist ohne irgendwelche Zwischenzellen unmittelbar aneinander grenzen. Dagegen wird das Netz der Stützzellen bei tiefer Einstellung außerordentlich deutlich, worüber uns Fig. 7 belehrt.

Die Wimpern stehen, sowohl was ihre Zahl als ihre Länge angeht, ungefähr in der Mitte zwischen denen der kleinen und der großen Wimperzellen der linken Statocyste. Sie sind, oft 20—30 an Zahl, in einem mehr oder weniger regelmäßigem Kreise (Fig. 6b) angeordnet, in dessen Mitte sich stets noch 1—3 Wimpern befinden. An Größe steht diese kreisförmige Ansatzfläche oft nur wenig hinter der ovalen zurück, die wir bei den großen Wimperzellen der linken Statocyste kennen lernten, dagegen sind die Wimpern selbst nur etwa halb so lang wie dort. Ein Wimperpolster ist ebensowenig ausgebildet wie bei den kleineren Zellen der linken Statocyste. Die Wimperwurzeln konvergieren stets sehr stark und lassen sich bis zur Basis der Zelle verfolgen (Fig. 9).

Sehr eigentümlich ist es, daß sowohl hier als bei den kleinen Wimperzellen des linken Organs von jedem der Basalkörner aus eine scharfe Linie nach außen zieht (Fig. 5b u. c), die ich bei den großen Wimperzellen niemals wahrnehmen konnte. Mit den Wimperwurzeln, die ja nach unten konvergieren, kann dieses Phänomen un-

möglich zusammenhängen. Es scheint mir vielmehr hier eine Struktur vorzuliegen, die in der obersten Grenzschicht der Zelle verläuft und, das Wimperpolster ersetzend, zur Verstärkung des ganzen Wimperapparats dient.

Der Innervierung der Statocysten habe ich meine besondere Aufmerksamkeit zugewendet. Leider ist es nicht möglich, die Resultate, die ich hierbei gewann, mit anderen zu vergleichen, da die Innervierung der Molluskenstatocysten bisher in keinem Falle genau erforscht worden ist, außer bei den Heteropoden. Bei diesen ist sie aber so abweichend, daß irgendwelche Vergleichsmomente sich nicht ergeben. Auch die neueste Arbeit über die Statocysten der Süßwasser- und Landschnecken von SCHMIDT¹⁾ bringt über den genaueren Nervenverlauf absolut nichts. Was er im Einzelnen darüber sagt — es sollen z. B. alle 3 Zellsorten, die er unterscheidet, innerviert sein, was a priori sehr unwahrscheinlich ist — geht aus seinen Figuren beim besten Willen nicht hervor.

Was die Technik der Nervenfärbung anlangt, so habe ich fast ausschließlich mit der Silberimprägnation nach BIELSCHOWSKY und WOLFF (in: LEE u. MAYER, 4. Aufl., 1910, p. 344) gearbeitet und in ca. 20% der Fälle gute Resultate gehabt. Das Vergoldungsverfahren von APATHY wurde wegen seiner großen Kompliziertheit nur in geringem Umfange nebenbei versucht, ohne zu besonders guten Erfolgen zu führen. Methylenblau endlich erwies sich als ungeeignet. Man muß, um es anzuwenden, die recht versteckt liegenden Statocysten lebend herauspräparieren und isolieren. Es gelingt aber nie, die sehr dicke Bindegewebshülle zu beseitigen, welche die Statocyste umgibt, und durch diese dringt erfahrungsgemäß der Farbstoff nur sehr schwer ein. Ich will durchaus nicht bestreiten, daß schließlich auch Methylenblau zum Ziele führen dürfte; ohne einen sehr großen Aufwand von Zeit und Material wird man aber so leicht keine Erfolge haben.

Der Statocystennerv kann, bevor er sich auf der Blase verzweigt, natürlich ohne besondere Nervenfärbung untersucht werden. Er verläßt die Statocyste an ihrem lateralsten Punkte und zieht der Cerebro-Pedalcommissur einigermaßen parallel nach außen. Die Einmündungsstelle in das Zentralnervensystem liegt ziemlich variabel. Betrachten wir zunächst Textfig. A, welche den dicht zusammenliegenden Kom-

1) SCHMIDT, W., Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken, in: Jena. Ztschr. Naturwiss., Vol. 48, 1912.

plex von Cerebral- und Pedalganglien nebst den Statocysten darstellt, so sehen wir, daß der Nerv nicht in das Cerebralganglion, sondern in die Cerebro-Pedalcommissur einmündet, häufig sogar nicht einmal in diese, sondern in den lateralsten Teil des Pedalganglions. Ich habe aber auch unzweifelhafte Fälle zu Gesicht bekommen, in denen sich der Nerv über die Cerebro-Pedalcommissur hinaus verfolgen ließ und erst mit dem Cerebralganglion selbst verschmolz. Die Eintrittsstelle des Statocystennerven in das Zentralnervensystem dürfte also zwischen den Linien *a* und *b* variieren. Irgend eine weitere Bedeutung dürfte diesem Umstande kaum beizumessen sein, da zweifelsohne in allen Fällen die Fasern, ob getrennt oder zusammen mit denen des Pedalganglions, direkt in das Cerebralganglion eintreten.

Der Nerv folgt genau dem Verlauf des Ausführungsganges der Statocyste, den er umspinnt. Er kann in 3, 4 oder auch mehr Bündel unterteilt sein (s. Fig. 10a u. b). Dicht vor der Einmündung in das Ganglion vereinigen sich diese Bündel zu einem einheitlichen Nerven. Die hier geschilderte Beziehung des Nerven zum Ausführungsgang der Statocyste hat aus folgendem Grunde ein besonderes Interesse: es ist schon zahlreichen Autoren aufgefallen, daß der Statocystennerv vieler Schnecken „hohl“ ist. Wenn man nämlich auf die Statocyste drückt, so sieht man die zahlreichen kleinen Statolithen in den Nerven hineinströmen. Ich erwähne nur die darauf bezüglichen Angaben LEYDIG's¹⁾, der p. 216 schreibt: „Das Innere ist nicht mit fibrillärer Nervensubstanz erfüllt, sondern hat eine Lichtung, begrenzt von einem Epithel“, sowie diejenigen SCHMIDT's, der dieses Hohlsein des Statocystennerven bei allen von ihm untersuchten Formen *Paludina*, *Limnaea*, *Helix*, *Arion* etc. feststellen konnte. Was sich die betreffenden Forscher unter einem „hohlen“ Nerven vorstellen, der doch sonst in der Natur nirgends seinesgleichen hat, wird leider nicht gesagt, ebenso fehlt es an Abbildungen irgendwelcher Querschnitte. Jedenfalls legt LEYDIG Wert auf die Feststellung, „dass jener vom Ohr der Cephalopoden sich weg erstreckende Gang nicht entfernt mit dem Ohrkanal der cephalophoren Mollusken verglichen werden kann. Bei den Cephalopoden besteht der Gang zugleich mit dem Hörnerven und während der letztere zum Gehirn führt, scheint der erstere nach aussen . . . zu gehen. . . .“

1) LEYDIG, F., Ueber das Gehörorgan der Gastropoden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 7, 1871.

Was hingegen den von der Ohrblase wegführenden Kanal der Gasteropoden betrifft, so besteht er nicht zugleich und neben einem Hörnerven, sondern er vertritt diesen selber. . . .“

Diese Ansicht ist ohne Zweifel unrichtig; nach meinen Befunden an *Pecten* zu urteilen, ist der Ausführgang der Statocyste bei Schnecken und Muscheln sicherlich dem KÖLLIKER'schen Kanal der Cephalopoden homolog, und es scheint ganz sicher zu sein, daß auch bei den betreffenden Schnecken der Nerv ganz einfach den blind endigenden Ausführgang der Statocyste umspinnt, woraus sich seine „Hohlheit“ in einfachster Weise erklären dürfte. Bei den Muscheln war meines Wissens noch kein Fall bekannt, in dem der Statocystenerv den Ausführgang umgibt, dagegen entnehme ich den Arbeiten von STEMPELL¹⁾ (*Leda sulculata* und *Malletia chilensis*) sowie DREW²⁾ (*Yoldia limatula*), daß er bei diesen Protobranchiern dicht neben dem Ausführgang hinzieht.

Die Ausbreitung des Nerven auf der Oberfläche des Statocysten läßt sich, soweit das rechte Organ in Frage kommt, ohne weitere Mühe erkennen. Die beistehende Textfig. C (S. 310), die auf übergroße Genauigkeit keinen Anspruch erhebt, wurde durch Rekonstruktion einer quer zum Ausführgang geführten Schnittserie gewonnen, welche mit Alkohol-Eisessig fixiert und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt war. Die stärkeren Nervenäste traten mit großer Deutlichkeit hervor. Man sieht, daß sich der Nerv in eine Anzahl Äste gabelt, die allmählich divergierend über die ganze Statocyste hinziehen. Auffallend ist, daß die Nerven der einen Seite erheblich länger sind als die der gegenüberliegenden und die Blase in beinahe einem Dreiviertelkreise umziehen. Inwieweit dieses Verhalten ein normales ist, habe ich nicht weiter verfolgt; es schien mir dies deswegen keinen allzu großen Wert zu haben, weil wir von der Funktion der rechten Statocyste absolut gar nichts wissen (s. den physiologischen Teil der Arbeit). Wichtig dagegen ist die Lage dieser ausstrahlenden Nervenäste zu den Elementen des Sinnesepithels. Wir sehen in Taf. 7 Fig. 8, daß sie relativ sehr dick sind und daß sie, die Zellen auseinanderdrängend, mitunter bis dicht an das Statocystenlumen heranreichen. Dies bringt es mit sich, daß man diese primären Nervenäste auch nach

1) STEMPELL, W., Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden, in: Zool. Jahrb., Suppl. 4, 1898.

2) DREW, G. A., *Yoldia limatula*, in: Mem. biol. Labor. Johns Hopkins Univ., Vol. 4, No. 3, 1899.

Anwendung einer Kernfarbe bei Betrachtung der Statocyste in toto erkennen kann. Sie erscheinen als helle Streifen, die sich von den umliegenden, wegen ihres Kernreichtums dunkel erscheinenden Flächen scharf abheben. Die schwächeren Nervenäste ziehen zum Teil direkt unter den Zellen hindurch (Fig. 8) und sind dementsprechend an Totalpräparaten nur schwer erkennbar.

Gehen wir nun zu der linken Statocyste über. Wir werden im 2. Teil dieser Arbeit erfahren, daß dieselbe physiologisch eine bedeutend kräftigere Wirkung ausübt als die rechte, die sogar möglicherweise rudimentär ist. Dementsprechend müssen wir bei ihr eine wesentlich stärkere Innervierung voraussetzen. Das scheint nun aber auf den ersten Blick keineswegs der Fall zu sein. Im Gegensatz zur rechten Statocyste ist an der linken, wenn man sie

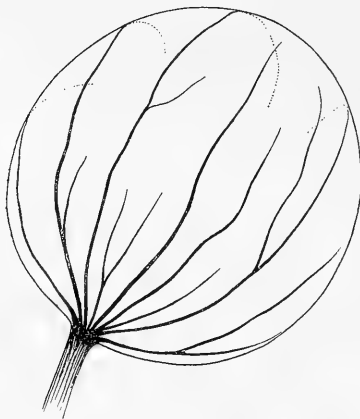


Fig. C.

Rechte Statocyste von *P. inflexus*.
Größerer Nervenverlauf aus einer
Querschnittsserie rekonstruiert.

in toto betrachtet, nicht das mindeste von irgendwelchen Nerven-zügen zu entdecken. Ferner ist es mir absolut nicht gelungen, nach Schnittserien eine Rekonstruktion derselben auszuführen, nicht einmal an dem gleichen Präparat, an welchem die der rechten Statocyste (Textfig. C) vorgenommen wurde. Es wäre aber verfehlt, wollte man hieraus etwa auf eine schwächere Ausbildung der Nerven bei dem linken Organ schließen. Die Sache liegt vielmehr so, daß bei der linken Statocyste die Nerven nicht in so wenigen und dafür starken Ästen über die Sinnesblase hinziehen wie bei der rechten, sondern von vornherein in zahlreichere schwächere Zweige zerfallen. Erst die Anwendung der BIELSCHOWSKY'schen Silberimprägnation verschafft hierüber Klarheit. Es sei zunächst auf Fig. 14 verwiesen, die einen Flächenschnitt gerade durch die Eintrittsstelle des Nerven und des Ausführganges in die Statocyste darstellt. Wir sehen in der Mitte die cilientragenden Zellen des Ausführganges und ringsherum allseitig ausstrahlend ca. 20 Äste, in welche der Statocystennerv sich gespalten hat. Die Zellen des Sinnesepithels sind nicht mit eingezeichnet. Bemerkenswert ist, daß etliche Nervenfasern sehr bald die anderen überkreuzen. Daß die große Zahl der scharf hervortretenden schwarzen

Fasern tatsächlich nervöser Natur sind und sogenannte Neurofibrillen darstellen, darüber kann bei diesem Bilde der ganzen Lage nach wohl kaum ein Zweifel sein. Gehen wir nun einen Schritt weiter und betrachten einen Flächenschnitt, der parallel zum Ausführungsgange geführt ist und also eine Stelle getroffen hat, die etwa um einen Viertelkreisbogen von dessen Einmündung in die Statocyste entfernt liegt (Fig. 12). Wir sehen die uns bekannten großen sowie die kleinen Wimperzellen — die Stützzellen sind fortgelassen — und dazwischen eine Masse kreuz und quer verlaufender schwarzer Fasern. Dieselben für Neurofibrillen zu halten, wird wohl niemand so leicht geneigt sein. Wenn ich mich trotzdem auf eine solche Behauptung versteife, so geschieht dies vornehmlich aus den folgenden Gründen. Zunächst ist es mir ganz unmöglich gewesen, zwischen den unzweifelhaften Neurofibrillen der Fig. 11 und den sich kreuzenden Fasern auf Fig. 12 irgendeinen auch noch so geringfügigen Unterschied aufzufinden. Sie stimmen in der Dicke und ihrem eigentümlich welligen Verlauf völlig miteinander überein. Indessen wäre dieses Argument für sich allein vielleicht noch nicht genügend, um die nervöse Natur der strittigen Fasern der Fig. 12 zu beweisen. Es tritt die Beziehung dieser Fasern zu den Sinnesepithelzellen hinzu, wie wir sie auf Fig. 13 sehen können. Hierzu muß ich ein paar Worte über das Bindegewebe sagen, welches die Statocyste umhüllt. Es findet sich in doppelter Lage. Zunächst grenzt an die Epithelschicht eine hyaline Bindegewebsschicht, völlig ohne Zellen; sie ist an der linken Statocyste beträchtlich dicker als an der rechten (s. Textfig. B, S. 303). Auf diese folgt außen eine sehr starke Hülle von reticulärem Bindegewebe, bei welcher das Netzwerk sich färberisch genau gleich der hyalinen Schicht verhält, während in den Maschen die Zellen eingestreut sind. Das Epithel der Statocysten von *Pecten* ist nun durch eine haarscharfe Linie von der es umhüllenden hyalinen Bindegewebsschicht getrennt, wie deutlich aus Fig. 3 u. 11 hervorgeht, und wir sehen auf Fig. 13, die einen Teil eines Medianschnitts der linken Statocyste darstellt, daß die mit Silber imprägnierten Fasern innerhalb der zwischen Epithel und Bindegewebe verlaufenden Grenzlinie liegen, also im Epithel selbst. Sie können folglich nicht gut Bindegewebsfibrillen sein, wofür man sie sonst leicht halten könnte, und dann bleibt eigentlich nur die oben gemachte Annahme übrig, daß wir hier die Neurofibrillen vor uns haben. Ich möchte vorderhand hieran durchaus festhalten.

Es fragt sich nun, wie diese höchst eigentümliche Kreuzung der Neurofibrillen zu erklären ist, die bei der rechten Statocyste viel weniger hervortritt und mehr auf die einzeln verlaufenden Fasern beschränkt ist. Hierfür liefern die Figg. 12 u. 13 einen bedeutsamen Fingerzeig. Es ist nämlich ganz auffallend, daß in der linken Statocyste die Fibrillen stets um die großen Wimperzellen im Bogen herumgehen, während sie unter den kleinen sowie unter den Stützzellen geradlinig hindurchziehen. Diese Beobachtung wurde keineswegs nur an dem gezeichneten Bilde gemacht, sondern auch an vielen anderen. Nur wenige vereinzelte Fasern machen eine Ausnahme.

Gehen wir hiervon als von der gegebenen Tatsache aus und nehmen als zweites Faktum die gleichmäßige mosaikartige Verteilung der großen Wimperzellen hinzu, so folgt von selbst, daß die Nervenfasern nicht immer die Möglichkeit haben werden, sich geradlinig in Meridianen über die linke Statocyste auszubreiten. Sie müssen einen häufig die Richtung wechselnden Zickzackkurs einschlagen, oder es muß die beobachtete Kreuzung der Nebenäste benachbarter Fasern eintreten. Die Annahme, daß die schwarzen Fasern nervöser Natur sind, ist ferner nur unter der Voraussetzung zulässig, daß die bei ihnen beobachtete Kreuzung mit ihrer Funktion als leitende Elemente vereinbar ist. Das ist nun bei einer Statocyste leicht nachweisbar. Denn da von derselben, wie wir später sehen werden, nur 2 qualitativ verschiedene Reize ausgehen, je nachdem das Tier die linke oder die rechte Seite nach oben hält, sind sämtliche nervösen Endapparate einer Halbkugel einander gleichwertig, und dementsprechend ist die Lage derselben zueinander und der Verlauf der von ihnen ausgehenden Nerven bedeutungslos.

Es fragt sich nun, wo sind die eigentlichen Sinneszellen zu suchen? Ich glaube mit Bestimmtheit die großen Wimperzellen als dieselben ansprechen zu dürfen, da ich verschiedene Male je eine Neurofibrille in sie eintreten und sich hier kandelaberartig verzweigen sah. Fig. 15a—c zeigt die 3 deutlichsten derartigen Endbäumchen, die ich bei Durchsichtung zahlreicher Präparate entdecken konnte. Man sieht, besonders bei 15a u. b, daß die Zelle an der Stelle, wo die Neurofibrille eintritt, zipfelförmig ausgezogen ist. Die Fibrille strebt dem Wimperpolster zu und umspinnt es. Es ist höchst wahrscheinlich, daß die Imprägnierung eine durchaus unvollständige gewesen ist und das Endbäumchen in Wahrheit eine

sehr viel feinere Verästelung besitzt, als es meine Präparate zeigen. Sicher scheint zu sein, daß der nervöse Endapparat mit dem Kern nicht in nähere Verbindung tritt. Ob er eine solche mit den Wimperwurzeln eingeht oder nicht, darüber kann ich nichts mitteilen.

Die sehr geringe Zahl der imprägnierten Endbäumchen nimmt nicht wunder, da es wohl eine allgemeine Erfahrung ist, daß die in den Zellen befindlichen Neurofibrillen sich ungleich schwerer färben als die frei zwischen den Zellen verlaufenden Stücke derselben. — Eine Innervierung der beiden anderen Zellsorten der linken Statocyste habe ich nicht finden können, möchte aber für die kleinen Wimperzellen die Möglichkeit einer solchen keineswegs in Abrede stellen, sie wurde vielleicht übersehen. Auch bei der rechten Statocyste erweisen sich, wie nicht anders zu erwarten, die Wimperzellen ebenfalls als die Träger des nervösen Endapparats. Besser als bei der linken sieht man hier sehr häufig den langen schwanzartigen Fortsatz der Zelle, in welchen die Neurofibrille eintritt (Fig. 16b). Nähere Beziehungen des sich verzweigenden Endbäumchens zum Kern oder den Wimperwurzeln konnte ich nicht feststellen.

Es ist mir aufgefallen, und es kann dies nicht auf einer Täuschung beruhen, daß die Imprägnation der Neurofibrillen bei der rechten Statocyste ungleich schwieriger gelingt als bei der linken, obgleich doch bei den Schnittserien beide Organe stets auf demselben Objektträger sind und also genau die gleiche Behandlung erfahren. Ob diese mangelhafte Färbbarkeit des rechten Organs mit seiner physiologischen Minderwertigkeit in Zusammenhang steht, lasse ich dahingestellt; es sieht aber fast so aus. Der gröbere Verlauf der Nervenäste wurde bereits S. 309 besprochen. Sie ziehen in Meridianen über die Statocyste und drängen die Zellen auseinander. Die feineren sich abzweigenden Äste überkreuzen sich auch hier und scheinen auf die Wimperzellen keine Rücksicht zu nehmen, indem sie einfach unter ihnen hindurchziehen (vgl. Fig. 16a).

Vom Ausführungsweg der Statocysten haben wir bisher erfahren, daß er zugleich mit dem Nerven, von dem er umgeben wird, die Statocyste, die rechte wie die linke, an ihrem lateralsten Punkte verläßt und von da der Cerebro-Pedalcommissur entlang bis zur Einmündung des Nerven zieht. Hierüber wie über seinen weiteren Verlauf belehrt uns die beigefügte Textfig. D, die eine Reihe ausgewählter Schnitte aus einer sagittal geführten Mikrotomserie durch die fragliche Region von *P. inflexus* wiedergibt. Wir sehen zu-

nächst in No. 1 das Pedalganglion (*P*) nahe seiner Mitte quergeschnitten sowie die linke Statocyste (*St*) etwas tiefer und vor ihm liegend. Schnitt II, der weiter lateralwärts liegt, zeigt uns, der Oberfläche ein wenig genähert, den feinen Ausführgang *A*, der von

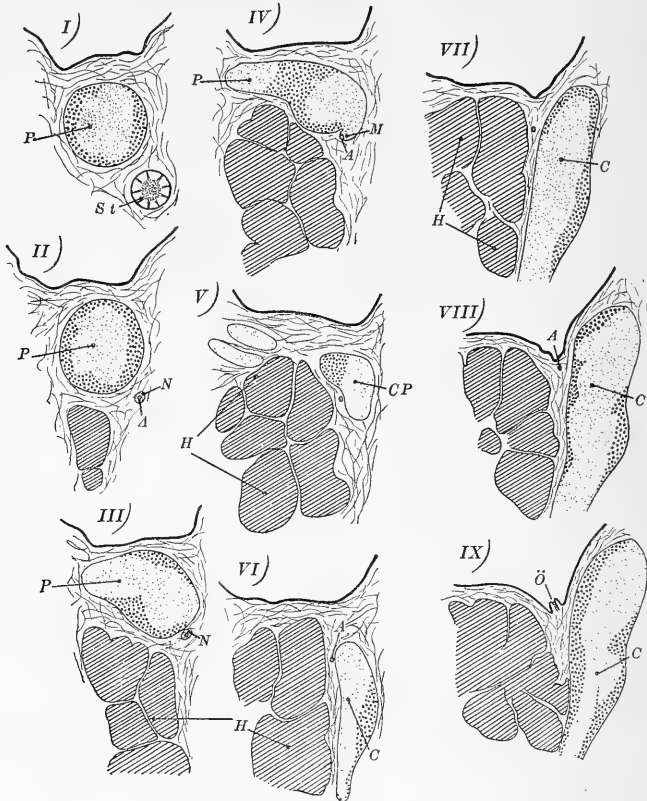


Fig. D.

9 ausgewählte Schnitte aus einer sagittal geführten Mikrotomserie durch die linke Statocyste und ihren Ausführgang von *P. inflexus*.

C Cerebralganglion. *P* Pedalganglion. *C.P* Cerebropedal-Commissur. *St* Statocyste. *A* Ausführgang derselben. *N* Nervus staticus. *M* Mündung desselben in das Zentralnervensystem. *O* Öffnung des Ausführungsganges nach außen. *H* Hoden.

den Nerven *N* umgeben ist. In III hat sich der Nerv, der wiederum ein wenig näher an die Oberfläche gerückt ist, schon dicht an das Pedalganglion angelegt, während er in IV mit seiner lateralsten Partie verschmilzt. In V, die nur wenige Schnitte von IV entfernt

ist, sehen wir den schmalsten Querschnitt der Cerebro-Pedalcommissur (*C. P.*) und daneben den Ausführungsgang der Statocyste, aber nicht mehr vor wie in I—IV, sondern hinter dem Zentralnervensystem liegend. Der Ausführungsgang ist also zwischen II und V erstens nach der Oberfläche zu und zweitens schräg nach hinten unter der Cerebro-Pedalcommissur weggezogen. Immer weiter lateralwärts führend, wird er in den nächsten Schnitten zwischen dem allmählich auftauchenden Cerebralganglion (*C.*) und dem Hoden (*H.*) liegend sichtbar, bis er schließlich dicht hinter dem Ganglion auf einer kleinen Papille ausmündet (IX *Ö.*). Sieht man von der Bauch- und Rückenfläche aus auf den Ganglienkomplex, wie es in Textfig. A dargestellt ist, so liegt — hierüber sind wir durch Textfig. D IX unterrichtet — die Öffnung des Ausführungsganges etwas über der Mitte des Cerebralganglions.

Die Besprechung der Statolithen möge den Schluß des histologischen Teiles der vorliegenden Arbeit bilden. Wir haben hierbei, wie eingangs erwähnt, zwischen den Kalk- und Kieselstatolithen zu unterscheiden. Eine genauere chemische Prüfung der letzteren wurde nicht vorgenommen. Ich begnüge mich mit dem Hinweise, daß auch sehr starke Mineralsäuren in keiner irgendwie erkennbaren Weise diese Statolithen angreifen, während sie durch Flußsäure sehr schnell gelöst werden. Die unregelmäßige Form der einzelnen Steinchen kennzeichnet sie zur Genüge als von außen aufgenommene Fremdkörper. Das Stroma, das nach Behandlung mit Flußsäure übrig bleibt, beweist ihre organische Herkunft. Es mögen wohl in der Hauptsache zerbrochene Nadeln von Kieselschwämmchen sein. In der linken Statocyste der Kieselformen findet sich, wie schon früher erwähnt wurde, ein großer, kugliger Statolith. Er kommt dadurch zustande, daß die einzelnen Kieselpartikelchen mit Hilfe eines Schleimes zusammengehalten werden, der sich am frischen Objekt mit Thionin schwach färbt. Wenn man die vom frischen Objekt herauspräparierte Statocyste vorsichtig öffnet, so kann man den Statolithen herausquetschen, ohne daß er sich in seine Bestandteile auflöst, die kuglige Form wird freilich völlig deformiert. Auch in der rechten Statocyste findet sich ein derartiger Schleim, indessen sind doch die Kieselstückchen sehr viel lockerer zusammengebacken.

Am konservierten Objekt, z. B. gewöhnlichem Alkohol-, Formol- oder Sublimatmaterial, ist die kuglige Form des Statolithen gewöhnlich nicht mehr festzustellen. Inwieweit eine etwaige Ver-

änderung der Schleimmasse hieran die Schuld trägt, weiß ich nicht; meistens tritt das Auseinanderfallen der Steinchen wohl dann ein, wenn durch die Fixierung die langen Cilien der großen Wimperzellen, die für gewöhnlich den Statolithen tragen, ihre aufrechte Lage verlieren und unregelmäßig auseinanderfahren, wodurch der Statolith seine feste Lage verliert. Nur so ist es zu erklären, daß der einzige Autor, der meines Wissens vor mir die Statocysten der *Pecten* sich ein wenig näher ansah, S. A. DREW, die so auffällige Asymmetrie der beiderseitigen Organe nicht bemerkte.

Wie kommen nun die Kieselsplitterchen in die Statocyste hinein? Diese anscheinend so einfache Frage ist aus verschiedenen Gründen von erheblichem Interesse.

Schon DREW hat in seiner Arbeit über *Nucula delphinodonta* darauf hingewiesen, daß sich in den Statocysten dieser Form keine Diatomeen finden, die doch in der Nahrung der Tiere sicherlich eine wichtige Rolle spielen und überall in ihrer Umgebung sehr häufig sein dürften. Ich habe bei *Pecten* das gleiche beobachtet, ohne es mir erklären zu können. Ebenso rätselhaft ist es, daß keinerlei Kalkteilchen am Aufbau der Statolithen sich beteiligen. Andererseits kann es gar keinem Zweifel unterliegen, daß die Statolithenmasse bei denjenigen Arten, deren Ausführkanal sich nach außen öffnet, von außen aufgenommene Fremdkörper sind.

Eine zweite nicht weniger interessante Frage, die sich hieran knüpft, ist die, wie wohl eigentlich die Aufnahme der Fremdkörper reguliert werden mag, denn es ist doch klar, daß sowohl ein Zuwenig wie auch besonders ein Zuviel von Statolithen die richtige Funktion des ganzen Apparats stören muß. Auch hierauf kann ich keine Antwort geben und muß mich damit begnügen, darauf aufmerksam zu machen. Die folgende Beobachtung, die ich mir bei einem einzigen Exemplar von *P. inflexus* machen konnte, kommt für eine Erklärung kaum in Betracht. Ich fand dort nämlich (Fig. 17 K), von einem Teil des Ausführganges ausgehend, einen recht voluminösen, mit Kieselsplittern gefüllten Sack. Die Verbindung des Sackes mit dem Gange selbst ist auf dem gezeichneten Schnitt nicht zu sehen. Weiterhin ist ein Teil der Epithelzellen des Ganges mit Kieselteilchen angefüllt, die unstreitig von außen aufgenommen wurden. Man könnte hier auf den Gedanken kommen, daß eine Anfüllung der Statocysten mit Kieselstückchen über den Bedarf hinaus durch eine Aufspeicherung in diesen Nebenräumen verhindert wird — vorausgesetzt ist hierbei, daß durch die Cilienbewegung

im Gange ganz mechanisch immer wieder neue Teile nach innen befördert werden —; näher liegt mir indessen die Annahme, daß in diesen Fällen eine krankhafte Anomalie vorlag.

Von den Kalkstatolithen hat der große in der linken Statocyste einen sehr eigentümlichen Bau. Er ist nämlich kein einheitlicher Sphärokrystall, sondern aus einer ungeheuren Zahl kleinster Kügelchen zusammengebacken. Man sieht das zunächst am Totalobjekt bei Betrachtung im Wasser (Taf. 8 Fig. 18). Der Statolith erscheint undurchsichtig, milchig, und wir sehen auf seiner Oberfläche zahlreiche kleine bis sehr kleine Sphärokrystalle liegen. Wir sehen ferner bei Aufstellung des Objekts in Canadabalsam (Fig. 19), daß nur die äußerste Zone durchsichtig wird; an sie schließt sich eine halbdurchsichtige mit vielen schwärzlichen Einschlüssen an, das Zentrum ist ganz undurchsichtig. Stellt man auf die halbdurchsichtige Zone mit starker Vergrößerung ein, so sieht man deutlich (Fig. 20), daß die soeben erwähnten Einschlüsse nichts anderes als (mit Flüssigkeit erfüllte?) Hohlräume sind, die offenbar von Kugelflächen begrenzt werden. So erkennt man, daß sich die an der Oberfläche sichtbaren kleinen Sphärokrystalle auch im Inneren des Statolithen vorfinden und unvollständig durch eine Kittsubstanz verbunden sind, welche eben diese Hohlräume frei läßt. An einem Medianschnitt durch den entkalkten Statolithen sieht man wiederum deutlich die einzelnen Kügelchen, welche den ganzen Stein durchsetzen (Fig. 21). Gleichzeitig kann man an diesem Bilde eine gewisse konzentrische Schichtung erkennen, wie sie auch sonst bei Statolithen allgemein verbreitet ist. Das Zentrum des abgebildeten Statolithen war augenscheinlich von einer organischen, keinerlei Struktur aufweisenden Masse erfüllt; ich möchte dieses Verhalten jedoch keineswegs als die Regel darstellen, da andere, die ich untersuchte, auch hier Kügelchen aufwiesen.

Was die chemische Zusammensetzung anlangt, so besteht der Statolith aus kohlen saurem Kalk. Bei Behandlung mit Säuren braust er auf, in eine Mischung von konzentrierter Kalilauge und konzentriertem Kaliumcarbonat hineingebracht, bildet er sehr schnell die charakteristischen, von BÜTSCHLI beschriebenen Doppelkrystalle.

Zusammenfassung der wichtigsten histologischen Ergebnisse.

Bei sämtlichen untersuchten Arten der Gattung *Pecten* ist die linke Statocyste stärker entwickelt, d. h. differenzierter gebaut, als die rechte.

Die linke besitzt einen großen kugligen Statolithen, ihr Sinnesepithel ist aus 3 Zellsorten, den großen Wimperzellen, den kleinen Wimperzellen sowie den Stützzellen, zusammengesetzt.

Die rechte Statocyste besitzt dagegen zahlreiche kleine Statolithen sowie nur 2 Zellsorten, Wimperzellen und Stützzellen.

Bei der Mehrzahl der europäischen Formen, z. B. *Jacobaeus*, *opercularis*, *inflexus* etc., münden beide Statocysten mit Hilfe eines langen Ausführungsganges nach außen. Dementsprechend bestehen die Statolithen aus von außen aufgenommenen Kieselsplittern.

Bei *P. varius* und den nächst verwandten Arten dagegen ist der Ausführungsgang blind geschlossen. Die Statolithen bestehen hier aus kohlensaurem Kalk.

Der Statocystennerv umgibt, in eine Anzahl einzelner Stränge unterteilt, den Ausführungsgang und läuft bis zum Eintritt in das Ganglion mit ihm zusammen.

Der Nerv mündet in einer bei den einzelnen Individuen verschiedenen Weise entweder in den lateralsten Teil des Pedalganglions oder in die Pecto-Cerebralcommissur oder in den mediansten Teil des Cerebralganglions.

Auf der Statocystenblase verzweigt er sich in eine Anzahl von Ästen, die in der linken Statocyste besonders zahlreich sind und sich sehr häufig gegenseitig überkreuzen.

Als Sinneszellen fungieren die großen Wimperzellen der linken sowie die Wimperzellen der rechten Statocyste.

Die Sinnesblase ist umgeben von einer hyalinen Bindegewebsschicht, der außen eine weitere von reticulärer Natur aufliegt.

II. Physiologie der *Pecten*-Statocyste.

Von der Physiologie der Statocysten von *Pecten* ist im wesentlichen nur das bekannt, was ich selbst in meiner ersten Arbeit (1911) über diesen Gegenstand berichtet habe. Ich bin indessen damals nicht weiter gekommen als bis zur Aufstellung einer Hypothese, die sich lediglich auf einige Beobachtungen an normalen Tiere stützten. Exstirpationsversuche, die allein beweisend wären, waren mir nicht gelungen. So blieb die ganze Frage in der Schwebe, und ich empfand es als eine Notwendigkeit, sie nochmals auf experimentellem Wege nachzuprüfen, wozu mir endlich ein längerer Aufenthalt in Neapel im Herbst 1913 die gewünschte Gelegenheit bot. Da es sich bei dieser neuen Untersuchung hauptsächlich um

den Versuch handelt, die vor 3 Jahren von mir aufgestellte Hypothese wirklich zu beweisen, müssen wir zunächst auf diese selbst möglichst ausführlich eingehen.

Als Ausgangspunkt für die physiologische Untersuchung diene mir seinerzeit die im 1. Teil der vorliegenden Arbeit besprochene morphologische Asymmetrie der beiden Statocysten. Sie schien mir mit Sicherheit darauf hinzuweisen, daß sich die beiden Statocysten auch in physiologischer Hinsicht verschieden verhalten müßten.

Zweitens hielt ich die Annahme für berechtigt, daß wie bei allen bisher studierten Wirbellosen so auch bei *Pecten* die Statocysten zur Regulierung der Bewegungen des Tieres dienten. Eine Untersuchung ihrer interessanten Schwimmbewegungen, die anfangs um ihrer selbst willen ohne Rücksicht auf die Erforschung der Statocysten unternommen wurde, brachte mich auf den richtigen Weg. Wir müssen uns daher in Folgendem zunächst den Mechanismus dieser Schwimmbewegungen und, soweit zum Verständnis desselben erforderlich, den gesamten Bau des Tieres ansehen. Ich habe hierüber in meiner ersten Mitteilung ausführlich berichtet, da dieselbe aber nur dem geringsten Teile meiner Leser bekannt sein dürfte, halte ich es für das richtigste, die betreffenden Seiten mit nur wenigen Veränderungen hier nochmals wörtlich abzudrucken.

Die *Pecten* besitzen allseitig freie, nirgends verwachsene Mantelränder. Sie sind sämtlich pleurothetisch, und zwar liegen sie stets auf der rechten Seite. Die Mehrzahl der Arten (z. B. *opercularis*, *inflexus*, *flexuosus*, *glaber*, *varius* etc.) befestigen sich mit Hilfe eines zum Teil ansehnlichen Byssus auf ihrer Unterlage, der Rest (z. B. *jacobaeus* und *maximus*) entbehrt dieses Anheftungsmittels und liegt dem Boden frei auf. Die erstgenannten sind gleichschalig, ihre Schalen sind flach schüsselförmig, die untere (rechte) zeigt einen Ausschnitt, durch welchen der Byssus hindurchtritt; der Fuß besitzt einen unpaaren Retractor, der an der linken Schale inseriert. Die unbefestigten Formen sind ungleichschalig, und zwar ist die linke, gewöhnlich nach oben gekehrte Schale fast eben, während die rechte, untere, der die linke gleichsam als Deckel dient, tief ausgehöhlt ist.

Sehr eigentümlich sind die Symmetrieverhältnisse der gleichschaligen *Pecten*-Arten.

Wie alle bilateralen Tiere besitzen sie zunächst eine Ebene, welche den Körper in 2 spiegelbildliche Hälften, eine linke und eine rechte, zerlegt; sie sei als primäre Symmetrieebene be-

zeichnet. Ferner sieht man bei Betrachtung des Tieres von einer der beiden Seiten (Fig. Ea), daß eine jede derselben in sich wiederum in 2 Hälften, eine vordere und hintere zerfällt, die einander

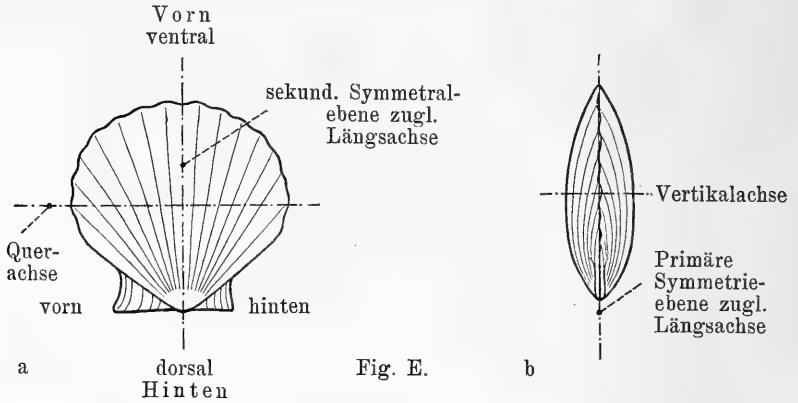


Fig. E.

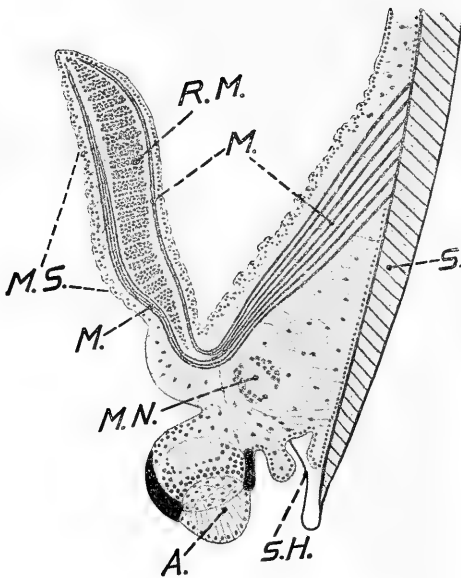


Fig. F.

Fig. E. Schema eines *Pecten*, a von der linken Seite, b von vorn betrachtet. Die klein gedruckten Bezeichnungen vorn, hinten, dorsal, ventral, beziehen sich auf den morphologischen Bau des Tieres, die groß gedruckten auf die Schwimmrichtung.

Fig. F. Querschnitt durch den Mantelrand von *Pecten varius*. A Auge. M Muskulatur des Mantelsaumes, R. M Ringmuskulatur desselben. M. N Mantelnerv. M. S Mantelsaum. S Schale. S. H Schalenhäutchen.

völlig gleich sind und daher durch eine zweite Symmetrieebene getrennt sind, die als sekundäre bezeichnet werden möge. Die beiden Symmetrieebenen stehen aufeinander senkrecht und schneiden sich in einer Achse, längs welcher, wie wir später sehen

werden, die Muschel beim Schwimmen sich bewegt. Diese Achse soll dementsprechend den Namen Längsachse führen. Parallel dem Schloßrande inmitten der primären Symmetrieebene zieht, die Längsachse senkrecht kreuzend, die Querachse. Schließlich kann man noch eine dritte Achse unterscheiden, die im Schnittpunkte der beiden erstgenannten auf der primären Symmetrieebene senkrecht steht, sie möge als Vertikalachse bezeichnet werden. Diese Ausdrücke werden wir später sehr häufig verwenden müssen.

Bezugnehmend auf die eigentümliche sogleich zu besprechende Bewegungsart der *Pecten* wollen wir ferner die morphologische Ventralseite als vorn, die Dorsalseite als hinten bezeichnen. Als Seiten wollen wir auffassen, was morphologisch vorn und hinten ist (s. Fig. E).

Allen Formen gemeinsam ist eine eigentümliche Häutduplicatur, die vom Mantelrande entspringt und frei nach innen vorragt. Sie ist im Querschnitt auf Fig. F zu sehen (*MS*), welche einen Schnitt durch den Mantelrand von *Pecten varius* darstellt. Wenn sie durch den Blutdruck geschwellt ist, so steht sie etwa senkrecht auf der Fläche des übrigen Mantels; durch die Kontraktion ihrer Muskeln (*M. Rm*), von denen besonders die Ringmuskulatur (*Rm*) durch ihre Mächtigkeit auffällt, wird sie schräg nach innen umgelegt. Ich werde diese Duplicatur im Folgenden kurz Mantelsaum (*MS*) nennen.

Die normale Schwimmbewegung.

Die *Pecten* bewegen sich schwimmend, wie schon seit langem bekannt ist. Da den Muscheln Ruderorgane irgendwelcher Art abgehen, versteht es sich von selbst, daß das Prinzip ihrer Schwimmbewegung der Rückstoß des Wassers ist, welches beim Zuklappen der Schale aus dem Mantelraum gepreßt wird. Während man aber erwarten sollte, daß das Wasser hierbei nach vorn entweicht und dementsprechend das Tier rückwärts schwimmt, tritt gerade das Umgekehrte ein: die Muschel schwimmt vorwärts, was seinerseits zur notwendigen Voraussetzung hat, daß das Wasser an irgendeiner Stelle nach hinten herausgepreßt wird. In der Tat gelang VLES¹⁾ und ANTHONY²⁾ der exakte Nachweis, daß das Wasser (etwa in der

1) VLES, FRED, Mécanisme de la nage du *Pecten*, in: CR. Acad. Sc. Paris, 1906.

2) R. ANTHONY, 1906, Contribution à l'étude du mode de vie et de la locomotion de *Pecten*, in: Bull. Mus. océanogr. Monaco.

Richtung der Pfeile W , Fig. G) durch zwei Spalten entweicht, die in der dem Schloß benachbarten Region zwischen den Schalen frei bleiben. Nach vorn dagegen kann es den Mantelraum nicht verlassen; dies verhindern die beiden Mantelsäume, die aufgerichtet sich gegenseitig berühren und den Mantelraum nach vorn und seitlich einigermaßen dicht abschließen. Mit diesem Bewegungsvorgang, welcher das Tier nach vorn führt (Richtung T , Fig. G), ist nun aber das Schwimmvermögen der *Pecten* noch keineswegs erschöpft. Es gibt noch drei weitere Bewegungsarten, die ich als die Fluchtbewegung, die Umkehrbewegung und die Drehbewegung unterscheiden will.

Die Fluchtbewegung hat den Zweck, das Tier aus der Nähe eines von vorn kommenden Feindes zu entfernen, und äußert

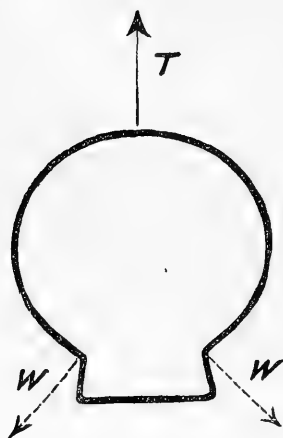


Fig. G.

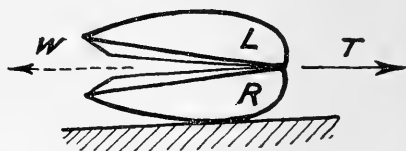


Fig. H.

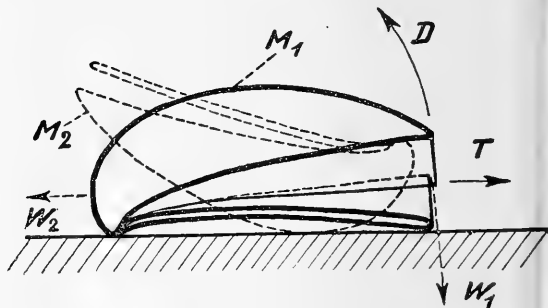


Fig. J.

Fig. G. Schwimmender *Pecten* von oben gesehen. Pfeil T gibt die Bewegungsrichtung der Tieres an, die Pfeile W bezeichnen die Richtung des ausströmenden Wassers.

Fig. H. Fluchtbewegung. Hier und bei den meisten der folgenden Figuren sind die linke und rechte Körperseite der Muschel mit L und R bezeichnet. T Bewegungsrichtung des Tieres. W Richtung des ausströmenden Wassers.

Fig. J. Umkehrbewegung. Die ausgezogene Kontur (M_1) zeigt die Muschel (*P. jacobaeus*) vor der Umkehrung, die gestrichelte (M_2) zeigt ihre Lage nach derselben. Pfeil D gibt die Richtung der Drehung an, durch welche die Umkehr erfolgt, T die Richtung der gleichzeitigen Vorwärtsbewegung, W_1 und W_2 diejenige des ausströmenden Wassers.

sich dementsprechend in einem nach hinten gerichteten Sprung. Sie tritt häufig ein, wenn man die Muschel vorn am Mantelrand etwa mit einer Nadel reizt. Am sichersten wird sie indessen ausgelöst, wenn sich ein großer *Asterias* oder eine Rauschnecke dem *Pecten* nähert. Sobald der Seestern mit den Füßchen seiner Armspitze die Tentakel der Muschel berührt, springt dieselbe in heftigem Satze nach hinten, soweit sie es nicht vorzieht, in gleicher Richtung (*T*, Fig. H) durch das ganze Aquarium zu schwimmen. Die Bewegungsrichtung ist hier also die umgekehrte wie im erstbesprochenen Falle.

Wie man sich durch direkte Beobachtung leicht überzeugen kann, liegt dies einfach daran, daß die Mantelsäume, die im ersten Falle den Mantelraum vorn dicht abschlossen, jetzt durch die Kontraktion ihrer Muskeln gänzlich oder nur an der Reizstelle nach innen umgelegt sind. Das Wasser kann nun in ausgiebiger Weise nach vorn (in der Richtung *W*, Fig. H) herausgespritzt werden, mit dem Erfolge, daß die Muschel selbst nach rückwärts schwimmt.

Die Umkehrbewegung. Wirft man eine Anzahl *Pecten* in ein Aquarium, so werden sie in verschiedener Weise untersinken und je nach der Art ihres Falles auf die rechte oder die linke Seite zu liegen kommen. Kehrt man nach einiger Zeit zum Aquarium zurück, so bemerkt man, daß nunmehr sämtliche Exemplare auf der rechten Seite liegen. Die anderen müssen sich also inzwischen umgedreht haben. Dies ist mit so großer Regelmäßigkeit zu beobachten, daß man diejenigen Individuen, die nach einigen Stunden noch auf der falschen Seite liegen, unbesehen fortwerfen kann, da sie sicherlich tot oder zum mindesten sehr wenig lebenskräftig sind. Leicht gelingt es, den Vorgang des Umkehrens direkt zu beobachten, besonders bei frisch gefangenen Exemplaren von *P. jacobaeus*. Man legt also ein solches Tier auf die flache (linke) Schalenseite ins Aquarium. Zunächst schließt es, durch die Berührung gestört, seine Schalen völlig, öffnet sie indessen recht bald wieder und streckt seine Tentakel ungewöhnlich weit vor, wie man es sonst nur bei Annäherung eines Feindes sieht. Die Muschel empfindet offenbar ihre falsche Lage als einen starken Reiz. Beide Mantelsäume erscheinen aufgerichtet. In dieser Stellung (*M*¹, Fig. J) verweilt die Muschel einige Zeit ohne irgendwelche Bewegung. Plötzlich jedoch sieht man, wie sie die Schalen noch viel weiter öffnet als vorher und gleich darauf mit einer rapiden Bewegung wieder schließt, wobei sie sich umdreht (Drehrichtung *D*, Fig. J) und auf die richtige Seite

zu liegen kommt (M_2). Soweit reicht die Beobachtung; viel mehr läßt sich an dem Vorgange, der sich im Bruchteil einer Sekunde abspielt, nicht erkennen. Glücklicherweise sind indessen die physikalischen Verhältnisse, welche der Umkehrbewegung zugrunde liegen, so einfach und klar, daß auch ohne direkte Beobachtung von Einzelheiten eine recht weitgehende Analyse dieses Phänomens möglich ist. Da es sich von selbst versteht, daß auch diese Bewegung wie die vorigen auf dem Rückstoß des Wassers basiert, welches beim Schließen der Schale aus dem Mantelraum gepreßt wird, so ergibt sich zunächst, daß der Wasserstrom die Schalen vorn verlassen und daß er senkrecht gegen die Unterlage gerichtet sein muß (W_1). Man tut fast ein übriges, wenn man sich von der Richtigkeit dieser Überlegung durch einen höchst einfachen Versuch überzeugt. Zu diesem Zwecke setzt man das Tier, wiederum die rechte Seite nach oben, auf eine niedrige Unterlage und läßt es mit dem Vorderrand der Schalen über diese Unterlage vorragen. Bei der Umkehrbewegung werden alsdann die Sand- und Schmutzpartikel, die den Boden des Aquariums bedecken, von der Stelle unterhalb des vorragenden Muschelrandes weithin fortgeschleudert, was die Existenz des postulierten Wasserstromes beweist. Ein derart gerichteter Wasserstrom hat nun aber seinerseits eine ganz bestimmte Stellung der uns wohlbekannten Mantelsäume zur notwendigen Voraussetzung. Er kann nämlich zweifellos nur dann zustande kommen, wenn der rechte, diesmal obere Saum über den linken vorragt, dessen Muskeln somit etwas stärker kontrahiert sein müssen, wodurch ein schmaler, nach unten offener Spalt entsteht, durch welchen das Wasser entweichen kann. Obgleich sich dieser Unterschied im Verhalten der beiden Mantelsäume der direkten Beobachtung entzieht, kann an seiner Existenz doch kein Zweifel sein, da es keine andere Möglichkeit gibt, die Umkehrbewegung physikalisch zu erklären. Die Bewegung ist indessen noch etwas komplizierter. Es kann nicht ganz vermieden werden, daß ein kleiner Teil des Wassers hinten entweicht (W_2), wie dies bei der normalen Schwimmbewegung der Fall war; hierdurch erfährt die Muschel während der Umkehrung gleichzeitig eine Bewegung nach vorn (T , Fig. J), was zur Folge hat, daß sie nach der Umkehrung fast genau an derselben Stelle liegt, die sie vorher einnahm. Ein höchst eigentümlicher Effekt!

Die normale Schwimmbewegung wurde vorhin in etwas vereinfachter Weise dargestellt und nur die Komponente betrachtet, welche das Tier nach vorn führt. Jetzt, wo wir die Umkehr-

bewegung kennen, ist es uns möglich, diese Bewegungsform gründlicher zu studieren. Die Muschel schwimmt nämlich nicht, wie vorhin angenommen wurde, nur nach vorn, sondern gleichzeitig nach oben. Nun sei bemerkt, daß die horizontale Lage der Gleichgewichtslage entspricht, welche der *Pecten* beim freien Fall im Wasser stets einnimmt. Schwimmt das Tier also, aus dieser Lage sich entfernend, schräg nach oben, so beweist dies die Existenz einer aufrichtenden Kraft (A , Fig. K), welche der niederziehenden Kraft (S)

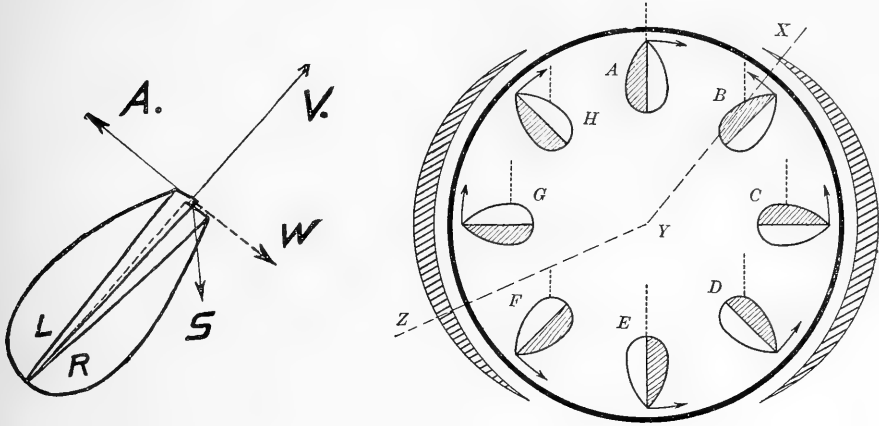


Fig. K.

Fig. L.

Fig. K. Normale Schwimmbewegung. A , V und S bezeichnen die 3 Komponenten, welche die Bewegungsrichtung des Tieres bestimmen. A aufrichtende Kraft, V vorwärtstreibende Kraft, S niederziehende Kraft, die aus der Schwerkraft und dem Widerstande des Wassers sich zusammensetzt.

Fig. L. Diagramm der Schwimmrichtungen eines in verschiedenen Stellungen an einem Faden aufgehängten *Pecten*. Linke Schale schraffiert. Die Pfeile geben die jeweilige Drehrichtung des Tieres an, welche in den Lagen $BC \dots$ bis F diejenige der normalen Schwimmbewegung ist (von rechts nach links), in G , H und A die der Umkehrbewegung (von links nach rechts). XY und ZY bezeichnen die etwaige Grenze der beiden Regionen, in denen diese verschiedenen Bewegungsarten herrschen.

entgegenwirkt, die sich zusammensetzt aus der Schwerkraft und dem Widerstande des Wassers. Eine solche Kraft kann in genauer Analogie mit der soeben studierten Umkehrbewegung wohl nur durch einen Wasserstrom (W) erzeugt werden, der vorn zwischen den Mantelsäumen die Schale verläßt und nach unten gerichtet ist. Auch bei der normalen Schwimmbewegung müssen wir also ein ungleiches Verhalten der beiden Mantelsäume annehmen, freilich im entgegengesetzten Sinne wie bei der Umkehrbewegung, derart nämlich, daß jetzt der rechte Mantelsaum mehr kontrahiert ist als der

linke. Somit ergibt sich die endgültige Bewegungsrichtung als die Resultante dreier Kräfte, die wir uns alle an einem Punkte angreifend denken können: der niederziehenden Kraft S , der aufrichtenden Kraft A und der vorwärts bewegenden V .

Die bei der Umkehrbewegung und der normalen Schwimmbewegung vollführte Steuerung geschieht um die horizontale Querachse, sie sei im folgenden als Vertikalsteuerung bezeichnet.

Bei der 3. Art der Bewegung, der Drehbewegung, müssen wir das Verhalten der Tiere in der Ruhelage und während des Schwimmens unterscheiden. Sie besteht in der Ruhelage einfach in einer Drehung um die Vertikalachse, ohne daß dabei eine Ortsveränderung eintritt, und kommt (nach BAUER¹⁾) dadurch zustande, daß sich auf der einen Seite der Mantelsäume ein Spalt bildet, aus welchem ein horizontaler Wasserstrom entweicht, während die andere Seite geschlossen bleibt. Beim Schwimmen liegt die Sache etwas komplizierter. Auch hier findet zwar ebenfalls eine Drehung des Tieres um eine vertikale Achse statt, da aber die Muschel während der Bewegung nicht horizontal liegt, wie in der Ruhe, sondern steil aufgerichtet schwimmt (s. Fig. L, S. 325, Lage XY), so hat die Drehachse und folglich auch der ausgespritzte Wasserstrahl eine andere Orientierung zum Tierkörper. Die Bewegung kann aufgefaßt werden als eine gleichzeitige Drehung um die Querachse und die Vertikalachse, wir wollen sie kurz als Seitensteuerung bezeichnen. Die Drehbewegung steht, wie BAUER zeigte, im Dienste der Orientierung zum Lichte. Im übrigen beobachtete sie dieser Forscher nur in der Ruhelage, ich konnte mich indessen in Übereinstimmung mit VLES recht oft davon überzeugen, daß sie genau so gut während des Schwimmens eintritt.

Beobachtungen an Tieren, welche an einem Faden frei im Wasser aufgehängt wurden.

Die bisher geschilderten Bewegungen geben keinerlei Anhalt, wie die Asymmetrie der Statocysten bei *Pecten* etwa aufzufassen wäre. Einen solchen gewinnen wir erst, wenn wir dazu übergehen, die Bewegungen eines frei im Wasser schwebenden Tieres zu studieren. Genau genommen ist dies allerdings nicht möglich; man kann aber die Muschel leicht in eine Lage versetzen, welche dem

1) BAUER, V., Zur Kenntnis der Lebensweise von *Pecten jacobaeus* L., in: Zool. Jahrb., Vol. 33, Physiol., 1912.

freien Schweben sehr nahe kommt, indem man sie mit Hilfe eines Stückchens Klebwachs an einem Zwirnsfaden aufhängt, wobei sie durch die Wahl des Aufhängepunktes in jede beliebige Lage gebracht werden kann. Ich verwendete für diese Versuche fast ausschließlich *P. opercularis*, und zwar aus einem ganz äußerlichen Grunde. Das Wachs läßt sich nämlich an der rauhen Schale dieser Form sehr leicht befestigen, während dies bei den glatten Schalen der beiden in Neapel ebenfalls sehr häufigen *P. inflexus* und *flexuosus* meist nicht gelingt.

Die obenstehende Fig. L (S. 325) zeigt die Art und Weise, in der die Muscheln auf die verschiedenen Lagen reagieren, in denen man sie aufgehängt hat (die punktierte Linie ist jeweils der Aufhängefaden) Das Diagramm berücksichtigt nur die jeweilige Drehbewegung der Tiere (Richtung des Pfeiles), nicht aber die Vorwärtsbewegung, die in den meisten Fällen mit ihr verknüpft ist. Aus der Zeichnung ergibt sich nun ganz unmittelbar folgendes. Von jeder beliebigen Anfangsstellung aus dreht sich die Muschel so lange, bis sie sich in die Lage *X Y* einstellt, welche sich also als die bevorzugte Schwimmlage erweist; und zwar erreicht die Muschel dies von den Stellungen *B, C, D, E, F* aus durch eine Drehung von rechts nach links, die derjenigen gleich gerichtet ist, welche wir auch bei den normalen Schwimmbewegungen vom Boden aus beobachtet haben, während von den Lagen *A, H, G* aus der Sinn der Drehung (von links nach rechts) derjenige der Umkehrbewegung ist.

Nun sind die Lagen *A* und *E*, morphologisch betrachtet, Symmetrielagen zur Schwerkraft, d. h. die primäre Symmetrieebene, welche zwischen den Schalen hindurchgeht und den Muschelkörper in zwei spiegelbildliche Hälften, eine rechte und eine linke, teilt, verläuft bei ihnen senkrecht. Es liegt also hier der eigentümliche Fall vor, daß eine zur Schwerkraft symmetrische Lage eine asymmetrische Bewegung auslöst.

Auf dieser Tatsache beruht nun die Hypothese, die ich von der Funktion der Statocysten von *Pecten* seinerzeit aufzustellen versuchte.

Wir wissen, daß bei allen sonstigen bilateral gebauten Tieren, deren Statocysten als Gleichgewichtsorgane dienen, z. B. bei Krebsen, Heteropoden usw., die Sachlage stets die ist, daß das Tier aus einer jeden zur Schwerkraft asymmetrischen Lage, in die man es passiv versetzt, durch reflektorische, im wesentlichen durch die Statocysten beherrschte Reflexe in die Symmetrielage zurückkehrt; es tritt also bei ihnen gerade das Umgekehrte ein wie bei *Pecten*.

Wir wissen ferner, daß z. B. bei den Heteropoden die beiden Statocysten stets gegeneinander arbeiten, auch in der zur Schwerkraft symmetrischen Lage, die das Tier normalerweise beim Schwimmen einnimmt. D. h. die eine Statocyste sucht die Schneckle links herum zu drehen, die andere, mit genau der gleichen Kraft, rechts herum; da die beiden Kräfte sich in der Normallage aufheben, tritt keine Drehung ein (s. Fig. M). Sobald man aber eine Statocyste operativ entfernt, geschieht jetzt genau das gleiche, was wir bei *Pecten* beobachten, aber wohlgemerkt bei einem normalen unoperierten *Pecten*: die Schneckle führt eine asymmetrische Drehbewegung aus, welche sie aus der zur Schwerkraft symmetrischen Anfangslage entfernt.

Diese auffallende Übereinstimmung der einseitig operierten *Pterotrachea* mit dem im Besitz asymmetrischer Statocysten befind-

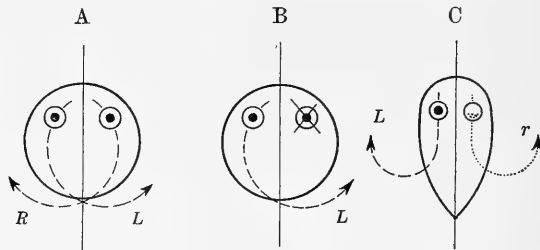


Fig. M.

Schematische Querschnitte. A durch eine normale *Pterotrachea*, B eine rechtsseitig operierte, C durch normale *Pecten*; die Tiere sind von hinten gesehen. R (r) bzw. L Drehrichtung, welche die rechte bzw. linke Statocyste hervorruft.

lichen *Pecten* legt nun den Gedanken äußerst nahe, daß die natürliche Asymmetrie bei *Pecten* denselben Effekt hat wie die künstliche einseitige Operation bei *Pterotrachea*, daß also gleichsam bei *Pecten* die Natur einen Exstirpationsversuch gemacht hat, den wir bei *Pterotrachea* im Laboratorium vornehmen. Hieraus ergibt sich dann unmittelbar, daß höchstwahrscheinlich die Steuerbewegung dieser Muschel ein Werk der Statocysten ist und diese Organe also auch bei *Pecten* als Gleichgewichtsorgane anzusprechen sind. Bei der rechtsseitig operierten *Pterotrachea* wird die Drehbewegung hervorgerufen durch die Kraft L, die von der linken Statocyste ausgeht, beim normalen *Pecten* durch die Differenz $d = L - r$. Das ist im wesentlichen der Gedankengang meiner vor 3 Jahren aufgestellten Hypothese, er erscheint mir auch heute noch einigermaßen zwingend, und ich glaube es zurückweisen zu müssen, wenn BAUER es so darstellt, als ob der-

selbe lediglich ein Produkt meiner Phantasie sei und gänzlich „der sicheren Stütze entbehre“. Andererseits ist durchaus zuzugeben, daß ein wirklicher Beweis nur durch die operative Ausschaltung einer oder beider Statocysten erbracht werden kann, wie er im folgenden versucht werden wird. Ich möchte an dieser Stelle einige Kritiken kurz besprechen, die inzwischen an meinen Ausführungen geübt worden sind. BAUER ist mit der Erklärung, die ich von der Umdrehbewegung sowohl als auch der normalen Schwimmbewegung gegeben habe, nicht ganz einverstanden. Er schreibt p. 130:

„Zur Erklärung der Aufwärtsbewegung möchte ich eine einfache physikalische Überlegung anführen. Wenn die Muschel horizontal liegt, ist die untere Schale durch das Gewicht der inneren Organe, besonders des Fußes belastet. Beim Zuklappen wird sie daher eine größere Trägheit besitzen. Außerdem muß sie sich dabei gegen ihr eigenes Gewicht nach oben bewegen. Die obere Schale aber ist nicht belastet, und ihre Abwärtsbewegung beim Zuklappen erfährt durch ihre Schwere eine Beschleunigung. Das Zuklappen wird also in der in fig. A [der BAUER'schen Arbeit] dargestellten Weise erfolgen; die obere Schale führt eine größere Excursion aus, der freie Schalenrand schlägt das Wasser stärker nach unten und erteilt dadurch dem System eine Rückstoßkomponente nach oben.“

Ich möchte der Widerlegung dieser nichts weniger als physikalischen Gedankenfolge nicht allzuviel Worte opfern, ihre Haltlosigkeit ist zu durchsichtig. Es sei nur gesagt, daß nach BAUER die beim Umkehrreflex wirksame Kraft offenbar die Schwerkraft ist und daher auch das folgende Experiment glücken müßte: eine eiserne Platte, die um eine horizontale Achse drehbar am Boden einer Wasserbehälters befestigt ist, während das andere Ende hochgehalten wird, wird plötzlich losgelassen. Sie stürzt hinab, aber die Rückstoßkomponente des abwärts gedrückten Wassers wirft sie wieder empor!!

Weiterhin ergibt sich die Unrichtigkeit der BAUER'schen Anschauung aus dem sehr eigentümlichen Verhalten von *P. varius*, das bisher sämtlichen Autoren, auch mir selbst bei meiner ersten Untersuchung, entgangen war. Diese Form (s. Textfig. N) besitzt eine ziemlich langgestreckte Schale bei geringer Breite. Dementsprechend findet der Umdrehreflex nicht wie bei den anderen Arten um die Querachse, sondern um die Längsachse statt, wozu offenbar ein erheblich geringerer Kräfteaufwand erforderlich ist.

Beim Schwimmen dagegen, z. B. wenn das Tier sich nicht

spontan umdreht, um dann an Ort und Stelle liegen zu bleiben, sondern wenn es, auf der falschen Seite liegend, durch einen Seestern gereizt wird, dreht sich die Muschel wie alle anderen Arten um die Querachse um. Es gibt also hier als Antwort auf ein und dieselbe Lage zwei verschiedene statische Reflexe, je nachdem das Tier in Ruhe ist oder schwimmen will!

Es ist dies natürlich nur dadurch erklärbar, daß in beiden Fällen die Mantelsäume sich verschieden verhalten, so daß der Wasserstrahl einmal vorn, das andere Mal seitlich austritt. Die BAUER'sche Ansicht versagt hier vollständig.

Im übrigen läßt sich experimentell sehr einfach nachweisen, daß es für die Drehrichtung ganz gleichgültig ist, welche von beiden

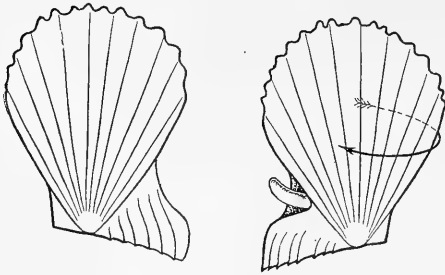


Fig. N.

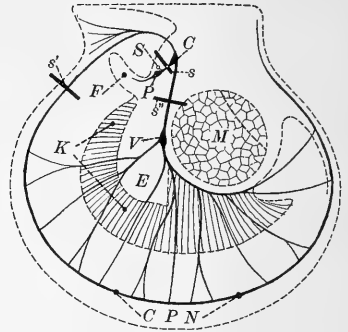


Fig. O.

Fig. N. *P. varius*. Umdrehbewegung im Ruhezustand; A vor, B nach derselben.

Fig. O. Nervensystem von *P. inflexus*, von der linken Seite gesehen. C Cerebral-, P Pedal-, V Visceralganglion. CPN Circumpallialnerv. S Statocyste. s, s', s'' 3 verschiedene Operationsschnitte (Näheres s. im Text). E Eingeweidesack. K Kieme. F Fuß. M Schließmuskel.

Schalen die hauptsächlichste Bewegung ausführt. Man braucht die Muschel nur horizontal (Lage C oder G Fig. L) an einem Faden im Wasser aufzuhängen, statt sie auf den Boden des Aquariums zu legen. Jetzt vermag sich bei der Kontraktion des Schließmuskels nur die untere Schale zu bewegen, da die obere durch den Faden in ihrer Lage festgehalten wird, trotzdem erfolgt die Drehung genau im selben Sinne wie vom Boden aus. Solche Versuche hatte ich bereits in meiner ersten Mitteilung veröffentlicht (s. Fig. L Lage C und G), BAUER hätte sich daher sehr leicht von der Unrichtigkeit seiner Anschauungen überzeugen können.

Auf einige andere Punkte der BAUER'schen Arbeit werden wir später nochmals ausführlich zurückkommen müssen. Hier sei nur noch mit wenigen Worten der Kritik gedacht, die MANGOLD, der Verfasser des Abschnitts über statische und Gehörorgane in WINTERSTEIN'S Handbuch der Physiologie, an meinen Ausführungen geübt hat. Es erscheint ihm nicht verständlich, warum „die beiden in fig. 7 [= L meiner jetzigen Mitteilung] schematisch dargestellten Lagen (*A* u. *E*) zur Schwerkraft symmetrisch sein sollen, sobald auch die Asymmetrie und die dadurch bedingte Gewichtsverschiedenheit der beiden Schalenhälften und ihres Inhaltes bei *Pecten* berücksichtigt werden“. Dem Verfasser ist es entgangen, daß meine Versuche sich auf *P. opercularis* bezogen, der, wie ich ausdrücklich hervorgehoben hatte (vgl. S. 304 u. 313), äußerlich durchaus symmetrisch ist.

Die neuen Untersuchungen.

Die hier gegebene kurze Darstellung alles dessen, was wir zurzeit von der Funktion der Statocysten von *Pecten* wissen, wird, wie ich hoffe, den Leser zu der Überzeugung gebracht haben, daß die von mir seinerzeit hierüber entwickelte Hypothese sehr wohl das Richtige treffen könnte. Wir wollen daher in Folgendem gerade auf das Ziel lossteuern und zusehen, ob nach Ausschaltung der Statocysten die *Pecten* noch weiterhin ihre charakteristischen Steuerbewegungen auszuführen vermögen oder nicht.

Die operative Entfernung der Statocysten war mir bei meiner ersten Arbeit nicht gelungen, doch habe ich mich inzwischen davon überzeugt, daß dieser Mißerfolg nicht an den technischen Schwierigkeiten lag, sondern lediglich daran, daß ich die Operation in einer ganz bestimmten unmöglichen Weise ausführen wollte, nämlich durch direkte Herausnahme der Statocysten, ohne irgend einen anderen Teil des Nervensystems zu verletzen. Das ist wegen der großen Nähe der Pedalganglien und der Podo-Cerebralcommissuren in der Tat so gut wie unmöglich. Es gibt aber noch eine andere Operationsmethode, die leicht ausführbar ist und die ich im Herbst 1913 mit gutem Erfolge angewandt habe. Da wir wissen, daß der Nervus staticus der Cerebral-Pedalcommissur einigermaßen parallel zum Cerebralganglion zieht (s. Textfig. A, S. 303), so sind wir imstande, durch einen Schnitt, der zwischen dem Cerebral- und dem Pedalganglion hindurchgeht, den Statocystennerven mit einiger Sicherheit zu zerschneiden. Die hiermit notwendig verbundene Abtrennung des Pedalganglions vom Cerebralganglion ist ohne störende Folgen, da

das erstere lediglich die Bewegungen des Fußes beherrscht, auf die hier zu studierenden Schwimmbewegungen aber ohne jeden Einfluß ist. Zur Ausführung der Operation wird der Muschel zunächst mit Hilfe einer Dreikantfeile auf der zu operierenden Seite ein kleines, etwa dreieckiges Stück aus der ventralen Partie der Schale geschnitten und die darunter liegende Partie des Mantels entfernt, so daß der Körper von der Basis des Fußes bis zum Munde frei zu liegen kommt. Hierauf wird nötigenfalls noch ein Teil der Mundsegel entfernt sowie die krausenförmigen Anhänge, die vor dem Munde stehen. Jetzt sieht man mehr oder weniger deutlich, je nach dem Ernährungszustand des betreffenden Individuums, das Pedalganglion sowohl als auch die zugewandte Seite des Cerebralganglions unter der Haut durchschimmern, so dass man den Schnitt wagen kann. Die Ganglien heben sich mit ihrer hellgelblichen Farbe von der dunkleren Leber ab, in die sie eingebettet sind. Ganz leicht ist die Operation nicht, da die Ganglien keineswegs immer sehr deutlich zu sehen sind, sie ist aber nach einiger Übung auch bei solchen Tieren ausführbar und von mir häufig ausgeführt worden, die nur die Größe eines Zehnpfennigstückes besitzen. Ist sie gelungen, so wird das in die Schale gefeilte Loch sorgfältig mit Klebwachs oder Paraffin von niederem Schmelzpunkt (40°) zugeklebt und das Tier ins Aquarium zurückgesetzt. Wie vor 3 Jahren habe ich mich auch diesmal fast ausschließlich mit *P. opercularis* beschäftigt, und zwar aus zwei Gründen. Erstens erwies sich diese Art als bedeutend widerstandsfähiger als alle anderen, und zweitens haftet das Paraffin an ihrer rauhen Schale weit besser als an den Schalen der übrigen Formen. Äußerst lästig und zeitraubend ist der Umstand, daß der Erfolg einer jeden Operation mit Mikrotom und Mikroskop nachgeprüft werden muß.

Um diesem Übelstande zu entgehen, versuchte ich die Statocysten noch auf zwei andere Weisen auszuschalten, d. h. von ihren voraussichtlichen Erfolgsorganen, den Mantelsäumen, abzutrennen. Wenn man das gesamte Nervensystem eines *Pecten* ins Auge faßt (Textfig. O, S. 330), so ist leicht einzusehen, daß der Circumpallialnerv, der eigentlich den Wert eines Ganglions hat und von dem aus die Mantelsäume innerviert werden, auf zwei Wegen mit den Statocysten, alias den Cerebralganglien, zusammenhängt: erstens durch die Cerebro-Visceralcommissuren und zweitens direkt. Es muß also gelingen, entweder durch Schnitt *s'* oder durch *s''* die Statocysten auszuschalten und die von ihnen aus wahrscheinlich regulierten Steuer-

bewegungen, welche die Muschel mit Hilfe der Mantelsäume ausführt, zu verhindern. Beide Operationen würden an sich vor der oben beschriebenen direkten Abtrennung der Statocysten vom Cerebralganglion durch Schnitt *s* den großen Vorteil voraus haben, daß sie mit absoluter Sicherheit auszuführen sind und die mühsame Kontrolle mit Mikrotom und Mikroskop fortfielen; ich bin indessen mit ihnen nicht zum Ziele gelangt. Der Schnitt *s'* hat auf die Schwimmbewegungen überhaupt keinen Einfluß: 4 Exemplaren von *P. opercularis* wurde der Circumpallialnerv in der Weise durchgeschnitten, daß zunächst von der ventralen Einbuchtung der Schale aus ein Spalt in dieselbe gefeilt wird. Sodann wird mit einem sehr feinen Hakenmesser am inneren Ende des Spaltes der Mantel durchstoßen und das Messer bis zum äußeren Spaltende durchgezogen, wodurch der gesamte Mantelrand mit Sicherheit zerschnitten wird.

Es ergab sich, daß bereits nach einer Stunde 2 Exemplare am Faden hängend von jeder Lage aus genau so geschickt schwammen wie normale Tiere, die beiden anderen konnten es am nächsten Morgen. Im Falle also die Schwimmbewegungen der *Pecten* wirklich von den Statocysten aus reguliert werden, müssen die betreffenden Leitungsbahnen durch die Cerebro-Visceralcommissur hindurchgehen.

Durchschneidet man aber diese letzteren (Schnitt *s''*), was an sich leicht gelingt, so tritt nach meinen Erfahrungen stets eine derartige Störung der gesamten Lebenserscheinungen ein, daß die Tiere überhaupt zu keiner Reaktion mehr zu bringen sind, auch sterben sie alle nach wenigen Tagen. — BAUER hat wenigstens in einem Falle mit dieser Operation mehr Glück gehabt. — Ich habe daher auch diese Operationsmethode nach kurzer Zeit wieder verlassen und mich fortan allein der ersterwähnten direkten Abtrennung der Statocysten vom Cerebralganglion bedient.

Bevor wir uns den Ergebnissen dieser Versuche selbst zuwenden, sei noch einiges darüber mitgeteilt, wie man die *Pecten*, normale wie operierte, zum Schwimmen zwingen kann. Es gelingt dies leicht durch Reizung mit einem Seestern (*Asterias glacialis*). Sobald man die Armspitze eines solchen der Muschel nähert, streckt diese ihre Tentakel möglichst weit dem Feinde entgegen und schwimmt, sobald sie ihn mit Hilfe ihres chemischen Sinnes erkannt hat, davon. Ich erwähne diesen schon längst bekannten Fluchtreflex, der in letzter Zeit etwa gleichzeitig durch v. UEXKÜLL und BAUER eine genauere Analyse erfahren hat, hier nur, weil die Rei-

zung mit dem Seestern zur Erforschung der Bewegungen der *Pecten*-meiner Ansicht nach unerlässlich ist. Wendet man diese Methode nicht an, so kann man zu ganz falschen Schlüssen gelangen. Es kommt nämlich sehr häufig vor, daß die Muschel nach der Operation in jeder ihr auferzwungenen Lage stunden- und tagelang verharret. Hieraus darf man nun aber keineswegs schließen, wie es neuerdings BAUER getan hat, daß das Tier die richtige Steuerbewegung nicht ausführen kann, sondern nur, daß infolge der Operation die Reizbarkeit desselben soweit gesunken ist, daß eine Reaktion auf die anormale Lage überhaupt nicht eintritt. Man muß vielmehr, um Klarheit zu gewinnen, die Muschel zum Fortschwimmen zwingen und aus der alsdann eingeschlagenen Richtung ersehen, ob der Steuermechanismus intakt ist oder nicht.

Die Abhängigkeit der Vertikalsteuerung von den Statocysten.

Wir wollen uns nun im Folgenden an die gleiche Versuchsordnung halten, die ich vor 3 Jahren zur Erforschung der Steuerbewegungen des normalen Tieres angewandt hatte (s. Fig. L), und die Bewegungen feststellen, welche die operierte Muschel, am Faden aufgehängt, von den Stellungen *A*, *C*, *E* und *G* aus vollführt.

Die Frage nach der Abhängigkeit des Umkehrreflexes (Lage *G*) von der Existenz der Statocysten wurde bereits von V. BAUER¹⁾ gestellt und beantwortet. Die Abtrennung der Mantelsäume von den Statocysten erreichte er durch Zerschneidung der Cerebro-Visceralcommissur, die ihm bei *P. jacobaeus* in einem Falle ohne Schädigung des Tieres gelang. Wir haben bereits gesehen, daß in der Tat in diesen Commissuren die Nerven des Reflexbogens verlaufen müssen, die von den Statocysten zu den Mantelsäumen ziehen, da die Zerschneidung der direkten Verbindung zwischen Cerebralganglion und Circumpallialnerv ohne Einfluß auf die Steuerbewegungen ist. BAUER hat also ganz richtig operiert, eigentümlich ist nur, daß er ganz offenbar selbst nicht gewußt hat, was er mit seiner Operation erreichte. Er wollte mit ihr „den Reflexbogen von den Statocysten zum Schließmuskel“ unterbrechen. Das hätte aber an sich doch gar keinen Sinn. Wer hat denn jemals behauptet, daß die Statocysten irgendwie den Schließmuskel beeinflussen? Die einzige Hypothese, die zurzeit über die Funktion der *Pecten*-Statocyste vor-

1) BAUER, s. S. 326.

liegt, ist die meinige. Sie behauptet die Einwirkung der Statocyste auf die Stellung der Mantelsäume, und da BAUER, wie es scheint, im Ganzen diese Hypothese nicht für falsch hält, wenigstens keine andere an ihre Stelle gesetzt hat, mußte er die operative Abtrennung dieser beiden Organe voneinander anstreben. Daß er dieses von ihm selbst ungewollte Ziel erreichte, war der reine Zufall. BAUER müßte denn gerade der Ansicht sein, daß die Statocysten zur Auslösung der Bewegung dienen, die auf eine falsche Lage hin eintritt; unter dieser Annahme wäre seine Operationsmethode richtig. Das ist aber bei keiner Tierart bisher bewiesen, sie dienen vielmehr zur Steuerung, wenn die Bewegung einmal eingetreten ist.

BAUER arbeitete mit *P. jacobaeus*, und es gelang ihm nun, wenigstens bei einem Exemplar, den Umkehrreflex auch nach der Durchschneidung beider Cerebro-Visceralcommissuren zu erhalten. Ich mußte diesen äußerst wichtigen Versuch natürlich wiederholen und bediente mich dabei, wie schon erwähnt, der direkten Abtrennung der Statocysten von den Cerebralganglien. Als Objekte dienten *jacobaeus*, *flexuosus* und *opercularis*. Der Erfolg war — bei Reizung mit dem Seestern — genau der gleiche wie bei dem BAUER'schen Experiment. Damit ist also wohl einwandfrei bewiesen, daß der Umkehrreflex auch ohne die Anwesenheit der Statocysten möglich ist.

BAUER hat nun durch eine Reihe anderer Experimente zu zeigen versucht, daß bei solchen statocystenlosen Tieren die Augen vikariierend für diese Organe eintreten und eine Rolle beim Umkehrreflex spielen. Er nahm hierzu frische, unoperierte Muscheln, legte sie auf die linke Seite und beobachtete nun 1. daß bei Verdunklung der Umkehrreflex zuweilen, aber nicht immer ausbleibt, bei Wiederbeleuchtung aber von neuem auftritt, 2. daß durch Verstärkung der von oben kommenden Beleuchtung die Reflexzeit deutlich abgekürzt wird und 3. daß bei Lichteinfall von unten der Reflex häufig ausbleibt.

Aus diesen, an sich sehr interessanten Versuchen schließt er nun folgendes: „Bei Erhaltung der Körperlage durch den Umkehrreflex spielen neben den Statocysten die Augen eine Rolle. Normalerweise wirken anscheinend beide Sinnesorgane zusammen, können aber unter Umständen auch vikariierend für einander eintreten.“

Ich halte diesen Schluß nicht für berechtigt. Daß die Muschel bei einem Teil der BAUER'schen Versuche, z. B. bei Unterbeleuch-

tung, nicht umklappt, sondern ganz einfach auf der falschen Seite liegen bleibt, beweist doch nur, daß das von oben kommende Licht zu denjenigen Faktoren gehört, durch welche die Muschel für gewöhnlich, wenn man sie auf die linke Seite legt, ihre falsche Lage recipiert. Das gibt BAUER auch zu, denn er schreibt wörtlich p. 148: „Alle Versuche zusammengenommen scheinen mir dafür zu sprechen, daß die Augen an der den Umkehrreflex auslösenden Erregung mitbeteiligt sind.“ Mit welchem Recht vergleicht er aber dann die Augen und Statocysten und spricht von einem Vikariieren beider? Ob die Statocysten an der Auslösung der Umkehrbewegung mit beteiligt sind, ist einigermaßen ungewiß, ihre spezifische Aufgabe ist überall die Steuerung während der Bewegung, die, wie wir vermuten, bei *Pecten* in der Beeinflussung der Stellung der beiden Mantelsäume besteht. Nur wenn auch an dieser Steuerung nachweisbar die Augen Teil haben, könnte man die Tätigkeit beider Sinnesorgane vergleichen. Wie es damit steht, hat BAUER gar nicht untersucht; es läßt sich dies nur in der Weise erforschen, daß man ein statocystenloses Tier von unten belichtet und es nun durch Näherbringen eines Seesternes zum Klappen zwingt. Derartige Versuche habe ich in großer Zahl angestellt und dabei stets gefunden, daß auch jetzt noch der Umkehrreflex in der gewöhnlichen Weise vonstatten geht. Man könnte daran denken, daß die Berührung der linksseitigen Tentakel mit dem Boden irgend eine Wirkung hat. Der Reflex gelingt aber unter den oben genannten Bedingungen auch dann, wenn man die Muschel an einem Faden verkehrt im Wasser aufhängt, so daß alle Berührungspunkte wegfallen.

Aus diesen Experimenten folgt zunächst mit Sicherheit, daß der Umkehrreflex, alias die Vertikalsteuerung, durch irgendeinen bisher nicht näher bekannten Faktor (x) bedingt ist. Ob neben ihm auch noch die Statocysten und Augen eine Rolle spielen, läßt sich vorerst nicht entscheiden, da ihre eventuelle Wirkung eben durch diesen Faktor verdeckt wird. Zu genau dem gleichen negativen Ergebnis gelangen wir auch bei Betrachtung der Stellung C , der gewöhnlichen Ruhelage des Tieres. Gleichgültig, ob sie auf dem Boden liegt oder an einem Faden im Wasser aufgehängt ist, stets findet die statocystenlose und von unten beleuchtete Muschel so gut wie die normale ihren Weg von C aus nach oben, indem sie sich in der charakteristischen Weise um ihre horizontale Querachse von rechts nach links um einen Winkel von $45-60^\circ$ dreht, bis sie die normale Schwimmlage xy erreicht. Auch hier ist also wiederum der vorerst

rätselhafte Faktor x nachweisbar, der den Einfluß von Statocysten und Augen auf die Vertikalsteuerung, falls ein solcher vorhanden ist, verdeckt.

Es kann nicht geleugnet werden, daß das Ergebnis dieser Versuche sehr gegen die von mir aufgestellte Hypothese zu sprechen scheint, denn ebenso nahe wie die Annahme, daß bei der Vertikalsteuerung die Statocystenwirkung durch den Faktor x verdeckt sei, liegt die andere, daß die Statocysten von *Pecten* mit der Vertikalsteuerung überhaupt nichts zu tun habe. In der Tat habe ich unter dem Eindruck dieser Experimente lange Zeit geglaubt, daß meine ganze Hypothese völlig falsch sei, und lediglich der Umstand, daß ich in meinen oben besprochenen theoretischen Erörterungen einen Fehler nicht zu finden vermochte, hielt in mir die Hoffnung wach, daß möglicherweise die Bewegungen der Muschel von den Stellungen A und E (Fig. L) aus ein günstigeres Ergebnis haben könnten.

Dies war nun auch, wie die folgenden Zeilen lehren werden, tatsächlich der Fall. Hauptsächlich die Lage E wurde studiert. Was die Technik dieser Experimente anlangt, so ist auch hier auf den möglichen Einfluß des Lichtes die weitgehendste Rücksicht zu nehmen.

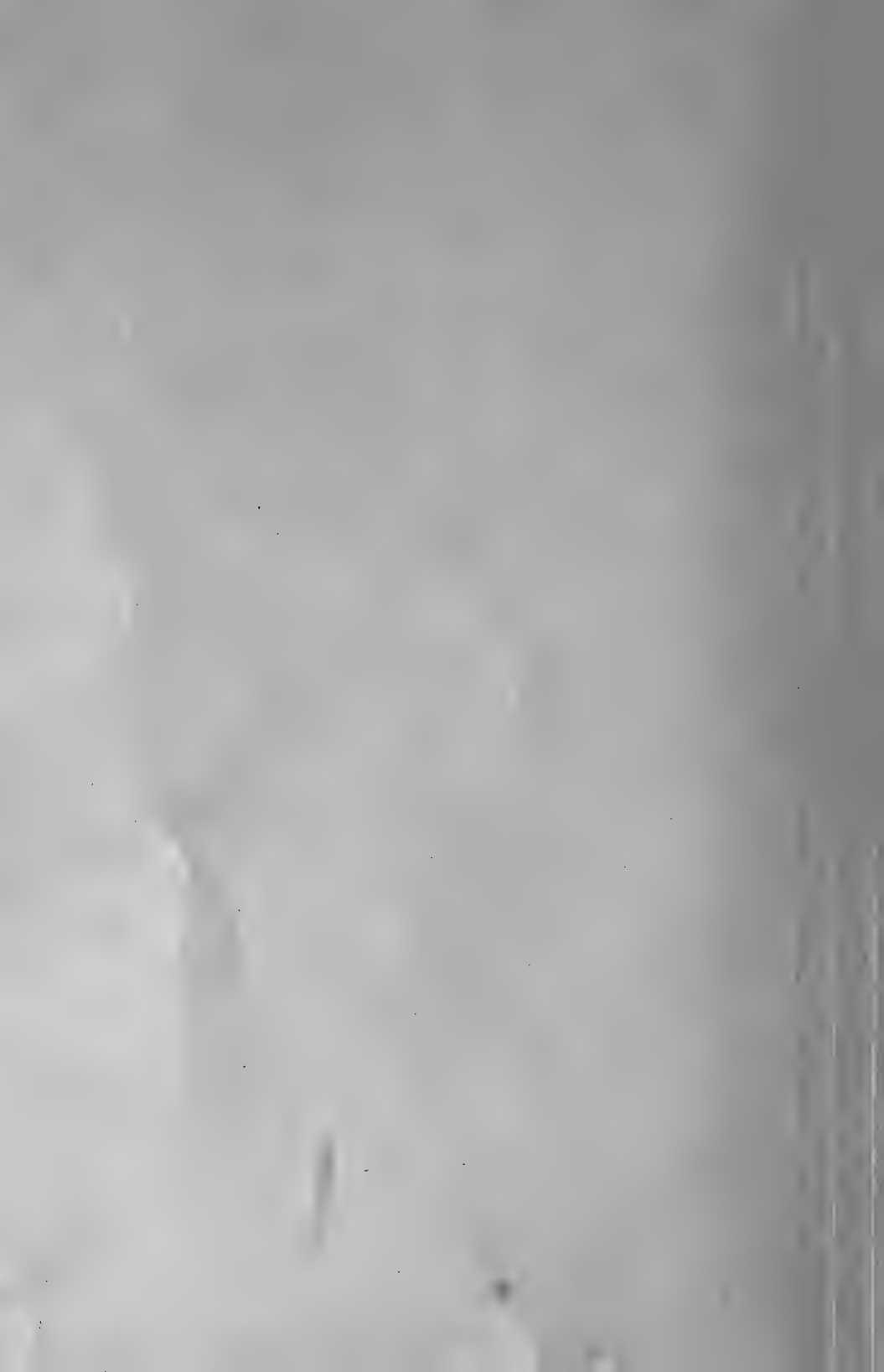
Wir wissen, daß die Muschel von der Stellung E aus eine Drehung von ca 135° — 160° nach der linken Seite hin vollführt und darauf schräg nach oben davon schwimmt (Fig. L). Diese Bewegung könnte, von der vermuteten Wirkung der Statocyste abgesehen, auch dadurch bedingt sein, daß *Pecten* nebenbei vielleicht durch das Licht orientiert wird, das von oben einfällt. Es würde alsdann die Exstirpation der Statocysten keinen wesentlichen Erfolg haben, da die gleichsinnige Wirkung des Lichtes fortbestände.

Um dies auf alle Fälle auszuschließen, muß man auch während dieses Versuches die Muschel von unten beleuchten. Jetzt haben die Augen und Statocysten, falls sie überhaupt die Steuerbewegungen beeinflussen, entgegengesetzte Wirkung; indem die ersteren ein Schwimmen auf das Licht zu, d. h. nach unten, zu erreichen suchen, während letztere die Aufwärtsbewegungen veranlassen. Das normale Tier findet auch bei kräftiger Unterbeleuchtung von Stellung E aus seinem Weg nach oben.

Im übrigen wurde in folgender Weise verfahren. Es wurden zwei Versuchsreihen ausgeführt 1. mit linksseitig, 2. mit rechtsseitig operierten Tieren. Sämtliche Exemplare wurden stets vorher daraufhin

Tier No.	Datum der einzelnen Versuche	Datum des Operationstages	Reaktionen des Tieres bei den einzelnen Versuchen	Sektionsbefund mit Hilfe von Mikrotomschnitten.
A	12./11. früh 12. abends 13. abends 14. abends	11./11. abends	Bewegung schwach mit Kante voran, schwache Drehung erst korrekt, aber sehr schwach, beim zweiten Male Kante voran, schwache Drehung im Uhrzeigersinne (von oben gesehen) erstes Mal korrekt, zweites Mal Drehung und Kante voran bis weit oben Kante voran lebhaft	Statocystennerv intakt. Sinnesepithel an einer Stelle ein wenig abgehoben und gegen den Statolithen gedrückt. Ein Funktionieren des Organs erscheint sehr wohl als möglich
B	12. früh 12. abends 13. früh 14. früh	11. abends	dreht sich heftig (von oben gesehen) gegen den Uhrzeiger, keine korrekte Aufwärtsbewegung Drehung erst gegen, dann sehr deutlich im Uhrzeigersinne. Keine Aufwärtsbewegung Schwimmen mit Kante voran sehr lebhaft wie am 13.	Linke Statocyste völlig verlagert, liegt außerhalb des Cerebralganglions dicht unter der Haut. Nerv sicher zerrissen
C	12. früh 12. abends 13. abends	11. abends	schwimmt ganz korrekt schwimmt korrekt schwimmt korrekt	Statocystennerv unverletzt. Statocyste ein wenig lädiert, aber nicht so stark wie bei A
D	12. früh 12. abends 13. abends	11. abends	schwimmt bis über die Horizontale mit rechter Seite nach oben? schwimmt zweimal ganz korrekt schwimmt korrekt	Statocyste nebst Nerv zweifellos unverletzt
E	12. früh 13. 14.	11. abends	mit Kante voran, schwache Drehung gegen den Uhrzeiger schwimmt einmal korrekt; Drehung, kommt nicht hoch, wenig lebhaft Vorderkante voran	Nerv intakt. Statocyste wie bei A und C ein wenig lädiert, kann wohl noch funktionieren
F	7. abends 8. vorm.	6. mittags	reagiert völlig wie ein normales Tier Drehbewegungen, jedoch normales Aufrichten	Statocyste und Nerv unverletzt
G	13. 14.	12. nachm.	Bewegung schwach, Kante voran. Beim zweiten Male heftige Drehung Drehung; Vorderkante voran bis zur nächsten Oberfläche	linke Statocyste unauffindbar, wahrscheinlich also herausgerissen

I	13. 14.	12. nachm.	nach unten auf das Licht zuzuschwimmen	Kante voran Drehung gegen den Uhrzeiger; Kante voran	Statocyste intakt, jedoch Nerv sicher durch- schnitten
K	13. 14.	12. nachm.	heftige Drehungen mit dem Uhrzeiger wie früh; einmal Aufrichtung bis zur Hori- zontale	heftige Drehung ohne hochzukommen Drehung; Kante voran; einmal korrekt	Nerv intakt; Statocystenrand ein wenig ver- letzt
L	19. früh 19. abends 20. früh 21. früh 21. abends 22. abends 23. abends	18./11.	heftige Drehungen mit und gegen den Uhr- zeiger; ganz kurzhichtige Aufwärtsbewegung heftige Drehung mit dem Uhrzeiger; Versuch abwärts zu schwimmen Kante voran bis an die Oberfläche Kante voran, Drehung im Uhrzeigersinne Drehung links und rechts herum	Operation sicherlich mißlungen	
M	19. früh 19. abends 20. früh 21. früh 21. abends 22. abends 23. abends	18./11.	heftige Drehung mit und gegen den Uhr- zeiger Drehung gegen den Uhrzeiger schwer reizbar und ziemlich schwach, nur un- deutliche Reaktion mit und gegen den Uhrzeiger sich drehend wie 21. früh, schwach schwimmt ganz korrekt bis zur Oberfläche kurze Drehung im Uhrzeigersinne auf dem Fleck	Operation sicherlich mißlungen	
N	21. abends 22. abends 23. abends 24. abends	21. mittags	heftige Rechtsdrehung, lebhaft vorwiegend Rechtsdrehung links und rechts herum (im Uhrzeigersinne)	Statocystennerv sicherlich durchschnitten. Statocyste zerdrückt	
O	21. abends 22. abends 23. abends 24. abends		schwach, Drehung erst rechts dann links herum links und rechts herum links herum links herum	linke Statocyste herausgerissen	



Tier No.	Datum der einzelnen Versuche	Datum des Operationstages	Reaktionen des Tieres bei den einzelnen Versuchen	Sektionsbefund mit Hilfe von Mikrotomschnitten.
A	12./11. früh 12. abends 13. abends 14. abends	11./11. abends	Bewegung schwach mit Kaute voran, schwache Drehung erst korrekt, aber sehr schwach, beim zweiten Male Kaute voran, schwache Drehung im Uhrzeigersinne (von oben gesehen) erstes Mal korrekt, zweites Mal Drehung und Kaute voran bis weit oben Kaute voran lebhaft	Statocystenruhr intakt. Sinnesepithel an einer Stelle ein wenig abgehoben und gegen den Skatolithen gedrückt. Ein Funktionsruhr des Organs erscheint sehr wohl als möglich
B	12. früh 12. abends 13. früh 14. früh	11. abends	dreht sich heftig (von oben gesehen) gegen den Uhrzeiger, keine korrekte Aufwärtsbewegung Drehung erst gegen, dann sehr deutlich im Uhrzeigersinne. Keine Aufwärtsbewegung Schwimmen mit Kaute voran sehr lebhaft wie am 13.	linke Statocyste völlig verlagert, liegt außerhalb des Cerebralganglions dicht unter der Haut. Nerv sicher zerrissen
C	12. früh 12. abends 13. abends	11. abends	schwimmt ganz korrekt schwimmt korrekt schwimmt korrekt	Statocystenruhr unversehrt. Statocyste ein wenig lädiert, aber nicht so stark wie bei A
D	12. früh 12. abends 13. abends	11. abends	schwimmt bis über die Horizontale mit rechter Seite nach oben? schwimmt zweimal ganz korrekt schwimmt korrekt	Statocyste nebst Nerv zweifellos unversehrt
E	12. früh 13. 14.	11. abends	mit Kaute voran, schwache Drehung gegen den Uhrzeiger schwimmt einmal korrekt; Drehung, kommt nicht hoch, wenig lebhaft Vorderkaute voran	Nerv intakt. Statocyste wie bei A und C ein wenig lädiert, kann wohl noch funktionieren
F	7. abends 8. vorm.	6. mittags	reagiert völlig wie ein normales Tier Drehbewegungen, jedoch normales Aufrichten	Statocyste und Nerv unversehrt
G	13. 14.	13. nachm.	Bewegung schwach. Kaute voran. Beim zweiten Male heftige Drehung im Uhrzeigersinne Vorderkaute voran bis zur nächsten Oberfläch	linke Statocyste unauffindbar, wahrscheinlich also herniegegriffen
H	12. 14.	12. nachm.	Kaute voran Drehung nur dem Fleck offenes Restehen auch unten auf das Licht anzuschwimmen	linke Statocyste völlig zerstört
I	13. 14.	12. nachm.	Kaute voran Drehung gegen den Uhrzeiger; Kaute voran	Statocyste intakt, jedoch Nerv sicher durchschnitten
K	13. 14.	12. nachm.	heftige Drehung ohne hochzukommen Drehung; Kaute voran; einmal korrekt	Nerv intakt; Statocystenruhr ein wenig ver- letzt
L	19. früh 19. abends 20. früh 21. früh 21. abends 22. abends 23. abends	18./11.	heftige Drehungen mit dem Uhrzeiger wie früh; einmal Aufrichtung bis zur Horizontale heftige Drehungen mit und gegen den Uhrzeiger; ganz kurz richtige Aufwärtsbewegung heftige Drehung mit dem Uhrzeiger; Versuch abwärts zu schwimmen Kaute voran, Drehung im Uhrzeigersinne Drehung links und rechts herum	Operation sicherlich mifflungen
M	19. früh 19. abends 20. früh 21. früh 21. abends 22. abends 23. abends	18./11.	heftige Drehung mit und gegen den Uhrzeiger Drehung gegen den Uhrzeiger schwer reizbar und ziemlich schwach, nur un- deutliche Reaktion mit und gegen den Uhrzeiger sich drehend wie 21. früh, schwach schwimmt ganz korrekt bis zur Oberfläche kurze Drehung im Uhrzeigersinne auf dem Fleck	Operation sicherlich mifflungen
N	21. abends 22. abends 23. abends 24. abends	21. mittags	heftige Rechtsdrehung; lebhaft widersetzlich Rechtsdrehung links und rechts herum Drehung rechts herum (im Uhrzeigersinne)	Statocystenruhr sicherlich durchschnitten. Statocyste zerdrückt
O	21. abends 22. abends 23. abends 24. abends		schwach, Drehung erst rechts dann links herum links und rechts herum links herum	linke Statocyste herangerissen

untersucht, ob sie den Aufrichtereflex von Lage *E* aus, und zwar bei Unterbeleuchtung, besaßen. Bei *P. opercularis* war dies fast ausnahmslos der Fall, während die anderen Arten diesen statischen Reflex sehr häufig schon nach der kürzesten Gefangenschaft verlieren. Nach der Operation wurden die Tiere über Nacht ins Aquarium zurückgesetzt und erst vom folgenden Tage an experimentell untersucht. Gewöhnlich wurden an den nächsten 4 Tagen mit jedem Exemplar 2 Versuche, morgens und abends einer, vorgenommen. Hierauf wurden die Muscheln mit Alkohol-Eisessig fixiert, in Paraffin eingebettet und der Erfolg der Operation an Mikrotomschnitten festgestellt.

Die Reizung der Tiere geschah stets mit Hilfe eines Seesternes.

Ich beginne mit der Schilderung der Bewegungen, welche die Tiere nach Verlust der linken, also der stärker entwickelten, Statocyste von der Stellung *E* aus vollführen, und zwar möchte ich wenigstens für die ersten Versuche, die ich anstellte, das ausführliche Protokoll wiedergeben (s. S. 338 u. 339).

Da die 14 hier untersuchten Tiere die ersten waren, an denen ich meine Operationsmethode ausprobierte, so ist es nicht verwunderlich, daß bei einem namhaften Prozentsatz derselben der Schnitt falsch geführt worden ist. Trotzdem sind die Versuche in verschiedener Richtung sehr lehrreich. Wir konstatieren zunächst, daß 3 Exemplare, C, D und F, sich durchaus wie normale Tiere verhielten. — Einige gelegentliche Abweichungen, wie das Aufrichten nach der verkehrten Seite, das einmal bei D beobachtet wurde, oder die Drehbewegungen von F, sind wohl als vorübergehende Störungen aufzufassen. — Es ist nun sehr bemerkenswert, daß gerade bei diesen 3 die Sektion ein völliges Unverletztsein des linken Statocystenapparats ergab.

Dieser Gruppe können wir die Tiere B, G, H, J, N, O gegenüberstellen, bei denen die Zerstörung der linken Statocyste bzw. die Zerreißung des Nervus staticus unter dem Mikroskop sichergestellt werden konnte. Sie alle unterscheiden sich in ihrem Benehmen vom normalen *Pecten* darin, daß sie nicht imstande sind, die korrekte Aufrichtebewegung von der Stellung *E* aus zu vollführen. Sie schwimmen vielmehr entweder so, daß die morphologische Symmetrieebene während der ganzen Bewegung ihre senkrechte Stellung bewahrt, die sie in der Anfangslage *E* besitzt (sogenanntes Schwimmen mit Kante voraus, das bei lebhaften Tieren sich häufig bis zur Wasseroberfläche erstreckt), oder sie drehen sich auf dem Fleck in

eigentümlicher Weise um die Längsachse, welche die Verlängerung des Fadens bildet. Meistens sind beide Bewegungen kombiniert, so daß die Muscheln kreisende Bewegungen mit mehr oder weniger großem Radius ausführen. Im Protokoll sind diese Fälle den Drehbewegungen zugerechnet worden. Im nächsten Kapitel soll hiervon ausführlicher die Rede sein.

Die 3 Tiere A, E und K erlauben kein sicheres Urteil. Die Sektion ergab zwar bei ihnen eine gewisse Lädierung, indem das Sinnesepithel der Statocyste an einer Stelle gegen den Statolithen gedrückt war, es läßt sich aber daraus kein zweifelsfreier Schluß über die Funktionsfähigkeit des statischen Apparats ziehen. Alle 3 Muscheln dieser Gruppe sind hin und wieder wenigstens kurze Strecken korrekt geschwommen, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle vermochten sie es aber nicht. Auf L und M werden wir noch zurückkommen.

Ganz besondere Aufmerksamkeit verdienen die beiden im Protokoll an letzter Stelle erwähnten Tiere N und O. Sie sind zu gleicher Zeit operiert worden und wurden auch gemeinschaftlich experimentell geprüft. Beide waren außerordentlich lebhaft und in nichts von einem normalen *Pecten* zu unterscheiden. Bei O hatte ich das außerordentliche Glück gehabt, bei der Operation die linke Statocyste vollständig herauszureißen, sie wurde sofort unter das Mikroskop gebracht und konnte sehr leicht erkannt werden. Hier wußte ich also einmal ausnahmsweise den Operationserfolg schon zu Beginn meiner Experimente und konnte daher mit größerer Sicherheit arbeiten. Auch bei N war die Operation sehr gut gelungen, so daß an ihrem Erfolge a priori kaum ein Zweifel sein konnte.

Zunächst wurde festgestellt, daß beide Tiere sich während der Nacht spontan umdrehten, wenn man sie abends auf die falsche Seite legte.

Vor allem gelang es aber hier bei Reizung mit dem Seestern das verschiedene Verhalten in den Lagen *C* und *G* einerseits und *E* andererseits aufs klarste an einem und demselben Individuum zu demonstrieren. Es wurde hierbei in folgender Weise verfahren: Alle Versuche wurden mit Unterbeleuchtung ausgeführt. Die Tiere wurden:

1. auf den Boden des Aquariums gelegt:

a) auf die rechte Seite. Aufrichten bis zur Stellung *xy*. Umherschwimmen im Aquarium bis zur Wasseroberfläche;

b) auf die linke Seite: prompte Auslösung des Umkehrreflexes und Umherschwimmen wie im vorigen Versuch.

2. **Am Faden im Wasser aufgehängt in Stellung E.** Wie immer ungeschickte Kreiselbewegungen und Schwimmen mit der Kante voraus, keine Spur einer korrekten Aufwärtsbewegung.

3. **Am Faden im Wasser aufgehängt in Stellung C und G.** Es erfolgen genau die gleichen korrekten Bewegungen wie vom Boden aus in Versuch 1.

Diese 3 Experimente, in denen meine ganze Beweisführung gipfelt, wurden, wie ich ausdrücklich bemerken möchte, ohne Pause direkt hintereinander ausgeführt. Das Ausbleiben der richtigen Bewegung, wie wir sie vom normalen Tiere her kennen, kann also unmöglich auf einer Ermüdung der Versuchstiere beruhen, da sie gleich darauf auf die Lagen C und G durchaus korrekt reagieren. Eine solche Ermüdung, an die ich persönlich in der Tat zuerst gedacht habe, müßte sich überhaupt ganz anders äußern, nämlich darin, daß zwar ein Aufrichten nach der linken Seite hin im wechselnden Betrage erfolgt, das Tier aber wieder zurücksinkt, bevor es die Stellung *xy* erreicht hat.

Das ungleiche Verhalten der Muscheln in den Stellungen C und G einerseits und E andererseits ist also nur so zu verstehen, daß durch die ausgeführte Operation der für die Lage E nötige Reflexbogen zerschnitten worden ist, während er für C und G fortbesteht. Es wird im folgenden Kapitel zu untersuchen sein, worauf dieses höchst merkwürdige Phänomen beruht. Jedenfalls ist hierdurch das Vorhandensein zweier verschiedener statischer Reflexe bewiesen, von denen der eine von der linken Statocyste abhängt, während der andere in keiner Beziehung zu diesem Sinnesorgane steht, so daß wir hier also zum ersten Male etwas Positives über die Tätigkeit der linken Statocyste erfahren.

Die Versuche der zweiten Serie, bei denen die rechte Statocyste extirpiert wurde, lassen sich mit sehr wenigen Worten besprechen. Sie wurden an 8 Exemplaren von *P. opercularis* ausgeführt, und es zeigte sich, daß bei ihnen allen die Bewegungen von den Lagen C, G und E aus völlig die gleichen waren, wie wir sie vom normalen Tier her kennen. Die Sektion ergab, da ich inzwischen eine größere Übung im Operieren erlangt hatte, bei allen 8 Zerstörung der Statocysten, bzw. Zerschneidung ihrer Nerven. Das Ergebnis dieser Experimente läßt sich also ganz einfach dahin

zusammenfassen, daß sich rechtsseitig operierte *Pecten* in nichts vom normalen Tiere unterscheiden.

Es war eine der Hauptaufgaben der vorliegenden Untersuchung, den experimentellen Beweis dafür zu bringen, daß der morphologischen Asymmetrie der beiden Statocysten von *Pecten* auch ein ungleiches Verhalten dieser Organe in physiologischer Hinsicht entspräche. Er ist, wie ich hoffe, mit den soeben besprochenen Experimenten in genügender Weise erbracht, denn diese zeigen aufs deutlichste, daß die Aufrichtebewegung von Stellung *E* aus zwar keineswegs durch die Entfernung der rechten, wohl aber durch die der linken Statocyste verhindert wird.

Nun läßt sich allerdings gegen meine Experimente ein sehr schwerwiegender Einwand erheben. Der Wert eines jeden Exstirpationsversuchs hängt in erster Linie davon ab, daß durch die operative Ausschaltung des betreffenden Teiles nicht irgendwelche andere Organe des Körpers in Mitleidenschaft gezogen werden. Dieser Bedingung genügen aber ganz offenbar meine Versuche nicht. Die häufig eintretende Lädierung des Pedalganglions ist zwar, wie früher erwähnt wurde, ohne jede Bedeutung; es läßt sich aber auch eine Verletzung des der Schnittfläche sehr naheliegenden Cerebralganglions nicht immer vermeiden. Mikroskopisch habe ich zwar eine solche niemals mit Sicherheit feststellen können, dennoch besteht immer der Verdacht, daß durch das Hin- und Herzerren beim Operieren, das sich nun einmal nicht vermeiden läßt, dieses wichtige Zentrum mehr oder weniger beschädigt wird. Experimentell kommt dies darin zum Ausdruck, daß gar nicht selten auch nach sicherlich mißlungenen Operationen, z. B. bei den Tieren L und M im Protokoll, die Aufrichtebewegung von *E* aus fast immer unterbleibt und dafür das charakteristische Schwimmen im Kreise herum und mit der Kante voran eintritt.

Es läßt sich indessen diese Erscheinung in durchaus zwangloser Weise mit der Behauptung vereinigen, daß die linke Statocyste die in Stellung *E* ausgelöste Steuerbewegung bedingt. Der Reflexbogen, der von der Statocyste zum linken Cerebralganglion und von da zu den Mantelsäumen zieht, dürfte in diesen Fällen, wo die Operation mißlang und trotzdem die Ausfallerscheinungen eintraten, eben im Cerebralganglion selbst irgendwie verletzt sein.

Daß der Receptor dieses Reflexbogens wirklich die linke Statocyste ist, ergibt sich meines Erachtens daraus, daß in keinem der Fälle, in denen die Operation richtig gelang, nachher ein wirkliches

Aufwärtsschwimmen eintrat. Denn nach Lage der Dinge müßte es hier so gut wie bei den mißlungenen Versuchen (C, D und F), bei denen der Schnitt ebenfalls sehr dicht an das Cerebralganglion heranging, hin und wieder geschehen sein, daß dieses Zentrum nicht gestört wurde, so daß, wäre der Receptor ein anderer, der Reflex nach wie vor hätte bestehen müssen. Schärfer kann ich den Beweis nicht erbringen, er behält immer eine gewisse Lücke. Ganz sicher ist nur, daß der in Lage E ausgelöste statische Reflex oder, wie ich ihn kurz nennen will, der linke Statoreflex, an die linke, nicht aber die rechte Hälfte des Cerebralganglions gebunden ist, da sonst der verschiedene Erfolg linksseitiger oder rechtsseitiger Operation unerklärbar wäre.

Nehmen wir die Abhängigkeit des von E aus erfolgenden Aufrichtereflexes von der linken Statocyste als erwiesen an, so erhebt sich jetzt die weitere Frage, wie es kommt, daß sich die Tiere in den Lagen C und G so anders verhalten als in E. Wir stehen hier, wie mir scheint, vor einem außerordentlich interessanten Problem. Daß ein wohl ausgebildetes Sinnesorgan lediglich unter solchen Bedingungen nachweisbar in Tätigkeit tritt, die wie die Lage E im normalen Leben niemals realisiert sind, dürfte in der gesamten Sinnesphysiologie ohne Analogon dastehen. Zum Verständnis dieser sehr eigentümlichen Sachlage bin ich erst gelangt, als ich die statischen Reflexe der Krebse, mit denen ich mich gleichzeitig beschäftigte, zu einem Vergleich heranzog. Ich muß daher an dieser Stelle ganz kurz auf die hauptsächlichsten Ergebnisse dieser Untersuchung eingehen.

Es ist mir gelungen festzustellen, daß bei vielen Krebsen, z. B. bei *Palaemon*, die Orientierung im Raume durch drei Reflexe bedingt ist: erstens durch den Statocystenreflex, welcher das Tier zwingt, den Bauch stets der Erde zuzuwenden, zweitens durch den sogenannten Lichtrückenreflex, der von den Augen abhängt und verursacht, daß der Krebs den Rücken dem einfallenden Licht zuwendet, und drittens den allgemeinen Lagereflex, der wie der erstgenannte statischer Natur ist, jedoch nicht von den Statocysten abhängt.

Über diesen allgemeinen Lagereflex muß ich mich hier zunächst etwas eingehender äußern, obgleich das, was ich darüber zu sagen habe, infolge unserer geringen Kenntnis nur hypothetischer Natur sein kann. Ich stelle mir sein Zustandekommen in der Weise vor, daß die Gesamtheit der inneren Organe infolge ihrer Schwere einen

Zug, bzw. Druck, auf diejenigen Stellen der Leibeswand ausübt, an denen sie mit Hilfe ihrer Mesenterien oder sonst wie befestigt sind. Dieser Zug, der wohl sicherlich von den Tieren in irgendeiner Weise recipiert wird, hat bei der normalen Lage derselben eine ganz bestimmte Richtung, die sich ändert, sobald der Organismus seine Lage wechselt. Dadurch ändert sich aber auch Größe und Richtung des durch ihn auf die Leibeswand ausgeübten Reizes, und es ist nun durchaus wahrscheinlich, daß im Anschluß daran reflektorische Bewegungen auftreten, welche den als normal empfundenen Reiz und damit die normale Lage wiederherstellen. Nun ist es ganz klar, daß man bei derartig übereinander gelagerten und sich gegenseitig verstärkenden Reflexen, wie es Statocysten- und allgemeiner Lagereflex sind, den einen nur studieren kann, wenn man vorher den anderen beseitigt. Um z. B. bei *Palaemon* die Einwirkung der Statocysten zu studieren, muß man den allgemeinen Lagereflex irgendwie ausschalten. Dies gelingt in der Weise, daß man den Krebs von unten beleuchtet. Jetzt versuchen der Statocystenreflex (*St*) und der allgemeine Lagereflex (*A*) das Tier in die Bauchlage zu bringen, während es der Lichtrückenreflex in die Rückenlage ziehen will. Es wirkt also insgesamt auf den Krebs die Summe $St - L + A$ ein, oder, wie man dies auch schreiben kann,

$$St - (L - A).$$

|
 Bauchlage

\

 Rückenlage.

Vorausgesetzt, daß $L > A$ ist, muß jetzt offenbar, sobald wir die Statocyste entfernen, der Effekt der sein, daß der Krebs in die Rückenlage übergeht. Wir erhalten somit eine sehr deutliche Ausfallserscheinung.

Wird nun aber $A > L$, wie es bei vielen alten Individuen von *Palaemon* tatsächlich der Fall ist, so wirkt jetzt

$$St + (A - L)$$

und zwar haben beide Faktoren das Bestreben, den Krebs in die Bauchlage zu bringen. Der Erfolg der Statocystenexstirpation muß unter diesen Umständen offenbar gleich Null sein, da der der Statocyste gleichwirkende Faktor $A - L$ übrig bleibt. Es ist dann dem Experimentator einfach unmöglich, irgend etwas über die Funktion der Statocysten zu erfahren. Dieser Fall scheint mir auch bei *Pecten* vorzuliegen, wo der früher erwähnte Faktor x offenbar nichts anderes ist als der allgemeine Lagereflex und wo, wie wir später sehen

werden, die Lichtwirkung so klein ist, daß sie vernachlässigt werden kann.

Bei *Palaemon* ist es nun weiterhin sehr wahrscheinlich, daß der allgemeine Lagereflex kein fix und fertig ausgeborener Reflex, sondern vielmehr eine Fähigkeit ist, die im individuellen Leben allmählich erworben wird. Mindestens ist es sicher, daß ihn junge Tiere in erheblich schwächerem Maße besitzen als ältere. Wenn es nun erlaubt ist, auch diese bei den Krebsen gemachte Erfahrung ohne weiteres auf *Pecten* zu übertragen, so verstehen wir sofort, warum hier der allgemeine Lagereflex (alias der Faktor x) nicht in allen Stellungen zum Ausdruck kommt, sondern nur in C und G und den Nachbarlagen. Denn eine Fähigkeit, die auf individueller Übung beruht, kann sich nur in solchen Stellungen entwickeln, in die das betreffende Tier häufig genug gerät. Die Lage E dürfte aber im normalen Leben fast nie vorkommen, und so ist es verständlich, daß in ihr der Faktor x fehlt, die Wirkung der Statocysten rein zum Ausdruck kommt und ihre Exstirpation eine deutliche Ausfallserscheinung zur Folge hat. Wir kommen so zum Schluß, daß die linke Statocyste höchstwahrscheinlich in allen Lagen auf die Vertikalsteuerung einwirkt, daß aber ihre Tätigkeit in den Stellungen C und G und den benachbarten Gebieten durch den allgemeinen Lagereflex verdeckt wird. Die Annahme, die sonst allein noch übrig bliebe, daß nämlich die linke Statocyste wirklich nur in den unnatürlichen Stellungen E und, worauf wir gleich zurückkommen werden, in A funktionieren sollte, halte ich für unsinnig und für indiskutabel. Der allgemeine Lagereflex ist von der Anwesenheit des Cerebralganglions unabhängig; bei keinem meiner Versuche, bei denen zum Teil dieses Zentrum sicherlich verletzt wurde, erwies er sich als gestört. Dies stimmt mit den Erfahrungen überein, die BAUER mit einem Exemplar von *P. jacobaeus* nach Durchschneidung der Cerebro-Visceralcommissur machte. Auch hier blieb der Reflex bestehen, jedoch bezog ihn BAUER fälschlicherweise auf die Augen.

Ich habe versucht, das Zusammenwirken beider statischer Reflexe bei der Vertikalsteuerung in den in Textfig. L abgebildeten Diagrammen zur Anschauung zu bringen. Der schwarze Kreis, welcher die in den verschiedenen Stellungen aufgehängten Muscheln allseitig umgibt, soll die in jeder Lage vorhandene Wirksamkeit der linken Statocyste demonstrieren. Die schraffierten Flächen markieren die vermutliche Ausdehnung des allgemeinen Lagereflexes,

der von *C* und *G* aus nach beiden Seiten allmählich abnehmen dürfte und die Lagen *A* und *E* freiläßt. Wie weit der allgemeine Lagereflex reicht, habe ich übrigens nach einigen mißlungenen Experimenten nicht genau untersucht, und die Angaben des Diagramms sind nur als ungefähre anzusehen.

Es ist jetzt noch zu untersuchen, wie sich die Tiere in der Lage *A* verhalten. Leider sind meine Untersuchungen in diesem Punkt sehr unzureichend, was damit zusammenhängt, daß *A* der normalen Schwimmrichtung *xy* äußerst nahe liegt. Das Tier kann daher sehr leicht diese letztere durch rein zufällige, ungeordnete Bewegungen erreichen, so eine bestimmt gerichtete Steuerung vortäuschend. Die Beobachtung der Tiere ist daher äußerst schwierig. Immerhin glaube ich mit einiger Sicherheit das Folgende behaupten zu dürfen:

Wie nicht anders zu erwarten, ist der allgemeine Lagereflex in *A* ebensowenig ausgebildet wie in *E*. Wenigstens sind die Muscheln nach meinen Erfahrungen nach Verlust der linken Statocyste auch von *A* aus nicht mehr zu einer korrekten Vertikalsteuerung befähigt. Dagegen zeigen diejenigen, welchen die rechte Statocyste extirpiert worden ist, keine Änderung dem normalen Tier gegenüber.

Alles in allem fand ich also überhaupt keinen Beweis dafür, daß die rechte Statocyste irgend eine Funktion ausübe, der Steuermechanismus scheint mir sowohl in denjenigen Lagen, in denen eine Drehung des Tieres von links nach rechts eintritt, als auch in denen, die eine umgekehrte Bewegung zur Folge haben, lediglich von der linken Statocyste abzuhängen. Demgemäß möchte ich die rechte Statocyste für rudimentär erklären, da sie ihre ursprüngliche, für die Statocysten spezifische Bedeutung als bewegungsregulierender Apparat anscheinend verloren hat; es soll aber damit keineswegs gesagt sein, daß sie geradezu funktionslos sei. Es ist sehr leicht möglich, daß sie z. B. noch einen Einfluß auf den Tonus gewisser Muskeln besitzt, wie er bei so zahlreichen Statocysten nachgewiesen wurde; meine Erfahrungen reichen nicht aus, um dies irgendwie zu entscheiden.

Die Abhängigkeit der Seitensteuerung von den Statocysten.

Die Aufrichte-, bzw. Umkehrbewegung, die bei der Vertikalsteuerung auftritt, geschieht durch Drehung um die horizontale Querachse (s. Fig. E), die parallel dem Schloßrande durch den Tierkörper verläuft. Weitere Drehungen kommen beim normalen *Pecten* nur dann vor, wenn das Tier von seiner ursprünglichen Schwimmrichtung abweichend dem Lichte zustrebt. Sie erfolgen um eine im Raum vertikal stehende Achse, so daß die Lage des Tieres zur Schwerkraft unverändert bleibt. Wir haben diese eigentümliche Bewegungsform unter dem Namen Drehreflex bereits oben kennen gelernt. Es ist nun ein sehr charakteristisches Verhalten solcher Tiere, die entweder nur linksseitig oder beiderseits operiert wurden, daß sie — ohne dem Licht zu folgen — beim Schwimmen ähnliche Drehungen dauernd ausführen, mit dem Erfolge, daß sie mehrmals hintereinander im Kreise herumschwimmen, bis sie endlich zu Boden sinken. Der Drehreflex während des Schwimmens ist noch nicht genügend geklärt. Er beruht aber jedenfalls darauf, daß die Mantelsäume zu beiden Seiten der sekundären Symmetrieebene sich verschieden verhalten, indem auf der einen Seite durch eine vorübergehend zwischen ihnen sich bildende Öffnung das Wasser ausgespritzt wird, während die Säume der anderen Hälfte geschlossen bleiben. Ich möchte die auf diesem Drehreflex basierende Steuerung des Tieres kurzweg als Seitensteuerung bezeichnen, und wir können daher zunächst feststellen, daß durch die Entfernung der linken Statocyste auch die Seitensteuerung gestört ist.

Diese Störung kann sich nun in sehr verschiedener Weise äußern, indem das Wasser bald in der einen, bald in der anderen Richtung den Schalenraum verläßt. Ich habe in dem Protokoll der linksseitig operierten Tiere die drei hauptsächlichsten aus dieser Verschiedenheit resultierenden Bewegungen als Drehung im Uhrzeigersinne, gegen den Uhrzeiger und als Schwimmen mit der Kante voran bezeichnet. In den beiden ersten Fällen steht der ausgespritzte Wasserstrahl offenbar mehr oder weniger senkrecht auf der primären Symmetrieebene, so daß eine Drehung auf dem Fleck um die Längsachse die Folge ist, während der Strahl beim Schwimmen mit der Kante voran in dieser Ebene selbst verläuft, so daß dieselbe während der gesamten Bewegung parallel zu sich selbst verschoben wird. In den meisten Fällen tritt eine Kombi-

nation beider Bewegungen ein, dann beschreibt das Tier links oder rechts herumschwimmend Kreise von verschieden großem Radius, bis es zu Boden sinkt.

Daß der Einfluß der Statocystenexstirpation auf die Seitensteuerung sich in so mannigfacher Weise äußert, könnte vielleicht Befremden erregen, wenn nicht bereits ganz ähnliches von dem Krebs *Penaeus* sowie von den Heteropoden bekannt wäre, die ebenfalls nach der Entstaltung die verschiedensten Bewegungen, Rollen um die Längsachse, Purzelbäume usw., ausführen.

Wie beim Vertikalreflex, so begegnen wir auch hier der Schwierigkeit, daß häufig genug unoperierte frisch eingelieferte Tiere, mindestens in den Lagen *E* und *A*, die richtige Seitensteuerung vermissen lassen, was dann darauf beruht, daß sie, durch den Fang geschädigt, ihre statischen, an die Statocyste gebundenen Reflexe verloren. Solche Tiere müssen natürlich durch entsprechende Vorversuche geprüft und ausgeschaltet werden. Ferner kann es vorkommen, daß auch nach rechtsseitiger Operation die gleichen Störungen auftreten. Ich möchte aber mit Nachdruck betonen, daß dies immer daran liegt, daß man die Operation ungeschickt ausführt und die linke Statocyste bzw. ihr Cerebralganglion durch unnötiges Zerren mit beschädigt. Nach exakt ausgeführter rechtsseitiger Operation treten nach meinen Erfahrungen Störungen in der Seitensteuerung so wenig auf wie in der Vertikalsteuerung.

Der Einfluß des Lichtes auf die Steuerbewegungen.

Hierüber kann ich mich sehr kurz fassen. Daß das Licht die Seitensteuerung beeinflusst, wissen wir aus der direkten Beobachtung der normalen Tiere, die dem Licht zuschwimmen. Ich habe mich dagegen nicht davon überzeugen können, daß das Licht irgendeinen nennenswerten Einfluß auf die Vertikalsteuerung ausübt. Daß auch die BAUER'schen Versuche eine solche nicht beweisen, wurde bereits oben erörtert. Sie zeigen nur, daß das Licht, wenn es von oben kommt, unter Umständen die Umkehrbewegung auslöst. Ich bin in folgender Weise vorgegangen. Ein linksseitig operiertes Tier wird in Stellung *E* am Faden aufgehängt und nun von der linken Seite her durch horizontal einfallendes Licht beleuchtet. Jetzt befindet es sich dem Licht gegenüber in genau derselben Stellung,

als ob es in seiner normalen Lage (*C*) am Boden läge und von oben belichtet würde. Wenn also bei der Aufrichtung von *C* aus das Licht eine Rolle spielte, so müßte sie jetzt, wo allgemeiner Lage-reflex sowohl als auch Statocystenwirkung in Wegfall gekommen sind, deutlich zutage treten, indem die Muschel versuchen müßte, auf die Lichtquelle mindestens bis zur Lage *D* zuzuschwimmen. Hiervon habe ich nur in ganz vereinzelt Fällen etwas beobachten können. Fast immer machen die Tiere ihre ungeschickten Drehbewegungen, ohne auf die Richtung der Lichtstrahlen irgendwelche Rücksicht zu nehmen. Ebensovwenig tritt die Umkehrbewegung ein, wenn man die Muschel in Lage *E* von der rechten Seite her beleuchtet. Ich möchte den Einfluß des Lichtes nicht gerade in Abrede stellen, aber er ist zweifellos nur äußerst geringfügig und dürfte bei vielen Individuen wohl durchaus fehlen.

Ich bin hier mit meinen Ausführungen im wesentlichen zu Ende. Den Betrachtungen, die ich meiner ersten Mitteilung über die biologische Bedeutung der Asymmetrie der Statocysten bei *Pecten* sowie über ihre vermutliche phylogenetische Entstehungsweise angestellt habe, kann ich nichts hinzufügen. Trotzdem möchte ich, um das Problem, welches diese merkwürdigen Sinnesorgane darbieten, in der vorliegenden Arbeit möglichst von allen Seiten zu beleuchten, hier nochmals auf diese beiden Fragen kurz eingehen.

Der biologische Nutzen der asymmetrischen Statocysten hängt mit den eigentümlichen Symmetrieverhältnissen der *Pecten* zusammen. — Ich beziehe mich hier, wie ausdrücklich bemerkt sei, auf die gleichschaligen Formen, von denen die ungleichschaligen sekundär abzuleiten sind. — Bei ihnen gibt es, soweit die äußere Form in Frage kommt, die für das Schwimmen allein maßgeblich ist, zwei Symmetrieebenen (s. S. 319 ff.), die primäre und die sekundäre, die sich unter rechtem Winkel kreuzen. Die Schnittlinie beider ist die sogenannte Längsachse.

Nun ist es ein ganz allgemeines Gesetz der tierischen Bewegungslehre, daß derartige Symmetrieebenen während der Bewegung vertikal gerichtet sind. Man denke an die Fische, die Vögel, an die Krebse und zahllose andere Tiere. Wenn nun, wie bei *Pecten*, zwei solche Ebenen vorhanden sind, so wäre die notwendige Folge, daß hier die Schnittlinie beider, die Längsachse, in deren Richtung, wie wir wissen, sich die Muschel bewegt, senkrecht stände. Sie

müßte sich folglich, würde sie sich wie andere symmetrische Tiere verhalten, in senkrechter Linie nach oben bewegen. Dies wäre aber offenbar sehr unvorteilhaft. Die *Pecten* schwimmen weg, wenn sie z. B. von einem Seestern verfolgt werden, um sich an einem anderen Orte niederfallen zu lassen. Der Sinn ihrer Bewegung ist also eine horizontale Ortsveränderung, zu welcher die Schrägstellung der Längsachse während des Schwimmens erforderlich ist, wie wir sie in der Tat fanden. Sie wird ermöglicht durch die Neigung der primären Symmetrieebene, welche den Muschelkörper in eine linke und eine rechte Hälfte teilt, und diese Neigung nun hat die Asymmetrie der Statocysten zur notwendigen Voraussetzung. Denn wir wissen von zahlreichen anderen Tieren, daß symmetrische Statocysten stets eine Vertikalstellung der Symmetrieebene erzwingen. — Was endlich die phylogenetische Entstehung der Asymmetrie der Statocysten anlangt, so begnüge ich mich mit einer abgekürzten, wörtlichen Wiedergabe des betreffenden Passus meiner ersten Mitteilung.

Die primitiveren (gleichschaligen) Formen der Gattung *Pecten* besitzen noch einen Byssus, der im Zusammenhang mit der pleurothetischen Lage nicht, wie bei anderen Muscheln, zwischen den beiden Schalen hindurch tritt, sondern durch einen Ausschnitt lediglich der rechten Schale. Hiermit steht in Verbindung, daß nur die linken Fußretractoren erhalten geblieben sind, während die rechten, die bei einer derartigen Lage niemals verwendet werden konnten, allmählich verschwanden. Wir sehen also hier, daß die *Pecten* außer den Statocysten noch ein zweites asymmetrisches Organ besitzen, und es liegt nahe, beide Vorkommnisse miteinander in Verbindung zu setzen. Dies ist nun in der Tat ohne weiteres möglich: wir dürfen, bis Gegenteiliges vorliegt, annehmen, daß die Statocysten sämtlicher Mollusken auf die Muskulatur der Bewegungsorgane der betreffenden Tiere wirken, demnach bei den Muscheln in erster Linie auf die Muskulatur des Fußes. Folglich wäre es bis zu einem gewissen Grade verständlich, wenn eine Asymmetrie der Fußmuskulatur eine ebensolche der Statocysten im Gefolge hätte.

Vorausgesetzt, daß der hier unternommene hypothetische Erklärungsversuch das Richtige trifft, können wir uns jetzt etwa folgendes Bild entwerfen. Die ursprünglich symmetrischen Vorfahren der *Pecten* wurden durch den Erwerb der ihnen eigentümlichen flach schlüsselförmigen Gestalt zur Einnahme der pleurothetischen Lage

gezwungen. Dies bedingte den seitlichen Austritt des Byssus und des Fußes, was weiterhin die ungleichmäßige Ausbildung der Fußmuskulatur und, im Anschluß daran, die der Statocysten zur Folge hatte. Die so entstandene Asymmetrie der Statocysten erwies sich nun als zweckmäßig beim Schwimmen, welches die *Pecten* und ihre Verwandten mit Hilfe der Mantelsäume ausführen.

Zusammenfassung der wichtigsten physiologischen Ergebnisse.

Die *Pecten* können während ihres Schwimmens zwei verschiedene Steuerbewegungen ausführen,

1. indem sie sich um eine zum Schloßrande parallele Achse (sog. Querachse) drehen, wodurch sie imstande sind, sich von jeder beliebigen Lage aus in eine bestimmte Richtung zur Schwerkraft, die normale Schwimmrichtung, einzustellen (Vertikalsteuerung),

2. indem sie um die sogenannte Längsachse balancieren, längs deren sie sich beim Schwimmen bewegen (Seitensteuerung).

Die Vertikalsteuerung ist durch zwei verschiedene statische Reflexe bedingt, 1. den allgemeinen Lagereflex, 2. den linken Statoreflex.

Der erste hängt nur vom Visceralganglion ab und persistiert (nach BAUER'S Versuchen) auch nach Durchschneidung der Cerebro-Visceralcommissur. Er fehlt in denjenigen Lagen, in denen die primäre Symmetrieebene senkrecht steht (*A* u. *E*, Fig. L).

Der linke Statoreflex ist abhängig von der linken Hälfte des Cerebralganglions. Der Receptor ist höchstwahrscheinlich die linke Statocyste, wenigstens wurde der Reflex nach Entfernung dieses Sinnesorgans niemals mehr beobachtet; er ist nur in den Lagen *A* und *E*, in denen die primäre Symmetrieebene des Körpers senkrecht steht, nachweisbar, in allen anderen Stellungen wird er von dem vorerst nicht ausschaltbaren allgemeinen Lagereflex verdeckt.

Die Seitensteuerung ist hauptsächlich vom linken Statoreflex abhängig, während der allgemeine Lagereflex hierbei keine wesentliche Rolle spielt. Nach Zerstörung der linken Statocyste sowohl als nach Lädierung der linken Cerebralganglienhälfte ist die Erhaltung des Gleichgewichtes um die Längsachse wesentlich gestört.

Die Zerstörung der rechten Statocyste sowie die Beschädigung der rechten Hälfte des Cerebralganglions hat auf keine der beiden Steuerungsarten einen nachweisbaren Einfluß.

Ebensowenig scheint das Licht für die Steuerbewegungen von irgendwelcher Bedeutung zu sein.

P. varius besitzt zwei verschiedene Umkehrreflexe, einen Ruhe-reflex, bei welchen die Drehung um die Längsachse erfolgt, und einen Schwimmreflex, bei dem sie um die Querachse stattfindet.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 7.

Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. 2 u. 10, beziehen sich auf *Pecten inflexus*.

Fig. 1. Flächenschnitt durch das Epithel der linken Statocyste von innen gesehen, bei sehr hoher Einstellung. Alkohol-Eisessig. 1000:1. *Gr. W* große Wimperzellen. *Kl. W* kleine Wimperzellen. *St* Stützzellen. *W. p* Wimperpolster der großen Wimperzellen; in der Mitte derselben sieht man die ovale Insertionsfläche der Wimpern.

Fig. 2. *Pecten varius*. Flächenschnitt durch das Epithel der linken Statocyste von innen betrachtet, jedoch bei tiefer Einstellung. FLEMMING'sche Flüssigkeit. 1000:1. *Gr. W* große Wimperzellen. Man sieht das in einer höheren Ebene liegende Wimperpolster nur undeutlich. *Kl. W* kleine Wimperzellen. *St* Stützzellen.

Fig. 3. Teil eines Medianschnittes durch die linke Statocyste. FLEMMING'sche Flüssigkeit. 1000:1. *Gr. W* große Wimperzellen, in der Mitte das dunkler gefärbte Wimperpolster, die Wimpern sind nicht in ihrer ganzen Länge getroffen. *Kl. W* kleine Wimperzellen. *St* Stützzellen. *h. B* hyalines Bindegewebe.

Fig. 4a u. b. Aus einem ähnlichen Medianschnitt 2 Wimperpolster isoliert dargestellt bei sehr starker Vergrößerung. *B* Basalkörner. *W. W* Wimperwurzeln. *c. P* zylindrische Platte.

Fig. 5a, b, c. Anordnung der Wimpern; a der großen, c der kleinen Wimperzellen, b der Wimperzellen der rechten Statocyste. Die Bilder sind Flächenschnitten entnommen, die, wie Fig. 1, von innen betrachtet wurden. Formol, Silberimprägnierung nach BELSCHOWSKY.

Fig. 6. Flächenschnitt durch das Epithel der rechten Statocyste von innen betrachtet, bei hoher Einstellung. Alkohol-Eisessig. 1000:1.

W Wimperzellen. *St* Stützzellen. Die Wimpern sind nicht wahrnehmbar.

Fig. 7. Das gleiche Präparat wie in Fig. 6, jedoch bei tiefer Einstellung. *W* Wimperzellen. *St* Stützzellen.

Fig. 8. Teil eines Medianschnittes durch die rechte Statocyste. Alkohol-Eisessig. 900 : 1. *W* Wimperzellen. *St* Stützzellen. *N* Nerven.

Fig. 9. 2 Wimperzellen eines ähnlichen Schnittes bei sehr starker Vergrößerung.

Fig. 10a u. b. *Pecten opercularis*. Querschnitte durch den Ausführung der rechten Statocyste. *A* Ausführung; *W* Wandzellen desselben. *N* Nerven.

Fig. 11. Medianschnitt durch die Nerveneintrittsstelle der rechten Statocyste. FLEMMING, Eisenhämatoxylin, BLOCHMANN'sche Färbung. *N* Nerv. *h. B* hyalines Bindegewebe. *rB* reticuläres Bindegewebe.

Tafel 8.

Fig. 12. *Pecten opercularis*. Flächenschnitt durch das Epithel der linken Statocyste. Formol, Versilberung nach BIELSCHOWSKY. Die Stützzellen sind nicht mit eingezeichnet. *Wp* Wimperpolster. *K* Kerne der großen Wimperzellen. *Kl. W* kleine Wimperzellen. *N* Neurofibrillen.

Fig. 13. *P. opercularis*. Teil eines Medianschnittes durch die linke Statocyste. Formol, Versilberung nach BIELSCHOWSKY. Die Wimpern sind in ihrer vollen Länge gezeichnet. *N* Neurofibrillen. *G* Grenzlinie zwischen Epithel und Bindegewebe.

Fig. 14. *P. opercularis*. Flächenschnitt durch die Eintrittsstelle des Nerven in die Statocystenwand. Formol, Versilberung nach BIELSCHOWSKY. *A* Ausführung, *W* Wandzellen derselben. Alle übrigen Zellen sind fortgelassen. *N* Neurofibrillen.

Fig. 15. 3 große Wimperzellen der linken Statocyste von *P. opercularis*, die nach Versilberung den Eintritt der Neurofibrille in den Zellkörper zeigen. *W* Wimperpolster. *K* Kern.

Fig. 16a u. b. *P. opercularis*. a Flächenschnitt durch das Epithel der rechten Statocyste zur Demonstration des Verlaufes der Neurofibrillen. b einzelne Wimperzelle der rechten Statocyste mit bäumchenförmig sich verzweigender Neurofibrille.

Fig. 17. *Pecten inflexus*. Querschnitt durch den Ausführung der linken Statocyste. *A* Ausführung. *N* Nerven. *W* Wandzellen. *K* Sack mit Kieselsplittern gefüllt.

Fig. 18. *Pecten varius*. Isolierter, unentkalkter Statolith in Wasser betrachtet.

Fig. 19. Derselbe nach Aufhellung in Canadabalsam.

Fig. 20. *Pecten testae*. Kleine Partie aus dem Inneren des Statolithen dicht unter der hyalinen Randzone. Man sieht die vermutlich mit Flüssigkeit gefüllten Lückenräume.

Fig. 21. *P. varius*. Medianschnitt durch den mit FLEMMING'scher Flüssigkeit entkalkten Statolithen.

Fig. 22. *P. varius*. Entkalkte Sphärokrystalle der rechten Statocyste.





Richtlinien des Entwicklungs- und Vererbungsproblems. Von **Alfred Greil**, a. o. Prof. der Anatomie an der Universität Innsbruck.

Erster Teil: Prinzipien der Ontogenese und des biogenetischen Grundgesetzes. Beiträge zur allgemeinen Physiologie der Entwicklung. Erweiterter Sonderabdruck aus „Zoolog. Jahrbücher“, herausg. von Prof. Dr. W. Spengel in Gießen. Bd. 31. Abt. für allgem. Zool. und Physiologie. IV, 352 S., gr. 8^o 1912. Preis: 10 Mark.

In dem vorliegenden Werk handelt es sich um eine Klärung von Kontroversen über allgemeine, prinzipielle, kardinale Fragen des Vererbungsproblems und um einen Kampf Haeckelscher Lehren mit gegnerischen Ansichten, den der Verfasser der wissenschaftlichen Wahrheit schuldig zu sein glaubt. So leuchtet er in manchen versteckten Winkel des Problems hinein und macht die Schrift zu einer ganz aktuellen und dringlichen Angelegenheit für jeden Zoologen, Anatomen, Botaniker, Histologen und Embryologen. In ausführlicher Darstellung behandelt er die Prinzipien der Entwicklungs- und Vererbungslehre und die Methodik der Forschung.

Zweiter Teil: Anpassung und Variabilität, Ererbung und Erwerbung, Geschlechtsbestimmung, Entwicklungs- und Vererbungstheorien. Grundzüge der allgemeinen Morphologie und Entwicklungsdynamik. IV, 363 S., gr. 8^o 1912. Preis: 10 Mark.

Die Darstellung der Prinzipien der Ontogenese und des biogenetischen Grundgesetzes im ersten Teil dieses Werkes, welches aus der embryologischen Praxis entstanden und zum Gebrauche bei deskriptiven Analysen der Entwicklung bestimmt ist, läßt der Verfasser in diesem zweiten Teil eine Weiterführung des angestrebten methodischen Systems zur Beurteilung allgemeiner und biologischer Fragen von stammesgeschichtlichem Belange folgen. Wendete sich der erste Teil vorwiegend an Anatomen und Zoologen und wollte er zur Ergänzung der Lehr- und Handbücher der Entwicklungsgeschichte dienen, so wendet sich der zweite Teil vorzugsweise an Biologen im engeren Sinne und an Vererbungstheoretiker, denen an einer genaueren Erkenntnis der embryologischen Grundlagen des Vererbungsproblems gelegen ist.

Tafeln zum Vergleiche der Entstehung der Wirbeltierembryonen.

Von Dr. **Alfred Greil**, a. o. Professor der Anatomie in Innsbruck. Mit 15 Doppeltafeln. Mit Unterstützung der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien (aus dem Legat Wedl). (XX, 379 S., gr. Fol.) 1914. Preis: 70 Mark.

Die Abbildungen in diesem Atlas behandeln in einheitlicher, leicht schematischer Ausführung die Entwicklungsvorgänge, die sich Blastulastadium während der Gastrulation, bei der Begründung der Hegemonie der Dorsalseite, bei der Längsentwicklung, feiner der Ausbreitung, Sonderung und Differenzierung des paraxial entstandenen Mesoderms und im Ringen des paraxial und prefrontal entstandenen Mesoderms in der Reihe der Wirbeltiere abspielen. Die prinzipielle Übereinstimmung wird in einem harmonisch gestellten Gesamtbild vor Augen geführt. Auf Grund großen Vergleichsmaterials und zum Teil eigener Erhebungen wird hier eine einheitliche Auffassung angebahnt. Zoologen und Anatomen wird diese für die Entwicklungsgeschichte überaus wichtige Erscheinung willkommen sein.

Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystemes

von Ceratodus Forsteri. Von Prof. Dr. **Alfred Greil**, Innsbruck. Zwei Teile. Zoologische Erläuterungen in Australien und dem malayischem Archipel. Ausgeführt von Prof. Dr. **R. Semon**. Bd I. Lfg. 6 u. 7)

I. Teil: Gesamtentwicklung bis zum Beginn der Blutzirkulation. Mit 264 teilweise farbigen Textabbildungen und 22 Tafeln. 1908. (274 S., gr. Fol.) Preis: 120 Mark

II. Teil: Die epigenetischen Erwerbungen während der Stadien 39-48. Mit 336 größtenteils farb. Textabbildungen und 19 Tafeln. 1913. (358 S., gr. Fol.) Preis: 280 Mark

Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen und deren Beziehung zum Gesamtorganismus.

Von

Dr. W. Harms,

Privatdozent in Marburg a. L.

Mit 126 Abbildungen im Text und 2 Tafeln.

1911. (IV, 368 S.) Preis: 12 Mark.

Inhalt: 1. Die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen der Organisationshöhe der Tiere und der Differenzierung der Soma- und Generationszellen. — 2. Das Interstimul. — 3. Sekundäre Merkmale, Mendelsche Regeln und Heterochromosom. — 4. Der Einfluß der Keimzellen und -drüsen auf den Entwicklungsgang des Organismus und ihre Beziehungen zu anderen Organen, die fördernd oder hemmend auf die Differenzierung einwirken. — 5. Was sind Geschlechtsmerkmale (sekundäre Merkmale)? — 6. Was ist innere Sekretion und wie ist sie entstanden? — 7. Die innere Sekretion der Keimdrüsen. — 8. Die Frage nach dem Ablauf der inneren Sekretion. — 9. Keimdrüsen und Seneszenz. — 10. Charakterisierung des Keimdrüsensekrets und Forderung für die Substitutionstherapie. — Protokolle. — Literaturverzeichnis.

Münchener medicin. Wochenschrift, 1915, Nr. 43:

„... Das Schrift enthält mehr als der Titel besagt, nämlich eine fast erschöpfende Zusammenstellung über unser gesamtes Wissen von der Stellung der Keimdrüsen im Körper und der chemischen Abhängigkeit des letzteren von jenen. Die eigenen Untersuchungen des Verfassers betreffen die Frage der Beteiligung der Keimzellen selbst an der Lieferung des inneren Sekrets der Keimdrüsen, die Fragen der Unabhängigkeit des Zyklus gewisser sekundärer Geschlechtsmerkmale von den Keimdrüsen, die Transplantation von Ovarien (ebenfalls bei Regenwürmern), Versuche der Verhinderung von Kastrationsfolgen durch Parabiose, Versuche der Transplantation von Darmschlingen des Frosches (auto-, homo- und heteroplastisch von kastriert auf Non-kastriert und umgekehrt, Transplantation von Hoden eines jungen Menschenweibchens auf des sensible väterliche Tier, Feststellung von Unterschiedlichem Verhalten von männlichen und weiblichen Sekret von Ovar und Hoden. (R. Rössle (Jena).

Deutsche medicin. Wochenschrift, 1915, Nr. 9:

„... Der Verfasser hat sich in kenntnisreicher Weise aller Hilfsmittel, die aus Methoden der modernen operativer Technik herbeigezogen werden können, in glücklichster Weise bedient, und so kann sein Werk in einer ganzen Reihe von Fragen der Sexualbiologie als aufklärend wirken. Fremde Untersuchungen sind überall in veranschauligter Weise benutzt und die Literatur in ausgedehnter Weise zusammengefaßt. Die zahlreichen Abbildungen illustrieren in trefflicher Weise die vielen schönen Ergebnisse der Untersuchungen. Das Werk verdient erstens Berücksichtigung in der sexuellen Biologie, zweitens ein lebhaftes Interesse an den biologischen Problemen der sexuellen Differenzierung. (L. Asher (Bern).“

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE
DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGLER
IN GIESSEN

FÜNFUNDREISSIGSTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 60 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1915

Die „Zoologischen Jahrbücher“ (Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere) erscheinen in zwangloser Folge. Je vier Hefte bilden einen Band. Der Preis wird für jedes Heft einzeln bestimmt.

Inhaltsübersicht.

	Seite
HERSCH, GOTTWALT CHR., Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. Mit 44 Abbildungen im Text	359
v. FRANKENBERG, GERHARD, Die Schwimmblasen von Corethra. Mit 16 Abbildungen im Text	505
PRELL, HEINRICH, Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen. II. Mit Tafel 9	593
Titel und Inhalt zu Band 35.	

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Sieben erschienen:

Allgemeine Physiologie.

Ein Grundriß der Lehre vom Leben.

Von

Max Verworn,

Dr. med. et phil., Professor der Physiologie und Direktor des physiologischen Instituts der Universität Bonn.

Sechste, neu bearbeitete Auflage.

Mit 333 Abbildungen im Text.

1915. XVI, 766 S., gr. 8^o. Preis: 17 Mark 50 Pf., geb. 20 Mark.

Inhalt: 1. Von den Zielen und Wegen der physiologischen Forschung. (Das Problem der Physiologie. Die Entwicklungsgeschichte der physiologischen Forschung. Die Methode der physiologischen Forschung.) — 2. Von der lebendigen Substanz. (Die Zusammensetzung der lebendigen Substanz. Lebendige und leblose Substanz.) — 3. Von den elementaren Lebensäußerungen. (Stoffwechsel, Formbildung, Energieumsatz.) — 4. Von den allgemeinen Lebensbedingungen. (Die jetzigen Lebensbedingungen auf der Erdoberfläche. Die Herkunft des Lebens auf der Erde. Die Geschichte des Todes.) — 5. Von den Reizen und ihren Wirkungen. (Das Wesen der Reizung. Die Reizwirkungen an der Zelle.) — 6. Vom Mechanismus des Lebens. (Lebensvorgang. Mechanismus des Zellebens. Verfassungsverhältnisse des Zellenstaates.) Sachverzeichnis.

Das bekannte Werk, welches vor 20 Jahren zum ersten Male die allgemeinen Tatsachen, Probleme und Theorien der physiologischen Forschung auf das zellulär-physiologische Studium der Zelle zu gründen bestrebt war, hat in seiner neuen, 6. Auflage wiederum eine wesentliche Erweiterung erfahren. In allen Kapiteln ist den allgemein-physiologischen Erfahrungen und Fragen, die in den letzten Jahren ein besonderes Interesse gewonnen haben, Rechnung getragen worden. So hat namentlich das wichtige Gebiet der Reizwirkungen, der Erreichbarkeitsverhältnisse, der Narkosevorgänge, der Röntgen- und Radiumwirkungen, die Frage nach dem Zellenstoffwechsel, die Theorie der Assimilationsprozesse, der Abschnitt über Vererbung und andere Teile neue Einfügungen erhalten. Die Zahl der Abbildungen ist ebenfalls um eine Reihe neuer, das Verständnis wesentlich unterstützender Textfiguren vermehrt worden.

Somit bietet die neue Auflage sowohl dem physiologischen Forscher als auch dem Pathologen, Arzt, Naturforscher und Philosophen, kurz jedem Forscher und Lehrer, der sich mit den allgemeinen Problemen des Geschehens in der organischen Natur beschäftigt, einen umfassenden Überblick über den heutigen Stand des in den letzten Jahrzehnten enorm angewachsenen Stoffes.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden.

(*Murex*, *Natica*,
Pterotrachea, *Pleurobranchaea* [*Tritonium*].)

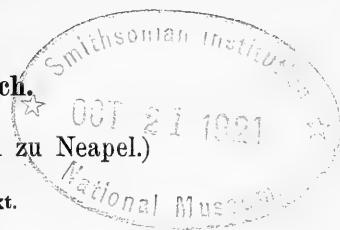
1. Teil. Makroskopischer Bau, Nahrung, Nahrungsaufnahme, Verdauung, Secretion.

Von

Gottwalt Chr. Hirsch.

(Aus der Zoologischen Station zu Neapel.)

Mit 44 Abbildungen im Text.



Inhaltsübersicht.

	Seite
Was will diese Arbeit?	359
1. Kapitel: Umwelt, Verhalten und Nahrung	363
1. Das Innere des Sandes nahe der Küste	364
<i>Natica</i>	364
2. Detritus- und Schlammgründe	367
<i>Pleurobranchaea</i>	367
3. Steinige Küste, Posidoniawiesen	368
<i>Tritonium</i>	368
<i>Murex</i>	372
4. Plancton	373
5. Vergleichende Zusammenfassung	374
2. Kapitel: Nahrungserwerb und seine Sinne, Nahrungs- aufnahme	375
1. Die Strudler	376

	Seite
2. Die Schlinger	376
a) <i>Pleurobranchaea</i>	376
b) <i>Pterotrachea</i>	379
3. Die Kratzer	380
<i>Murex</i>	381
<i>Natica</i>	382
<i>Tritonium</i>	386
4. Die Sauger und Parasiten	388
5. Vergleichende Zusammenfassung	389
3. Kapitel: Die Verdauung	393.
I. Vorbemerkungen	394
1. Definitionen für die Benennung	394
2. Methodik und Technik	395
Grundsätzliches in der Methodik	395
Einige technische Angaben	398
Schwierigkeiten der Untersuchung	398
Das Verfahren	399
Reiner Verdauungssaft	399
Extraktmethode	400
Das weitere Verfahren	401
Protease-Reaktionen	401
Amylase-Reaktionen	404
Lipase-Reaktionen	404
Cellulase-Reaktionen	404
Mikroskopische Untersuchungen des Verdauungssaftes	404
II. <i>Natica</i>	405
1. Der Vorderdarm und seine Arbeit	405
Bau des Vorderdarmes	405
Arbeit des Vorderdarmes	410
2. Bau und Arbeit des Mitteldarmes	413
Bau des Mitteldarmes	413
Arbeit des Mitteldarmes	415
III. <i>Murex trunculus</i>	418
1. Der Vorderdarm und seine Arbeit	418
Bau des Vorderdarmes	418
Arbeit des Vorderdarmes	420
2. Der Mitteldarm und seine Arbeit	425
Bau des Mitteldarmes	425
Arbeit des Mitteldarmes	427
IV. <i>Pterotrachea</i>	433
1. Der Vorderdarm und seine Arbeit	434
2. Der Mitteldarm und seine Arbeit	438
V. <i>Pleurobranchaea</i>	440
1. Der Vorderdarm und seine Arbeit	441
Die Befunde im Kropf und Magen	444

	Seite
Die Kraft der Fermente	449
2. Der Mitteldarm	455
VI. Vergleichende Biologie der Verdauung	457
1. Der allgemeine Ablauf der Verdauung	458
A. Secretions- und Verdauungsort	458
B. Periodisches Schwanken der Verdauungskraft	459
C. Das Schwanken der Menge des Verdauungssaftes	464
D. Physiologische Bedingungen der Secretion	465
E. Fermente	466
2. Die 2 Typen: Schlinger und Kratzer	467
A. Zertrümmern der Nahrung	467
B. Vorderdarm	468
C. Fermentdrüsen des Vorderdarmes	471
D. Mitteldarm	471
E. Enddarm	473
F. Zeit der Verdauung	473
4. Kapitel: Histologie der Secretion	474
I. Die Vorgänge innerhalb der Zelle	475
A. Allgemeiner Bau der Mitteldarmdrüse	476
B. Arbeit der Secretzellen	477
Auf- und Abbau der Secretkörner	478
Periodischer Ablauf der Secretion	480
Sind die Zellen Fermentzellen?	485
Vergleich zwischen dem Secretionsablauf in der Zelle und dem Verdauungsablauf	486
C. Große Vorderdarmdrüse von <i>Natica</i>	488
D. Secretionsbefunde anderer Autoren	489
II. Die Vorgänge außerhalb der Zelle	492
A. Der genetische Zusammenhang	493
B. Das periodische Auftreten	496
C. Die Herkunft	499
D. Die Arbeit	500
E. Andere Gastropoden	502
Schluß	504

Was will diese Arbeit?

Das Ziel dieser Arbeit ist, die ersten Fragen der Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden darzulegen, in der Hoffnung, damit bestimmten allgemeinen Problemen des Tierlebens näher zu kommen. Ausgehend von Fragen, die ich erst später vortragen kann, krystallisierte sich die Arbeit allmählich vor allem um

das Problem der Verdauungs- und Secretionsperioden, das ich chemisch und morphologisch untersuchte, und der physiologischen Darmtypen.

Der Weg ist mit dem Begriff „Biologie“ (im weitesten Sinne) gegeben: ich versuchte, den Bau und die Arbeit der Ernährungsorgane kennen zu lernen, in der Hoffnung, auf diesen Pfaden wichtige Beziehungen zu finden.

Zwei grundverschiedene und doch gleichwichtige Gruppen von Beziehungen sind zu erkennen.¹⁾ Erstens wollte ich die Ernährungsweise einer einzigen Art studieren; ich wollte die Beziehungen zwischen der Umwelt und der Nahrung, zwischen Arbeit und Bau der Organe erkennen, wollte sehen, welche beeinflussenden Faktoren sich hier fänden, wollte erfahren, wie der Ernährungsprozeß sich als eine Kette von Ursachen und Wirkungen als Nahrungsaufnahme, Verdauung, Secretion, Resorption, Umsatz abrollt (vgl. die gedankliche Methodik S. 395). Alles dies sind die natürlichen Beziehungen innerhalb eines Tieres; einige solche über den periodischen Ablauf der Verdauung und Secretion lege ich hier vor.

Zweitens wollte ich eine Reihe ökologisch verschiedener Gastropoden in ihrer Ernährung begreifen und wollte sie untereinander (und mit biologischen Funden an anderen Tieren) vergleichen; durch dieses Vergleichen knüpfte ich die gedanklichen Beziehungen. Sie verdichten sich zu physiologischen Typen; diese umfassen alle jene Arbeiten, welche den Organismen denselben Dienst leisten; sie sind bestimmt durch die Gleichheit im Endziel (Umfang) der Handlung und durch die Ähnlichkeit in der Art (Inhalt) der Handlung. Man kann so eine Reihe von Typen herausarbeiten und sie untereinander und nebeneinander ordnen; man kann z. B. so physiologische Darmtypen aufstellen²⁾ (vgl. S. 389 und 467).

Die Morphologie ist bereits dieselben Wege vorausgegangen: sie scheidet sich in die Morphologie der Art (natürliche Beziehungen) und in die vergleichende Morphologie (gedankliche Beziehungen). Die Physiologie wird ihr parallel arbeiten müssen. Die logische

1) Vgl. das ausführliche Werk TSCHULOCK'S „System der Biologie“, (Jena) 1910.

2) Ich muß mich hier auf diese ersten Andeutungen beschränken; mehr gehört nicht in den Rahmen dieser Arbeit. Ich werde in einiger Zeit den Versuch einer Darstellung vom Wesen des physiologischen Typus und eine Auseinandersetzung mit dem morphologischen Typus vorlegen.

Bestimmung des „Typus“ ist für die Morphologie und Physiologie verschieden.¹⁾

Es ist falsch, ausschließlich die natürlichen Beziehungen innerhalb eines Tieres zu suchen. Aber ebenso fruchtlos und einseitig ist es, Einzeltatsachen verschiedener Tiere zu vergleichen, ohne die natürlichen Beziehungen dieser Fakta zu kennen²⁾; das Beschreiben der natürlichen Zusammenhänge und das Erkennen gedanklicher Vergleichsbilder muß abwechseln wie Ein- und Ausatmen. Über die Wege „vergleichender“ und nichtvergleichender Physiologie herrscht heute bedauerliche Meinungsverschiedenheit.³⁾

Ich bin mir bewußt, daß ich während meines halbjährigen Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel im Sommer 1913 nur einen Teil meiner eben skizzierten Aufgaben erfüllen konnte. Die Physiologie wirbelloser Tiere steht heute da, wo die Physiologie der Säugetiere vor 50 Jahren stand.⁴⁾ Nur die ersten Schritte konnte ich gehen; das zunächst zu Beachtende über die makroskopische Anatomie, die Nahrung und Umwelt, Nahrungsaufnahme, Verdauung und Secretion veröffentliche ich hiermit. Unendliches bleibt zu tun übrig.

Die Anordnung der Arbeit habe ich mir so gedacht: ich teile das Ganze nach den großen Abschnitten der Ernährung ein, also zunächst in die Kapitel: Umwelt und Nahrung, Nahrungsaufnahme, Verdauung, Secretion. Innerhalb dieser Kapitel ziehe ich zunächst die natürlichen Beziehungen, indem ich die einzelnen Tierarten beschreibe. Dann versuche ich durch Vergleichen den

1) Zur Logik des Typus in der Morphologie s. NAEF, AD., Studien z. gen. Morphologie, in: *Ergebn. Fortschr. Zool.*, Vol. 3, 1913, p. 345; und TSCHULOCK, *System der Biologie*, (Jena) 1910; ferner: Derselbe, *Logisches und Methodisches*, Handb. der vergl. Anatomie v. LANG, Vol. 1, (Jena) 1912.

2) So untersuchte FRENZEL (in: *Nova Acta Leop.-Carol. Acad.*, Vol. 48, 1886) wohl 100 „Molluskenlebern“ auf ihren Bau, ohne bei einem Tier zu versuchen, die natürlichen Beziehungen aufzudecken; so schweben seine 3 Begriffe, Körner-, Kalk-, Keulenzellen, in der Luft. — Genau dasselbe bei HEUSCHEN, *Zur Kenntnis der blasenförmigen Sekretion*, in: *Anat. Hefte*, 1. Abb., Vol. 26, p. 573.

3) S. den Unterschied im Ziel der Bücher mit den Titeln „Vergleichende Physiologie“: JORDAN (Jena 1913), WINTERSTEIN (Jena 1910 bis 1915), PÜTTER (Jena 1912), und die „Allgemeine Physiologie“ von VERWORN (Jena 1909).

4) 1856 entdeckte CLAUDE BERNARD die Lipase des Pancreas.

physiologischen Typus zu erkennen — soweit dies bisher möglich ist.

Die gedankliche Methodik und die Technik ist den einzelnen Kapiteln (soweit nötig) vorausgeschickt.

Es wurden nur Fleischfresser untersucht, da ich an die Proteasesecretion besondere Fragen hatte.

Prosobranchier: *Natica millepunctata* und *hebraea* [*Tritonium nodiferum* und *cutaceum*], *Murex brandaris* und *trunculus*.

Heteropoden: *Pterotrachea mutica* (und *coronata*).

Opisthobranchier: *Pleurobranchaea meckelii*.

Ich habe viel liebenswürdige Unterstützung erfahren. Der Hohen Württembergischen Staatsregierung danke ich den Neapler Arbeitsplatz. — Herr Prof. Dr. F. BLOCHMANN hat mich mehrere Jahre hindurch unermüdlich und gründlich die Anatomie gelehrt, Herr Prof. Dr. JORDAN während vieler Jahre in persönlicher Aussprache und im Unterricht die Physiologie; desgleichen unterrichtete mich Herr Prof. Dr. BÜRKER in der Physiologie der Wirbeltiere und Herr Prof. Dr. H. THIERFELDER in der physiologischen Chemie. Allen vier Herren bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Besonders herzlichen Dank schulde ich hinsichtlich dieser Arbeit Herrn Prof. Dr. H. JORDAN. Er gab mir die ersten Anregungen zu physiologischen Untersuchungen. Er schlug mir vor, im Zusammenhang mit einem bestimmten Problem (s. Teil 2) die Verdauung carnivorer Schnecken zu untersuchen. Diese Untersuchungen auf den Verdauungs- und Secretionsablauf notwendig ausdehnend, kam ich zu Ergebnissen, die ich aus Zweckmäßigkeitsgründen zuerst veröffentliche. Herr Prof. Dr. JORDAN hat sich auch um diesen Teil der Arbeit unermüdlich gekümmert, hat mir während seines Aufenthaltes in Neapel viele Anregungen und Ratschläge gegeben, hat viele Ergebnisse selbst nachgeprüft und die ganze Arbeit zusammen mit Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN einer eingehenden Kritik unterzogen. Ich bin beiden Herren für ihre freundliche Anteilnahme immer herzlichen Dank schuldig.

Die Verwaltung der Zoologischen Station zu Neapel ist mir stets sehr liebenswürdig entgegengekommen, im besonderen Herr Prof. CERUTTI, die Herren Prof. BURIAN und HENZE sowie die Herren

Dr. NAEF und GAST. Allen Herren bin ich zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Fräulein K. WANGERIN-Halle hat meine ursprünglich für Stein-
druck bestimmten Neapler Zeichnungen für Textfiguren umgezeichnet;
auch ihr danke ich bestens für die Arbeit.

Soweit wir das Leben einer Schnecke wie eines niederen Tieres überhaupt kennen, scheint es uns ausgefüllt zu sein mit zwei Tätigkeiten: sich zu ernähren und sich fortzupflanzen. Darauf weist ihr Bau und ihr Verhalten hin.

Die Ernährung ist gebunden an die Nahrung, ihre Aufnahme, Verdauung, Resorption und ihren Umsatz.

1. Kapitel. **Umwelt, Verhalten und Nahrung.**

Das Leben ist abhängig von der Zufuhr von Energie. Diese steckt in der Nahrung.

Die Nahrung wird geboten von der Umwelt eines Organismus. Damit bietet sie die Energie, damit die Lebensmöglichkeit.

Verschiedene Umwelten bieten verschiedene Nahrung, aber auch dieselbe Umwelt bietet mancherlei Nahrung, eine Fülle vieler Nahrungsstoffe. Aus dieser Fülle haben sich bestimmte Tiergruppen an bestimmte Nahrung gewöhnt (Omnivoren sind die Ausnahmen). Die einen sind z. B. Detritusfresser, andere Pflanzen-, andere Tierfresser; darunter Spezialisten.

Diese Gewöhnung zeigt sich uns 1. im ausschließlichen Aufnehmen von nur ganz bestimmten Nahrungsstoffen, 2. in einer Anpassung der Ernährungsorgane an diese eine besondere Nahrung (S. 389 u. 467).

Beginnen wir also mit der Umwelt und der Nahrung, die sie bietet. Dabei sei gleich Einiges über das Verhalten der Tiere und wenige beobachtete Reizantwortungen mitgeteilt.

Wir wollen dieses Kapitel einteilen nach den verschiedenen Jagdgründen, auf denen die von mir untersuchten Formen leben. Wir werden dann sehen, wie die Tiere innerhalb ihrer Umwelt auf bestimmte Nahrungsstoffe spezialisiert sind.

Es ist sehr zu bedauern, daß noch keine planmäßige ökologische

Untersuchung des Golfes von Neapel vorliegt! Aus ihrer Kenntnis würden sich zahlreiche wichtige ökologisch-physiologische Beziehungen ergeben. Meine Angaben hier konnten nur nebenbei gewonnen werden.

Es kommen für uns vor allem 4 verschiedene Jagdgründe in Betracht.

1. Das Innere des Sandes nahe der Küste.

Hier lebt *Natica* in geringen Tiefen 2—20 m unter dem Meeresspiegel im Sande vergraben. Sie ist ein scheues Raubtier, das selten und dann nur nachts an die Oberfläche des Sandes kommt; sie geht 2—5 cm unter dieser auf Raub aus.

In der Station wurde sie am besten in flachen, 10 cm hohen Sandbecken gehalten, in denen der Sand nur 5—7 cm mit Seewasser bedeckt ist. Der Sand ist weniger sauerstoffreich als die Oberfläche des bewegten Wassers (wo z. B. *Murex* sitzt; vgl. S. 370). Deswegen muß er kräftig durchspült werden, so daß stets frisches Wasser den Sand aufwühlt; setzt die Durchspülung einmal aus, so kommen die Tiere nach kürzester Zeit sauerstoffgierig an die Oberfläche und sterben hier bald.

Natica millepunctata und *hebraea* sind große Tiere mit ansehnlichem Gehäuse bis zu 5 cm Höhe. Beide Arten sind bei reichlichem Futter lange haltbar, *N. josephina* dagegen ist mit schwachem Gehäuse ausgestattet, mit sehr großem lappigem Fuß und Mantel, der die kleine Schale ausgestreckt fast bedeckt; sie ist viel empfindlicher gegen Temperatur- und Druckschwankungen, stirbt meist schon nach wenigen Tagen, zumal im Sommer; sie ist also für längere Untersuchungen nicht brauchbar.

Recht interessant ist es, ein auf dem Sandboden kriechendes Tier zu beobachten. Es kriecht ziemlich schnell für eine Schnecke dahin, vielleicht 3 mm in der Sekunde, die kleinen noch etwas schneller. Langsam bewegt *Natica* den wassergeschwellenen Fuß voraus, schwingt ihn wellig hin und her, sorgsam tastet sie mit ihm die Umgebung ab. Hier scheinen Tastsinnesorgane zu liegen, die 2 Fühler sind gar nicht vorhanden oder stark verkümmert und werden nicht bewegt. Jede Delle, jede Höhe wird langsam betastet, ehe der ganze Körper darüber gleitet. Selten kann man am Rande die Gleitwellen des Fußes sehen.

Im Zimmer der Station, in dem ich beobachtete, herrschte diffuses Tageslicht, das von oben kam. Ich halte meine Hand un-

gefähr 50 cm vom Tier entfernt und lasse einen Schatten auf die kriechende *Natica* fallen: $\frac{1}{2}$ Sekunde danach zieht sie ihren ganzen Fuß, vor allem den Vorderteil, ein Stück zurück und liegt vollkommen still, wie gespannt. 2 Sekunden danach kriecht sie weiter. Lasse ich nach kurzer Zeit wieder einen Schatten fallen, so zuckt sie ebenso zusammen, beim drittenmal kaum mehr, beim viertenmal gar nicht. Aber schon nach einer Viertelstunde reagiert sie wieder auf den Schattenreiz.

Meist nur nachts kommt *Natica* an die Oberfläche des Sandes. Wenn man sie dann beleuchtet, zieht sie sich meist schnell zurück: wahrscheinlich eine negative Phototaxis. — So empfindlich sie gegen Lichtreiz ist, so unempfindlich gegen Schallreize. Eine große Glasglocke wurde dicht über dem Wasser, dann im Wasser geschlagen, daß es Wellen gab: keinerlei Reaktion.

Nimmt man *Natica* aus dem Sande, so zieht sie sich mit großer Geschwindigkeit in ihr Gehäuse zurück, das Fußwasser in Strahlen ausspritzend¹⁾; der Deckel schließt sich. Legt man sie nun auf den Rücken, so hebt sich nach kurzer Zeit der Deckel ein wenig. Der Hinterfuß kommt zuerst heraus. Beschatte ich, zieht sich das Tier sofort zurück. Jetzt lasse ich es in Ruhe: langsam wird der Vorderteil des Fußes sichtbar; ist der Deckel halb geöffnet, so streckt sich der Vorderfuß allmählich heraus. Er zeigt starke Wellenbewegung und greift suchend umher. Jetzt hat er den Sand unter sich getroffen; sofort beginnt er sich einzugraben: zu strecken und in den Sand einzupressen. Dabei krümmt er sich mit dem Rande nach oben, liegt also wie eine Hohlschaufel im Sande, so daß sich wohl 8 cm Sand auf der Schaufel befinden. Dadurch wird der Fuß vorn beschwert und wirkt wie ein Ankerhaken. Nun zieht das Tier den Hinterfuß nach. Der Vorderfuß ist verankert, dadurch hat der ganze Körper einen Stützpunkt. Nun kann das Tier sein schweres Gehäuse und seinen Hinterfuß nach vorn seitlich herunterklappen, bis der ganze Körper auf seiner Fußsohle liegt. Jetzt stößt sich der Vorderfuß gewaltig in den Sand; Pause, während der das Wasser im Fuß wahrscheinlich zurückströmt; wieder fährt der Fuß und damit das ganze Tier ein Stück tiefer in den Sand; der Hinterfuß ist still. Pause. Wieder ein Stoßdruck: so verschwindet das Tier allmählich ruckweise im Sande. (Eine

1) Vgl. SCHIEMENZ, Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, 1884, 1887.

vollständige Analyse der inneren Mechanik kann ich hier nicht geben.)

Die Nahrung der *Natica*. Sie nimmt als einzige der untersuchten Formen nur lebendes Fleisch zu sich. Versuche, sie mit totem zu füttern¹⁾, waren ebenso erfolglos wie die Bemühungen, ihr am Licht Nahrung beizubringen. Sie ist bei ihrer Lebensweise im Sande auf Tiere angewiesen, die dort unten leben; möglich auch, daß die Jagd auf solche Tiere ihre Lebensgewohnheiten bedingte. Aus der Menge der im Sande lebenden Tiere hat sie lebende Muscheln erwählt und ist zu ihrer Überwindung in eigenartiger Weise befähigt. Sie bohrt in die Schale vieler kleiner Muschelarten (wie *Maetra*, *Lucina*, *Tapes*, *Artemia*) ein Loch und frißt sie aus (S. 313). Sie lebt nur in jenen Tiefen, in denen solche Muscheln vorzukommen pflegen, also 2—5 cm unter der Sandoberfläche. Im Hunger überwältigt sie kleinere Artgenossen auf dieselbe Weise.

Es erscheint merkwürdig, daß Muscheln überhaupt überwältigt werden können, die allseitig von einer festen Schale und von den Mantelorganen und den Sinneswerkzeugen an der Einstromöffnung umgeben sind. Und doch sind allein 4 Eroberungsweisen bekannt, die von den Muschelfeinden benutzt werden, um den Burgbewohner lebend zu überwinden:

1. indem die Feinde den Tonus der Schließmuskeln überwinden durch stärkere tonische Muskelverkürzung: Seesterne (vgl. S. 372),

2. indem sie die Muscheln ganz verschlucken und im Magen ausdauen oder zertrümmern (?): *Bulla*²⁾,

3. indem sie die Muscheln anbohren und auffressen: *Natica*, *Sycotypus caniculatus*³⁾, *Purpura haemastoma*⁴⁾, *Urosalpinx cinerea* (Oyster drill)⁵⁾ und vielleicht noch mehr;

4. indem sie die Muscheln mittels eines Zahnes am Peristom aufbrechen: *Murex fortispina* preßt die Muschel zwischen Operculum

1) Nach GOULD, in: Rep. invert. anim. Massachusetts, p. 232 soll *Natica* auch tote Fische und andere angespülte Leichen verzehren. (Zit. nach JORDAN, Vergl. Physiologie, Jena 1913, Vol. 1, p. 267.)

2) JOHNSTONE, Einleitung in die Conchyologie, Stuttgart 1853, p. 346.

3) MENDEL and BRADLEY, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 13, 1905, p. 17. — COLTON, How Feelgur and Sycotypus eat Oysters and Clames, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 60, p. 3.

4) SIMROTH, H., in: Biol. Ctrbl., Vol. 9, 1890, p. 287.

5) An der nordamer. Ostküste.

und Peristom ein. Lassen die Schließmuskeln der Muschel nach, so schiebt sich der Zahn zwischen die Schalen und hält sie offen.¹⁾

2. Detritus- und Schlammgründe.

Steigt man aus den höheren Zonen ziemlich reinen Küstensandes hinab ins Meer, so kommt man an Detritus- und Schlammgründe in Tiefen von 20—40 m.²⁾ Das ist ein Grundgemisch von grobem Sand, Schlamm, Detritus. Hierher sinken eine Fülle toter Organismen dauernd hinunter, Strömungen treiben hierher von den Küsten Verwesendes. Hier lebt *Pleurobranchaea meckelii* (ein gutes buntes Habitusbild zeichnet VAYSSIÈRE, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 8, tab. 15).

Im Aquarium verkriecht sich *Pleurobranchaea* gelegentlich flach im Sande; dann sitzen mehrere in Nestern beisammen beim Fortpflanzungsgeschäft. Es sind ungemein zähe Tiere, die nach etwas Hungern auf Kommando fressen, Operationen gut vertragen, leicht zu bekommen sind, besonders im Frühjahr. Dazu ihr klarer Körperbau, die großen Mitteldarmdrüsenzellen: all das macht sie zu sehr geeigneten Versuchstieren.

Pleurobranchaea ist ein typischer Fresser nur toten Fleisches, der alles tote Fleisch verschlingt, das sein Kopflappen berührt.³⁾ Ich habe sie mit verschiedenem Fleisch füttern können. Aber Algen (*Ulva*, *Posidonia*) nehmen sie selbst im größten Hunger nicht, ebenso keine reine Cellulose, wie viele Versuche zeigten. Am leichtesten ist sie mit einer aufgebrochenen *Macra* zu füttern. Sie wird zu dem Zweck in flache Glasschalen gesetzt, so daß ihr Körper eben mit Seewasser bedeckt ist. Dann werden die *Macra*-Hälften in die Nähe des Mundes gebracht oder *Pleurobranchaea* mit dem Kopflappen daraufgesetzt. Dieser ausgefrante Kopfteil tastet den Gegenstand ab; alsbald stülpt sich der Rüssel hervor, und ein schnelles Fressen beginnt.

Ich glaubte, daß die Säure der Vorderdarmdrüse vielleicht bei dem Nahrungserwerb eine Rolle spielen könne. Deswegen tat ich *Pleurobranchaea* 2 Tage mit 3 lebenden Muschel-Arten (*Macra*, *Ar-*

1) SIMROTH-BRONN, Vol. 2, Prosobranchier, p. 545, nach FRANÇOIS.

2) Vgl. LO BIANCO, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 13, 1899, p. 451.

3) ENRIQUES, P., Il fegato dei Molluschi, *ibid.* Vol. 15, 1901, p. 367, gibt nur kurz als Nahrung Fleisch von Fischen und Krebsen an; Pflanzen wurden verweigert.

temia, *Lucina*) zusammen. *Pleurobranchaea* legte meist den Kopflappen unter eine Muschel, die sich allmählich daran gewöhnte und ruhig ihre Schalen öffnete. Es war selbst nach mehreren Tagen keinerlei Reaktion zu bemerken.

Bei frischgefangenen *Pleurobranchaea*en fand ich alles Mögliche tote Fleisch im Kropf: Eier von *Aplysia* massenweis, Sepien-eier, ein großes ausgezacktes Mantelstück von *Aplysia* (4 cm lang), eine kleine *Pleurobranchaea* (vgl. S 379).¹⁾

3. Steinige Küste, Posidoniawiesen, Korallinensecchen.

Der dritte Jagdgrund besteht aus Erhebungen im Meere von zweierlei Art. Erstens die Posidoniawiesen. Diese erheben sich bis zu 20 m unter dem Meeresspiegel; sie bestehen aus Sand und Schlamm und sind zumeist mit der Alge *Posidonia* bewachsen. Hier trifft man Holothurien, viele Schnecken, viel Taschenkrebse, Seepferdchen, Seesnaden.

Und zweitens sind es die „Korallinensecchen“²⁾, ebenfalls Erhebungen im Meere, aus einem Kern von Klippen der Lava oder anderem vulkanischem Gestein. Sie sind besetzt mit Korallenalgen, größtenteils *Lithothamnium*, *Lithophyllum* in einer Tiefe von 30 bis 100 m.

Daneben kommen die steilen, felsigen Küsten in Betracht mit ihrem Algenüberzug, den Schnecken, Krebsen usw.

Hier leben 2 der untersuchten Arten: *Tritonium* und *Murex*.

Tritonium cutaceum ist eine kleinere Form von nur 8 cm Schalenhöhe. Sein größerer Bruder ist das bekannte Tritonshorn, *Tritonium nodiferum*, von 26—45 cm Schalenhöhe.

Beide Arten sitzen ziemlich träge mit dem Fuß festgesaugt auf dem Felsen oder dem Sande. Die mächtige Wölbung der Schale von *Tr. nodiferum* ist dabei wie eine Schutzglocke um seine Weichteile gehüllt. Der Rand dieser Glocke ist 8mal ausgebuchtet und ist so mit 9 ziemlich scharfen Spitzen bewehrt. Sitzt *Tritonium* dem Fels an — oder im Aquarium der Glasscheibe —, so ist der Rand vielleicht 2 cm erhoben, so daß der Fuß von der Seite eben zu sehen ist. Wird der Fuß von irgendeinem Gegenstande berührt,

1) VAYSSIÈRE, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 12, fand Anneliden, Ostracoden im Kropf.

2) Vgl. LO BIANCO, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, 1899, Vol. 13, p. 452.

einem Tier oder z. B. einem Bleistift, so reißt *Tritonium* mit mächtigem Ruck das Gehäuse nach vorn und gegen den Boden, so daß die Zacken mit lautem Krach gegen die Glasscheibe schlagen und der berührte Gegenstand festgehalten oder zermalmt wird. Man kann oft am Tage diesen Krach hören.

Sitzt das Tier in Ruhe auf dem Sande, so hat es den Fuß tief darin vergraben. Die Zacken sind etwas in den Sand gebohrt. Als erste Zacke des Randes ist ein ca. 5 cm langes Stück emporgefaltet und erhebt sich damit etwa $4\frac{1}{2}$ cm über den Sand. In dieser Schalenverlängerung steckt der Siphon, eine Verlängerung der Mantelhöhllendecke. Trotzdem das Tier im Sande fest vergraben ist, kann es durch den Siphon atmen. So sitzt es bei seiner tagelangen Verdauungsruhe.

Scheint helles Licht ins Aquarium und lasse ich einen Hand Schatten auf den Siphon fallen, so zieht sich dieser sofort ein Stück zurück: Schattenreflex. Kriecht das Tier nun weiter, so wird der Siphon vorangetragen, die ganze Schale bis 8 cm über den Boden erhoben, die beiden, wohl 6 cm langen Fühler vorausgestreckt: so kriecht es ziemlich schnell.

Über Nahrung von *Tritonium* ist bereits geschrieben worden. SEMON hat angegeben¹⁾, daß *Tr. nodiferum* zahlreiche Holothurien verschlungen habe; so wurde eine *Hol. poli* von 21 cm Länge von einem *Tr. nodiferum* von 28 cm Länge verzehrt; desgl. ein *Asterias*; beide binnen 4 Stunden.

Ich kann diese Angabe nicht direkt bestreiten; sie trifft aber vielleicht nicht zu allen Jahreszeiten zu. Ich habe im Mai folgenden Versuch gemacht. Mit einem großen *Tr. nodiferum* wurden 4 Wochen zusammengesetzt: 6 *Holothuria tubulosa*, 1 Ophiuride, 3 Seeigel, 2 Seesterne, 1 *Synapta*. *Tritonium* hat nicht ein einziges dieser Tiere gefressen, weder lebend noch tot; es kroch wiederholt über die Echinodermen hinweg. Sobald ich dann eine tote *Sepia* hinzutut, kam *Tr. nodiferum* ziemlich schnell angekrochen und fraß lebhaft. Unten im Schauaquarium wurden die großen Tiere von Prof. CERUTTI auch mit toten Sepien oder *Loligo* gefüttert.²⁾ In Einzelhaft gingen beide Arten auf keinen toten oder lebenden Krebs (*Carcinus*).

1) In: Biol. Ctrbl., Vol. 9, 1890, p. 90.

2) Doch sagt der „Führer durch das Aquarium der zool. Stat. zu Neapel (Leipzig 1912), p. 97, daß *Tr.* „mit Begierde Muscheln fresse, einmal verzehrten 6 Tritonien in wenigen Tagen 10 kg Miesmuscheln“. Ich

Das gleiche Ergebnis wie mit *Tr. nodiferum* hatte ich mit *Tr. corrugatum*: sie fraßen keine Stachelhäuter, wohl aber tote Loligos. Aus diesen Gründen will es mir fraglich scheinen, ob Stachelhäuter zu allen Zeiten die Hauptnahrung dieser beiden Arten von *Tritonium* sind.

Recht übereinstimmend mit *Tritonium* ist das Leben von *Murex trunculus* und *brandaris*. Sie leben näher der Küste an Felsklippen, auf steinigem Grunde, von der Brandungszone bis zu 10 m Tiefe, da, wo viele Krabben vorkommen. Auch trifft man sie auf Posidonia-wiesen; beides ist wichtig für ihre Ernährung.

Es sind gemeine Tiere, die man leicht zu Hunderten haben kann. Das macht sie für physiologische Zwecke geeignet.

Ihr Gehäuse ist mit Stacheln bewehrt: die Formen an der Küste, in der Brandung haben kurze, kräftige, stumpfe Stacheln; die Tiere aus der Tiefe haben lange, spitze Stacheln.¹⁾ Im Aquarium sitzen sie als ein stachelig bewehrter Haufen in einer Ecke zusammen; sie geben das Bild eines Igels; eine Abwehrmaßregel?

Kann man bei *Natica* negative Photaxis wahrnehmen, so zeigt *Murex* positive. Es ist erstens leicht zu beobachten, wie der große *Murex*-Haufen von ca. 60 Stück immer an der hellsten Ecke des Aquariums sitzt. Ich habe dann die Lichtseite des Aquariums durch ein aufgelegtes Brett und vorgeklebtes Schwarzpapier verdunkelt: von den 60 Stück waren nach 2 Minuten 2 auf der Lichtseite, nach 20: 8, nach 60: 12. Nach 4 Stunden: 20, nach 6 Stunden: 49 usw.; nach 8 Stunden: alle. Sie kriechen an der Scheibe empor mit vorausgestrecktem langen Siphon, bis dieser aus dem Wasser emporragt. Dann spritzen sie einige große Tropfen Wasser aus dem Siphon aus und lassen sich herunterfallen, um an anderer Stelle wieder emporzukriechen; da oben am meisten Licht ist, so scheint mir dies ein Kriechen zum Licht zu sein, vielleicht damit zu besseren Sauerstoffverhältnissen.

Dafür spricht auch noch folgender Versuch. 30 Tiere sitzen wie gewöhnlich in der Nacht in einer Ecke. Eine starke elektrische Lampe von etwa 20 Kerzen wird in der entgegengesetzten Ecke dicht über dem Wasserspiegel angebracht; ein Schirm darüber, so

habe das nicht beobachtet. Es ist leider unbekannt, wie sie diese Muscheln bezwingen.

1) Nach Angabe des Herrn Dr. GAST, Neapel.

daß ein Kreis von 50 cm Durchmesser auf dem Boden des Aquariums beleuchtet ist mit abnehmender Lichtstärke nach dem Rande zu. Die Schnecken sind 60—70 cm vom Licht entfernt, damit außerhalb des Lichtkreises. Bald kommen von allen Seiten *Murex* angekrochen: den Siphon und die Fühler weit vorausgestreckt kriechen sie gerade auf das Licht zu. Sind die Tiere in den Lichtkreis hineingelangt, so bewegt sich wie spürend der Siphon nach allen Seiten. Kommen sie vom Lichtweg ab, so scheinen sie es zu empfinden und biegen im Winkel wieder aufs Licht zu; meist geht es ganz gerade. Bald kriechen 5 Schnecken an der Glaswand empor, immer näher der Lampe; diese strahlt aber wegen des Schirmes nur bis hart über den Wasserspiegel. Bald wandern sie übers Licht hinaus in die Dunkelheit hinein; sofort kriechen sie etwas zurück und strecken den Siphon und die Fühler dem Lichte zu; dabei nehmen sie eine ganz andere Stellung ein als sonst. Die Anzahl der lichtgereizten Tiere war folgende:

Zeit in Minuten	5	10	20	30	40	50	60	70	80
Anzahl	1	3	5	5	12	16	17	19	24.

Ich habe den Versuch wiederholt gemacht, immer mit dem gleichen Erfolge.

Welche Bedeutung die Phototaxis im Leben dieser Tiere hat, ist schwer zu sagen. Vielleicht hängt sie mit dem Sauerstoffbedürfnis zusammen: während *Natica* nach kurzer Zeit bei aussetzender Seewasserdurchspülung stirbt, kann sich *Murex* lange ohne Spülung halten. Vielleicht liegt das daran, daß *Natica* im Sande vergraben lebt, wo der Sauerstoffumlauf geringer ist als an der Oberfläche des bewegten Wassers, wo *Murex* sitzt. Diese Gegenden sucht *Murex* stets auf. Im ganzen scheint mir die Phototaxis die Regel und die negative die zu erklärende Ausnahme zu sein.

Die Phototaxis schließt nicht aus, daß die Tiere gelegentlich, wenn auch selten sich im Sande vergraben können; sie strecken dann den langen Siphon aus dem Sande heraus. Dieser ist als lange Ausfaltung der Mantelhöhlendecke von einem dornartigen Halbrohr umschlossen, einem Fortsatz der Schale.¹⁾

Die Bedeutung der Schalenstacheln hat V. BAUER¹⁾ zu klären versucht. Er gibt an, daß *Asterias glacialis* einen *Murex*

1) V. BAUER, in: Internat. Revue Hydrobiol., Vol. 6, 1913, p. 35, irrt wohl, wenn er annimmt, daß der Rüssel „in dem langen, der Schnecken-schale gegenüberliegenden Fortsatze stecke“.

deswegen nicht fressen konnte, weil er seinen Magen nicht über die Stacheln stülpen konnte. Während meiner vielmonatlichen Arbeit an *Murex* habe ich zufällig 3—4mal *Asterias glacialis* mit *Murex* in einem Becken zusammengehalten; dabei habe ich mindestens 3mal beobachtet, wie *Asterias* einen *Murex* fraß (leider bevor ich die Arbeit von BAUER las; deswegen habe ich dem Vorgang keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt; er muß weiter untersucht werden).

Doch sah ich folgendes: *Asterias* kriecht über die Schnecke hin, bis die Mundöffnung sich am Gehäuse befindet. Dann packen die Saugfüße im Umkreise des Mundes an dem Schalendeckel (Operculum) — soviel ich sehen konnte — an, indem der Seestern sich apicalwärts krümmt. Einmal zog *Asterias* von 9 Uhr abends bis 11 Uhr morgens; endlich hatte der Zug des Seesternonus den Tonus der Schnecke überwunden. Dann ward die Schnecke aus ihrem Gehäuse herausgeholt und vom Magen überstülpt. Vielleicht kann nur ein Seestern einen *Murex* fressen, denn nur ein so starker Tonus, wie jener ihn besitzt, vermag den starken der Schnecke zu überwinden (ähnlich beim Muschelfressen). Der Tonus wird überwunden nicht durch ruckweise Kraft, sondern durch stetig wirkenden Zug.¹⁾

Murex brandaris und *trunculus* sind oft für Pflanzenfresser gehalten worden. LEUNIS gibt an, sie seien Räuber auf Mollusken. Ich habe sie zunächst wiederholt mit Posidoniabüschelein und *Ulva lactuca* zusammengehalten, habe aber nie ein Fressen beobachtet. Dann habe ich sie in Einzelhaft mit lebenden und toten Schnecken, Muscheln, Holothuriern, Fischen, *Sepia*, zusammengesetzt: nur einmal sah ich nach langem Hungern einen Angriff auf eine tote *Tapes*, was mir ein Gelegenheitsfraß zu sein scheint. Lebende Muscheln wurden nie angegriffen. Dagegen habe ich mehrere hundert *Murex trunculus* und *brandaris* zu jeder Zeit leicht mit toten *Carcinus* füttern können; auf lebende Krebse gingen sie nie. Es scheint sich also hier um einen Nahrungsspezialismus zu handeln (seine vermutliche Bedeutung s. S. 425).

Ich legte in die Mitte des Aquariums einen toten *Carcinus*, an den Rändern des Beckens saßen viele *Murex*. Schon nach einigen

1) Vgl.: HERM. JORDAN, Tonusarbeiten. — Auch LUDWIG-HAMANN erwähnen in BRONN'S Klass. Ord. (Leipzig, 1899), *Murex* als Beute der Seesterne.

Minuten kamen 3—4 Stück auf die Beute losgesteuert, meist nicht gerade, aber sichtlich angelockt.

4. Plancton.

Das vierte Jagdgebiet ist das Plancton. Ich habe aus ihm absichtlich einen Vertreter entnommen, weil es mir wahrscheinlich war, daß hier die Ernährungsart besonders sein müsse; kennen wir doch schon sehr merkwürdige Nahrungsaufnahmen von *Janthina*¹⁾ und Pteropoden.²⁾ Das hat sich aber für *Pterotrachea* nicht bestätigt.

Ich habe die Heteropode *Pterotrachea* gewählt, weil sie groß und leicht zu bekommen ist. Sie ist eine glashelle Schnecke, die im Plancton von der Oberfläche bis 1000 m Tiefe vorkommt: pantoplanctonisch. Besonders im Frühjahr ist sie ziemlich häufig; ich habe fast täglich 1—2 Stück bekommen können, die man in besonderen Becken wohl 24—30 Stunden lebend erhalten kann: auf der Loggia wurde gegen das Licht ein Tisch, darauf eine Bank aufgestellt; darauf kamen 2 Planctongläser, wie sie die Station auf schwarzem Holzbock liefert. Sie werden mit leisem Wasserstrahl dauernd durchspült; das Wasser läuft ab durch einen Heber. So läßt sich gut beobachten, da man gegen das Licht sehen kann.

Die Tiere schwimmen dauernd in anmutigen Schlängelbewegungen durch die schmalen Becken. Sie liegen auf dem Rücken, die Fußflosse nach oben, den Rüssel zurückgelegt, die großen Augen voran. Die Bewegung wird hervorgerufen (vgl. Fig. G) 1. durch das Schlängeln des ganzen Körpers, 2. durch die schraubenförmige Bewegung der Fußruderplatte, 3. durch den Schwanz, das herzförmig auslaufende Hinterende: zwei horizontal gestellte kleine Lappen, die als Ruderplatten wirken wie beim Delphin. Der Schwanz wird als Steuer, dann aber auch zur Fortbewegung gebraucht, doch meist nur zur plötzlichen, besonders schnellen. Einem Tier fehlte der Schwanz: es schwamm ziemlich unbeholfen. Alle 3 Bewegungsorgane bedingen eine große Bewegungsfreiheit.

Ich habe *Pterotrachea* oft mit einem Glase Plancton zusammengebracht, das von größeren Formen wesentlich aus kleinen Crustaceen, Siphonophoren (*Diphyes*) und Salpen bestand. Ich konnte nie beobachten, daß *Pterotrachea* davon gefressen hätte. Nur die kleinen

1) SIMROTH, H., Acephalen und Gastropoden, in: *Ergeb. Plankton-exped.*, Vol. 2, du. e. 1895—1896.

2) STEUER, Planktonkunde, Leipzig, 1910, p. 633.

Anneliden, wie *Heteronereis*, wurden gern aufgenommen; meist dauerte es recht lange, bis *Pterotrachea* den Wurm fand. Auch andere Borstenwürmer, auch kleine Stückchen Fischfleisch wurden im Notfall genommen. *Pterotrachea* ist ein echter Räuber, der alles Fleisch bei Berührung mit dem Rüssel gleich anraspelt, z. B. den Finger eines Menschen. So halte ich es für sehr möglich, daß er sich auch von Pteropoden und anderen pelagischen größeren Tieren ernährt, soweit sich diese nicht erfolgreich wehren.¹⁾

Fassen wir die gelegentlich gewonnenen Ergebnisse kurz **vergleichend** zusammen, so ergibt sich folgendes:

1. Es kommen für uns 4 Jagdgebiete in Betracht, denen die Jäger in besonderer Weise angepaßt erscheinen:

a) Das Sandinnere — Beute: Muscheln — Jäger: *Natica*.

b) Schlamm, Detritusgründe — Beute: tote Weichtiere und anderes Aas — Jäger: *Pleurobranchaea*.

c) Steinige Küste, Korallinensecchen, Posidoniawiesen — Beute: Holothurien, Krabben, tote Cephalopoden — Jäger: *Tritonium*, *Murex*.

d) Plankton — Beute: Planktonwürmer, planctonische Gastropoden — Jäger: *Pterotrachea*.

2. Die Schnecken sind wie die meisten Tiere ausgerüstet mit der Fähigkeit zum Nahrungsunterscheiden; zu erkennen an der Tatsache, daß sie nur bestimmte Nahrung nehmen: sie sind Nahrungsspezialisten.

a) Sie haben ausgesprochene Gewohnheit auf Fleisch, nehmen Pflanzen gar nicht: Alle.

b) Sie fressen lebende Muscheln: *Natica*; oder andere lebende, zuweilen auch tote Tiere: *Pterotrachea*,

c) oder sie fressen jedes Aas: *Pleurobranchaea*,

d) oder als Aasspezialisten: *Tritonium* für Cephalopoden (Echinodermen?) — *Murex* für Krabben.

Spezialismus bei Gastropoden ist bisher bei *Limax* und anderen Pulmonaten (*Testacella*) bekannt²⁾, die aber im Notfall auch anderes als das Gewohnte nehmen sollen. Wichtig für die Beziehungen von Nahrungsaufnahme und Bau ist die Tatsache, daß die Raublungenschnecken Spezialisten auf Lumbriciden und Gastropoden sind.³⁾

1) Vgl. STEUER, Planktonkunde (Teubner, Leipzig), p. 634.

2) STAHL, E., in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 22, 1888, p. 55 ff.

3) SIMROTH-BRONN, Vol. 3, Abt. 3, p. 362.

3. Gemäß ihrer Lebensweise scheinen sich die untersuchten Tiere verschieden auf Licht einzustellen:

a) Sie können alle Licht wahrnehmen;

b) sie fliehen das Licht: negative Phototaxis: *Natica* als Sandbewohner;

c) sie suchen das Licht: positive Phototaxis: *Murex*.

4. Ein Schatten zeigt den Feind an: daher zuckt bei Beschattung zusammen:

das ganze Tier bei *Natica*,

das Vorderende des Siphos bei *Tritonium*.

Angaben über Phototaxis und Schattenreflex bei Gastropoden liegen bisher wenig vor: *Litorina rudis* wählt stets das Dunkel; man kann ihr den Weg durch Schatten vorschreiben und sie so bestimmte Wanderungen ausführen lassen.¹⁾ — Die Angaben für *Limax* und *Planorbis* lauten entgegengesetzt.²⁾ — *Helix* zuckt bei plötzlicher Beschattung mit Fühlern und Kopf zusammen.³⁾

Meine gelegentlich gemachten Beobachtungen können nur dürftig sein und verlangen besondere, planmäßige Weiteruntersuchung.

2. Kapitel.

Nahrungserwerb und seine Sinne, Nahrungsaufnahme.

Die Nahrung muß (bei unseren Tieren) empfunden werden, um aufgenommen werden zu können, sie wird also durch besondere Sinnesorgane bemerkt. Dann beginnt die Nahrungsaufnahme: das Hereinbringen der Nahrung zu dem Ort, an dem sie verdaut werden soll.

Nahrungsfang und seine Sinne sind selten beobachtet worden: die Organe der Nahrungsaufnahme (Pharynx, Radula) sind oft Gegenstand systematischer Untersuchungen zu Klassifikationszwecken gewesen.

1) DRIESCH, H., Heliotropismus der Hydroidpolypen, in: Zool. Jahrb., Syst., 1890, p. 147, und BOHN, H., Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière, Vol. 1, Institut gén. psycholog., 1905.

2) GRABER, V., Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinns der Tiere, Prag u. Leipzig, 1884. Gegen WILLEM, V., La vision chez les gastéropodes pulmonées, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 112, p. 4.

3) NAGEL, W. A., Beitr. z. Kenntnis d. Lichtsinnes augenloser Tiere, in: Biol. Ctrbl., Vol. 14, 1894.

Die wichtigsten Unterschiede ergeben sich bei vergleichender Betrachtung in der Art, die Nahrung aufzunehmen. Deswegen teile ich dieses Kapitel nach den 5 Haupttypen der Nahrungsaufnahme.

H. JORDAN unterscheidet in seiner „Physiologie wirbelloser Tiere“¹⁾ zwischen 3 Haupttypen der Nahrungsaufnahme: Strudler, Schlinger, Sauger. Ich möchte noch 2 weitere Typen hinzufügen: Kratzer und Tiere mit Ernährung nur durch gelöste Nahrung.

1. Die Strudler.

Strudler sind Tiere, die sich kleine Nahrungsteile durch Herbeistrudeln verschaffen.

Zu ihnen gehören keine der von mir untersuchten Formen. Ich führe aus der Literatur 2 Fälle hier an: 1. die Thecosomen unter den Pteropoden; sie wirbeln durch Flimmern die Kleinlebewesen des Planctons in den Mund;²⁾ interessanterweise haben sie kurze, verkümmerte Fühler; die Gymnosomen dagegen, die sich durch Greifen mit Saugnäpfen und Schleimfäden ernähren, haben ansehnliche Fühler. — 2. Auch *Limnaea* kriecht an der Wasseroberfläche, senkt den vorderen Teil der Kriechsohle, sammelt dort durch Wimpern Organismen und frißt sie auf.³⁾

2. Die Schlinger.

Unter Schlingern verstehe ich solche Tiere, welche die Beute nur ganz, unzerteilt in sich hineinbringen können, die also nicht oder nur sehr primitiv imstande sind, die Beute zu zerlegen. Diese Aufnahmeart hat den Vorteil, sehr große Beute durch starkes Erweitern der Aufnahmeorgane schnell verschlingen zu können, hat den Nachteil, auf Nahrung verzichten zu müssen, wenn die Beute zu groß ist, und den Fermenten eine sehr kleine Nahrungsoberfläche zu bieten.

a) *Pleurobranchaea*. Setzt man das Tier (wie oben geschildert) in ein flaches Gefäß mit Seewasser, so kriecht es planlos umher, beachtet die in seiner Nähe befindlichen aufgebrochenen Muscheln gar nicht. Wie zufällig stößt es dann mit seinem aus-

1) JORDAN, H., Vergl. Physiologie Wirbelloser, Jena, 1913, p. 642.

2) LOHMANN, H., Über den Reichtum des Meeres an Plankton, in: Wissensch. Meeresunters. (N. F.), Abt. Kiel, Vol. 7, 1902.

3) STEUER, A., Planktonkunde, Leipzig, 1910, p. 633.

gefransten Kopflappen nach vielem Umherirren auf eine Muschelhälfte. Sorgsam tasten die Fransen des Kopflappens die Nahrung ab. Auch BREHM¹⁾ nimmt an, daß dieser Kopflappen als Tastwerkzeug und die „Fühler“ als Geruchsorgan dienen. Jetzt setzt sich der mächtige Pharynx in Bewegung. Eine genaue Beschreibung seiner Form und Mechanik werde ich später vorlegen; hier folgen zunächst die wichtigsten Grundzüge, die zum Verständnis des Fressens eben notwendig sind.

Der unmittelbar arbeitende Teil sind die Wände der Pharynxhöhle mit der Radula. Die Höhle hat ovalen Querschnitt; ihre Seitenwände sind ausgekleidet wie mit einer Tapete von der gewaltigen Radula, deren gegen 7500 Zähne von vorn-unten nach hinten-oben gerichtet sind.²⁾ Die Hinterwand ist ohne Zähne; hier schließt ein ovales Polster aus Knorpel ab. Die beiden Kiefer²⁾, zu beiden Seiten der Pharynxhöhle gelegen, haben wohl keinen unmittelbaren Anteil an der Nahrungsaufnahme; jedenfalls können sie die eingebrachte Nahrung nicht abschneiden. Sie liegen in den Muskelbändern, die sich um sie bewegen und an sie anheften; nur der vorderste Rand steht ein wenig frei.

Die Höhle hat einen Eingang und einen Ausgang: vorn der Eingang ist schlitzförmig, die Radula geht etwas über den Eingang hinaus und schlägt dann auf den Außenrand um. Sie schlägt aber nicht nur nach unten um (wie bei *Helix*), sondern auch nach rechts und links; das ist wesentlich. — Der Ausgang der Pharynxhöhle ist eine Öffnung in der Höhlendecke, durch die man in den Ösophagus gelangt; er liegt in der hinteren Hälfte der Höhlendecke.

Die Wände der Pharynxhöhle sind der eigentliche Fangapparat. Muskeln bewegen ihn in der Vorbewegung so: die vorn am Eingang nach unten, rechts und links etwas umbiegende Radula wird weiter nach außen gezogen, indem sie wie eine Jalousie nach unten, rechts und links abgerollt und umgeschlagen wird. So muß die Höhle nach außen gestülpt werden, wie man einen Handschuhfinger umstülpt, bis die Hinterwand, das Polster vorn, frei nach außen liegt. Das ist der Höhepunkt des Vorstoßes.

Das Polster aus Knorpel wird jetzt gegen das Objekt, z. B. ein

1) BREHM'S Tierleben, 3. Aufl., Vol. 10, p. 310.

2) VAYSSIÈRE, Monographie des Pleurobranchidés, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 12, p. 33: Die Radula mißt im Höchstmaß: Länge 32 mm, Breite 21 mm. Er beschreibt die Stellung und Form der Zähne und Kiefer ohne jede Arbeitsdeutung.

Stück Fleisch, gedrückt. Dann beginnt die Rückbewegung: das Polster wird zurückgeführt, dadurch die Radula zurückgekremgelt; indem sie wieder in der Höhlung verschwindet, packen ihre Zähne beim Umbiegen das Fleisch von unten, rechts und links an, eine Zahnreihe hinter der anderen. Dadurch wird das Fleisch an 3 Seiten hineingezogen. Die Stellung der Zähne auf der Radula bedingt es, daß das Fleisch in der Pharynxhöhle zugleich von unten nach oben gedrückt wird. Wir haben also 2 Richtungen: von unten nach oben und von vorn nach hinten; das Fleisch geht die Diagonale. — Jetzt ist die höchste Einstülpungslage erreicht, die Höhle ist mit Fleisch ausgefüllt, das durch die Stellung der Zähne gegen die Decke der Höhle gedrückt wird. Jetzt verbreitert sich die Decke etwas, der Ausgang wird geöffnet, der Grund hebt sich und schiebt die Nahrung in den Ösophagus. Die Zähne der Radula sind bekanntlich gebogene Haken,¹⁾ die beim erneuten Vorschieben glatt an der Nahrung vorbeigleiten, um bei der erneuten Rückbewegung wieder einzuhaken. — Durch die Körperhaut sind die gewaltigen Würg- und Schlingbewegungen, dann die Peristaltik des Vorderdarmes zu sehen. Schneidet man einem Tier die Rückenhaut auf, so reizt man damit die Pharynxnerven, die Bewegungen sind dann noch besser zu beobachten.

Das Grundsätzlich-Wichtige bei dieser Maschinenbewegung ist: es arbeiten 1. der Boden der Pharynxhöhle, 2. die beiden Seitenwände rechts und links. Dadurch wird also jeder Körper von unten, von rechts und links gepackt und hineingezogen, wie durch 3 Zahnräder, die sich gegeneinander bewegen und so alles mitreißen.

Was leistet diese Maschine? Dieser Pharynx wirkt als Greiforgan, nicht wie ein Schabe- oder Kratzwerkzeug. Zum Beißen ist eine Radula immer untauglich; zum Schaben oder Kratzen fehlt die entgegengerichtete Kraft, welche die Beute festhält (vgl. S. 380). Wenn *Pleurobranchaea* ein Organ zum Festhalten der Beute hätte, so würde sie leicht von großen Fleischstücken, die es festhält, abschaben können; die Stücke würden dann zugespitzt von unten, rechts und links wie ein Bleistift. Das kann aber *Pleurobranchaea* nicht. Wenn sie z. B. tote Artgenossen frißt, so muß sie diese ganz verschlingen oder den Fraß aufgeben. Man kann daher oft im Aquarium eine tote *Pleurobranchaea* liegen sehen, deren Fuß

1) Abbildungen bei VAYSSIÈRE, a. a. O., Vol. 12.

oder Teile des Rückens zu einem Strick von etwa 1 cm Durchmesser zusammengedreht sind; diese Fleischwurst ist dann oft 5—8 cm lang. Hier hat eine andere *Pleurobranchaea* angefressen, hat das Fleisch hineingewürgt, bis es innen keinen Platz mehr hatte. Abbeißen kann sie nicht, bleibt also nichts übrig, als den Fang fahren zu lassen, was durch völliges Ausstülpen des Pharynx, damit Zurseite-schlagen der Radulahaken und Zurückkriechen auch gelingt.

Sonst wird das Fleisch mit großer Geschwindigkeit in den Kropf geschoben. Zum Ausfressen einer *Mactra* braucht *Pleurobranchaea* nur 2—3 Minuten. Dadurch ist sie befähigt, große Beute schnell aufzunehmen und dann lange Zeit davon zu leben. Die mit einem Male aufgenommene Nahrungsmenge ist die größte bisher bei Gastropoden beobachtete: eine große *Pleurobranchaea* hatte eine etwas kleinere vollkommen verschlungen; zu einem Knäuel zusammengedreht und -gepreßt lag die kleine im Kropf der großen. Die große wog ohne Beute 68 g, die kleine tote 27 g. Also wog die Beute fast die Hälfte des Räubers!

b) Dem Unglück, die Beute aufgeben zu müssen, entgeht *Pterotrachea*. Die Nahrungsaufnahme wird wohl vor allem durch den Berührungsreiz am Pharynx veranlaßt.¹⁾ Trotz des kleinen Beckens, trotz der vielen Nahrung fand *Pterotrachea* die Beute nur, wenn sie diese mit dem Munde berührte; hier beschreibt auch LEUCKART²⁾ ein sehr hohes Cylinderepithel mit starker Cuticula, auf dieser Sinnesborsten.³⁾

Die lebenden *Heteronereis* werden meist in der Mitte angepackt, zappeln heftig, werden aber festgehalten. „Beim Hervorstrecken der Zunge klappen sich die Seitenzähne zangenähnlich auseinander und werden beim Einziehen wieder zusammengeschlagen; mittels dieser Greifbewegung werden kleinere Seetiere erfaßt.“⁴⁾ *Pterotrachea* läßt nicht los, sondern schlingt so sehr, daß die beiden Enden von *Heteronereis* sich zusammenlegen und der Wurm so ganz eingeschlungen

1) COHNHEIM, in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 80, 1912, gibt auch noch den Buckel am Kopf an. (Leider sah ich die Arbeit erst nach meinem Neapler Aufenthalt.) Merkwürdig wäre es, wenn die Augen, die so sehr groß sind, beim Nahrungsuchen keine Rolle spielten.

2) LEUCKART, Zoolog. Untersuchungen, 1854, Heft 3.

3) BOLL, FR., Histologie des Molluskentypus, in: Arch. mikrosk. Anat., Supplement 1869, p. 59.

4) CLAUD-GROBEN, Lehrb. d. Zoologie, 7. Aufl., 1905, p. 608.

wird. Dabei ist *Heteronereis* 2,7 cm lang, *Pterotrachea* nur 6,6 cm. Auffallend ist wieder die Geschwindigkeit: diese große Beute von $\frac{1}{3}$ der eigenen Länge wird in 10—20 Minuten hinuntergeschlungen.

Pterotrachea besitzt keinen Rüssel (im Sinne der Prosobranchier), sondern einen rüsselartig verlängerten Vorderleib mit dem großen Pharynx vorn daran (dieser ist rot: wahrscheinlich von Hämoglobin analog *Paludina*, *Sycotypus*¹⁾ usw.). Die Bewegung der Radula beschreibt GEGENBAUR²⁾: „Die Zähne sind säbelförmig, mit scharfer Spitze, und am Rande der Radula in der Art eingelenkt, dass beim Hervorstrecken der Reibplatte sie sich aufrichten, weit nach aussen sich umschlagen und erst beim Rückziehen sich wieder platt auf die Radula legen. Es ist klar, dass auf diese Weise ein sehr intensiv wirkender Fangapparat zustande kommt, der nur schwer das einmal zwischen seine Haken gerathene wieder loslässt.“ Einen Kiefer besitzt *Pterotrachea* nicht.

Der ganze Körper ist beim Schlingen in wilder Tätigkeit, er dreht sich um seine Längsachse, schlängelt hin und her, rudert und reißt hin und zurück. Durch dieses Reißen kann *Pterotrachea* auch Teile eines großen Nahrungsbrockens losziehen. So braucht sie ansehnliche Beutestücke nicht fahren zu lassen, kann also auch im Hunger mit größeren Fleischbrocken gefüttert werden.

3. Die Kratzer.

Nur ein kleiner Schritt weiter: die Tiere gehen stets an größere Beute, sie müssen also befähigt sein, Stücke davon abzukratzen und so zerkleinert zu verschlingen. Beim Kratzen üben sie eine Zugkraft auf die Beute aus: die Haken der Radula reißen die Beute zum Tier hin. Deswegen muß eine andere Kraft da sein, die einen Gegenzug vom Tier fort ausübt. Da die meiste Beute beweglich ist, muß dieser Gegenzug vom Tier selbst geleistet werden: deshalb sind Haltorgane ausgebildet, mit denen die Beute festgehalten wird, so wie ein Vogel mit den Klauen festhält und mit dem Schnabel abreißt.

Mir scheinen die meisten Gastropoden zu den Kratzern zu gehören, unter den untersuchten Formen: *Murex*, *Natica*, *Tritonium*.

1) MENDEL und BRADLEY, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 13, 1905, p. 17.

2) GEGENBAUR, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, Leipzig, 1855, p. 142.

Durch welche Sinnesorgane *Murex* ihre Beute findet, kann ich nicht angeben. Jedenfalls besitzt sie (im Gegensatz zu *Pleurobranchaea* und *Pterotrachea*) gute Organe des chemischen Sinnes, um in einiger Entfernung von 40—50 cm sichtlich gereizt zu werden. Sie steuert bald ungefähr auf die Beute zu, im Zickzack, rennt auch daneben, hat aber nach einigen Minuten die tote Krabbe gefunden. Da sie Rüssel und Siphon weit vorausstreckt, ist es möglich, daß hier Sinnesorgane liegen.

Hat *Murex* eine Krabbe gefunden, so kriecht sie auf diese darauf und betastet sie von allen Seiten, bis sie ein geeignetes Loch gefunden hat. Das ist bei *Carcinus* nicht einfach; ich habe wiederholt beobachtet, daß sie lange suchte, endlich das Abdomen etwas heruntergeklappt fand, durch Vorkriechen weiter öffnete und durch den After mit dem Rüssel eindrang. Oder wenn ich der toten Krabbe die Beine ausgerissen hatte, so fand sie durch die Beinlöcher den Eingang, sonst stets durch den After.

Ihre Stellung bei der Nahrungsaufnahme ist sehr verschieden; oft sitzen 2 *Murex* auf einem Krebs. Das Aus- und Abkratzen des Krebses wird durch das Festhalten der Beute sehr unterstützt. In allen Fällen dient der Fuß als Greiforgan. *Murex* saugt sich mit dem Fuß auf der Krabbe so fest, daß sie nicht leicht zu entfernen ist, beim Herausnehmen der Krabbe aus dem Wasser ruhig sitzen bleibt, erst abfällt, wenn sie sich einziehen muß. Vorder- und Hinterfuß umklammern die Beute so, wie wir 4 Finger platt gegen die Handfläche drücken. So sitzt *Murex* 7—8 Stunden an derselben Stelle, dann ist ein kleiner *Carcinus* leer gefressen; die Geschwindigkeit ist also weit geringer als bei den Schlingern.

Der Rüssel wird sehr weit vorgestoßen, so weit, daß er in alle Winkel des Krabbenkörpers hineindringt. Wenn man ihn bei einem toten Tiere ausspannt, wird er ungefähr 23 mm lang.¹⁾ Diese Länge wird gerade zum Ausfressen eines *Carcinus* normaler Größe genügen; der Krebs ist nach ca. 6 Stunden völlig leergefressen, in keinem Winkelchen sitzt mehr ein Stück Fleisch. Ich dachte zu-

1) LEIBLAIN, Beitr. z. Anat. d. Purpurstachels, in: Ztschr. organ. Physik (HEUSINGER), Vol. 1, 1827, p. 1, gibt an, daß der Rüssel bis 3 Zoll (gleich 26 mm) lang werden könne. — Sein Bau ist ersichtlich aus der guten Beschreibung des Rüssels von *Buccinum*, die OSWALD (in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 28, 1894, p. 119) gibt. Er sagt, der Rüssel von *Murex* sei im Verhältnis zu dem von *Buccinum* klein, hätte aber sonst dieselben Bauverhältnisse.

nächst an Außenverdauung, da aber im Magen sich deutlich abgeschabte Stückchen Krebsfleisch finden, ist *Murex* sicher ein Kratzer.

Das Fressen selbst ist nicht zu sehen; das liegt daran, daß der Kopf in 2 schmalen Lappen endigt; bei der Nahrungsaufnahme wird der Rüssel nach vorn-unten gestoßen und ist von beiden Lappen bedeckt.

Wir haben oben gesehen, wie *Natica* auf dem Sande kriecht, den Vorderfuß wellenartig bewegt, tastend, suchend (S. 364). Hier liegen wahrscheinlich die Organe des chemischen Sinnes, denn die Fühler sind (wie gesagt) rückgebildet. Der Vorderfuß stößt auf dem Sande auf eine daliegende *Maetra*. *Natica* kriecht ein Stück auf die Muschel, diese schließt sich. Jetzt macht *Natica* Anstalten, die Muschel zu umpacken. Kaum hat diese die *Natica* gefühlt, so schließt sie ihre Schale; dann kommt mit einem Ruck ihr Fuß herausgeschneilt, fährt gegen den Sand und schnellt die Muschel wohl 4—6 cm weit dahin; so entrinnt sie dem Feinde. Einmal war sie in eine Ecke des Aquariums geraten. *Natica* kriecht ihr nach, *Maetra* macht wieder 2 Sprünge, fährt aber gegen die Glaswand. Mit dem 3. Sprung endlich kommt sie etwas zur Seite, mit dem 4. aus dem Bereich der Schnecke. Aber meist dauert das nicht lange; in dem kleinen Aquarium hat *Natica* die *Maetra* bald wieder berührt. Jetzt erlahmt die Sprungkraft der Muschel, jetzt wird sie umpackt. *Natica* kriecht ein Stück auf die Muschel darauf, krümmt dann den Fuß nach unten und schiebt so den Hinterfuß unter die Beute. Dann wendet sie sich ein wenig mit dem Vorderfuß zur Seite und hat nun zwischen Mittel- und Hinterfuß die Muschel eingeklemmt, wie wir 4 Finger platt gegen die Handfläche legen. Jetzt gräbt sich der Vorderfuß (wie S. 365 geschildert) ruckweise in den Sand, der Hinterfuß zieht die eingeklemmte Muschel nach. In einer halben Minute sind Räuber und Beute im Sande verschwunden.

So umgreift *Natica* in stets gleicher Weise ihre Beute; so umpackt sie diese auch unter dem Sande. Wenn man schnell aus dem Sande die fressenden Tiere herausnimmt, sieht man sie die Muschel umklammern, wie SCHIEMENZ beschrieben und gezeichnet hat.¹⁾ Diese

1) SCHIEMENZ, P., Wie bohrt N. die Muscheln an? in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 10, 1891.

Jagdweise bestätigt die allgemeine Erfahrung, daß Räuber mit relativer Schnelligkeit und mit Werkzeugen ausgerüstet sein müssen, um ihre Beute einzuholen und festzuhalten (wenn sie nicht Fallsteller sind, zu denen man die Cölenteraten rechnen könnte). Man sollte solche Jäger unter den „Schnecken“ nicht vermuten; *Natica* zeichnet sich eben durch besondere Kriechschnelligkeit und Greiffähigkeit aus.

Aber sie kann noch mehr. Um in das Innere der Muschel zu gelangen, muß *Natica* ein Loch in die Schale schleifen. Aus ihrer stets gleichen Stellung beim Umpacken der Muschel erklärt sich, daß das Bohrloch sich stets an derselben Stelle befindet: bei 183 untersuchten Muscheln dicht am Schloß in der Mitte des oberen Buckels (also da, wo am meisten Fleisch sitzt); nur bei 6 ein wenig tiefer, aber nie über die Mittellinie der Schale hinunter.

Die Bohrlöcher von *N. millepunctata* und *hebraea* sind an Größe sehr ähnlich, nur verschieden nach dem Alter des Tieres; der herausgebohrte Körper würde die Form eines ringförmigen Ausschnitts eines Kegels haben und würde also oben einen größeren Durchmesser als unten besitzen. Unter 189 fand ich folgende Größen:

Das größte Loch:	oben	4,5 mm
	unten	2,7
Mittelgröße:	oben	3,7
	unten	2,5
Das kleinste:	oben	1,8
	unten	1,5

Von *N. josephina* sind die Löcher gleichmäßiger groß, da ich Tiere von fast immer derselben Größe bekam und sie nur kleine Muscheln angehen: in der Regel oben 2,5 mm, unten 2,3 mm.

Sehr auffallend ist es, daß unter 9 angebohrten kleineren Artgenossen von *N. hebraea* je 4 und 5 an genau der gleichen Stelle angebohrt werden: 4 dicht oberhalb des Nabels angebohrt, indem der Außenrand der Schale horizontal lag — 5 ungefähr 12—14 mm vom Außenrande etwas seitlich an der letzten Wölbung angebohrt, indem der Außenrand der Schale genau senkrecht stand.

Womit nun *Natica* die Muscheln anbohrt, kann ich noch nicht genau entscheiden. SCHIEMENZ nimmt an, mit einer „Bohrdrüse“, die sich an der Ventralseite des Rüssels findet. Dafür spricht: 1. zieht man eine fressende *Natica* flink aus dem Sande, so zieht sie sich schnell in das Gehäuse zurück; gelegentlich ist es

möglich, zu sehen, wie der Rüssel auf der Muschel darauf liegt; dieser ist also sicher beteiligt. 2. Der Durchmesser des Bohrloches stimmt mit dem Durchmesser der Bohrdrüse auffallend überein. — Dagegen spricht: es ist heute noch nicht einzusehen, wie eine solche weiche Drüse eine Schale von oft 3 mm Dicke in 1—2 Tagen durchbohren soll. SCHIEMENZ hat angenommen, daß H_2SO_4 -Ausscheidung die Auflösung des Kalkes beschleunigen solle; er hat also eine Säuresecretion der Bohrdrüse vermutet. Allerdings würde schon eine 1% Schwefelsäure das Bohren sehr beschleunigen: die Zeiten ohne und mit geringem Säurebetupfen verhalten sich wie 4:1, wie ich bei einem Versuch mit einem stumpfen Bohrer sah. Aber ich habe im Gegensatz zu SCHIEMENZ niemals eine Säure feststellen können. Mehrere Prüfungen ergaben Folgendes: gewiß, die Drüse färbt blaues Lackmuspapier etwas rot (der Beweis von SCHIEMENZ), aber Kongorotpapier wird keine Spur gefärbt (und das wäre das rechte Erkennungszeichen für eine freie Säure). Ferner: die Rötung des Lackmuspapieres nimmt bei elektrischer Reizung nicht zu. Vor allem aber färbt der Schleim am Fuß und an den Seiten Lackmus stellenweise ebenfalls rot; die schwache Säure ist also keine Sonderreaktion der Bohrdrüse! — Ich machte weiter folgenden Versuch: 6 Bohrdrüsen wurden in einer Achatschale mit etwas chem. neutralem Sande zerrieben, mit 1 ccm Wasser aufgeschwemmt und filtriert. Die Acidität betrug 0,05 ccm $\frac{1}{10}n$ NaOH beim Titrieren gegen Phenolphthalein (Kontrolle mit Sand und Wasser auf Basen). — Also: in der Bohrdrüse befindet sich keine freie Säure; geringe Mengen Säure findet sich überall auf dem Körper im Schleim. Ich möchte auch annehmen, daß *Natica* mit dieser Drüse bohrt, aber wie?, das ist heute noch ein Rätsel.¹⁾

Die Hauptschwierigkeit liegt eben darin, daß man *Natica* durch nichts zwingen kann, außerhalb des Sandes ihre Nahrung aufzunehmen; deswegen kann man nur so schwer unmittelbare Beobachtungen machen. Sicher scheint mir Folgendes zu sein: die Nahrungsaufnahme findet durch das gebohrte Loch statt. Ich habe wiederholt Muscheln von *Natica* umklammert gefunden, die völlig geschlossen waren, Schließmuskeln intakt(!). Kiemen und Darm größtenteils ausgefressen, Ränder der Freßstellen etwas ge-

1) Dabei darf ich gleich darauf hinweisen, daß uns der chemische (oder mechanische) Vorgang anderer Bohrungen auch noch recht unbekannt ist: wie der Seeigel, der Bohrschwamm, die Bohrmuschel, Actinien den Felsen anbohren?

zackt, Reaktion der Freßstellen neutral. Oder: die Muschel ist geschlossen; innen ist sie gänzlich leergefressen, auch die Schließmuskeln sind fort; wahrscheinlich ist auch am Gelenk etwas zerstört, denn die Muschel klafft nicht. Merkwürdig ist, daß in mehreren solchen Fällen das Loch an seinem Boden nicht kreisrund war, sondern halbmondförmig, wie schon SCHIEMENZ beschrieben hat.

Ehe ich bei *Murex* erfuhr, was ein solcher Rüssel zu leisten vermag, glaubte ich, daß *Natica* durch Außenverdauung sich ernähren müsse. Zu dem Zweck müßte also *Natica* ihre Protease in die Muschel spucken und das außenverdaute Fleisch aufsaugen. Drei Tatsachen sprechen gegen diese Annahme:

1. Bei Muscheln ist bisher keine Protease gefunden worden; man hätte also mit den nötigen Kontrollen die daraufgespuckte Protease leicht nachweisen können. Ich habe zu diesem Zwecke halbausgefressene Muscheln (meist *Tapes*, *Lucina*, *Macra*) folgendermaßen untersucht (vgl. die Technik, S. 401): a) nach der Extraktionsmethode mit Casein, Karminfibrin, b) die frisch aufgeklappte Muschel nach der Seidenpeptonmethode und durch Auflegen von Karminfibrinstücken mit etwas Seewasser (unter Toluolzusatz). Es gab folgende Ergebnisse: Casein- und Karminfibrinmethode in 7 Fällen stets negativ, beim Hauptversuch wie auch bei den Kontrollen mit Seewasser und intakter Muschel. Auflegen von Karminfibrin in 4 Fällen negativ, desgl. die Kontrollen. Seidenpeptonmethode in 5 Fällen mit den Kontrollen an intakter Muschel positiv (s. die Kritik der Seidenpeptonmethode, S. 402). Daraus ergibt sich also, daß keine Protease auf die Muschel gespuckt wurde.

2. Es spricht der Bau des Pharynx und seine Arbeit theoretisch schon gegen eine Außenverdauung. Die Arbeit des Pharynx ist verschieden von der des Schlingers *Pleurobranchaea*. (Wieder erwähne ich hier nur das Mechanisch-Wichtige und verweise auf die bekannten anatomischen Beschreibungen.¹⁾) Die Radula sitzt in der Pharynxhöhle bekanntlich dem Zungenknorpel mit seinen Muskeln auf. Dieser wird vorgestoßen, dadurch die Radula hinausgeschoben und so nach unten abgerollt, daß sie auf der Beute liegt. Die Widerhaken der Zähne sind jetzt nach vorn

1) YUNG, EMILE, in: Mém. cour. Mém. Sav. étrang. Acad. Belgique Vol. 49, 1888, Nr. 1. — Auch AMAUDRUT, AL., in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 7, 1898, p.1. — Dann: OSWALD, AD., in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 28, 1894, p. 119, und die Lehrbücher: SIMROTH-BRONN, JORDAN, HESCHELER, in: LANG.

gerichtet. Zurückschieben: die Radula wird wie eine Kreissäge von unten nach oben abgerollt, gleichzeitig von hinten nach vorn, dann von vorn nach hinten; dadurch beschreibt sie einen Halbkreis und reißt bei dieser Kreissägenbewegung Stückchen der Beute mit den Widerhaken los.¹⁾

Es ist klar, daß diese Kreissäge weit mehr berufen ist, Stücke loszureißen, als das Greiforgan von *Pleurobranchaea*. Es kommt hinzu, daß *Natica* ihren Fuß als Festhaltorgan benutzt (wie eben beschrieben). Vielleicht arbeiten auch die besonders starken Kiefer bei der Nahrungsaufnahme mit, die hier zu 2 festen Platten ausgebildet sind.²⁾

Die starken Reißbewegungen der Radula merkt man, wenn man einer *Natica* den Finger hinhält: es werden kleine Stücke der Epidermis losgerissen (gut zu sehen, wenn man das Gehäuse zertrümmert und so das Tier stark gereizt ist). Solche gefährlichen Raubwerkzeuge braucht kein Tier mit Außenverdauung; das spricht schon theoretisch gegen eine solche.

3. Es finden sich nach der Nahrungsaufnahme zwar stark angehaute, aber noch deutlich geformte Stückchen im Magen, von der Größe, wie sie die kleine Radula abschaben kann.

Nach diesen 3 Gründen (vor allem dem 1. und 3.) muß ich sagen, daß Außenverdauung nicht stattfindet und daß *Natica* zu den typischen Kratzern gehört.

Ziemlich groß ist die Nahrungsmenge, die *Natica* mit einem Male bewältigt: sie selbst wiegt 5 gr im Durchschnitt (ohne Schale), sie frißt eine *Maetra* von 1,45 gr (ohne Schale) leer, also fast $\frac{1}{3}$ ihres eigenen Gewichtes. Aber dazu braucht sie längere Zeit; wie lange, habe ich nicht genau ermitteln können.

Zur Nahrungsaufnahme von *Tritonium* kann ich nur Weniges sagen. Der Sitz des chemischen oder Tast-Sinns scheint mir im Fühler und eventuell im Rüssel sich zu befinden, mit denen beide *Tritonium*-Arten ihre Beute betasten. Über den Grad der Fähigkeiten beider Arten machte ich verschiedene Beobachtungen: *Tr. corrugatum* fand

1) OSWALD (a. a. O.) spricht bei *Buccinum* im gleichen Sinne von „Gleiten der Radula über den Zungenknorpel nach Art eines Bandes über eine Welle“.

2) SIMROTH-BRONN, Prosobr., p. 453. — HESCHELER, in: LANG, p. 283.

am Aquariumsrand sitzend erst nach 4 Stunden einen *Loligo*, der ziemlich dicht das *Tritonium* berührte und bereits faulig roch; ein andermal fand dieselbe Art einen *Loligo* erst nach 7 Stunden, der dicht neben *Tritonium corrugatum* im Sande steckte. — *Tr. nodiferum* fand dagegen 3mal einen großen toten *Loligo* in 1 Std., der 30 cm von ihm ablag.

Beide untersuchte Arten sind Kratzer oder Schaber. 1. *Tr. corrugatum*. Zunächst betastet es mit seinem Rüssel den Tintenfisch, saugt sich aber weder fest, noch beißt es zu. Nach langem Abtasten stößt es mit Gewalt den Rüssel¹⁾ gegen *Loligo*, beißt kräftig hinein und reißt ein Stück los, daß kleine Hautfetzen umherschweben. Dabei kann der Rüssel bis zu 4 cm lang werden. Man kann deutlich die Vor- und Rückstoßbewegung der Radula wie einer Art Kreissäge sehen. Es sieht aus, als wenn *Tr.* die Beute abweide, die hin- und hergezogen wird, da er sie nicht festhält. So werden Stücke Haut, Fleisch, Knorpel abgerissen, bis nach 20 Stunden der *Loligo* halb verzehrt ist; eine Menge Reste liegen auf dem Boden verstreut.

2. *Tr. nodiferum*. Es kommt langsam auf einen großen *Loligo* zugekrochen, tastet mit seinem langen Fühler und seinem Rüssel den Leichnam ab, dann streckt es weit aus seiner Schale den massigen Fuß heraus, schiebt ihn auf den *Loligo* herauf und darunter, dreht und wendet so lange, bis *Loligo* in der Längsrichtung des Fußes liegt. Dann umschließt *Tr.* ihn mit den beiden seitlichen Rändern des Fußes, so wie wir die Seitenränder unserer Hand zusammenkrümmen (nicht wie *Natica* und *Murex* mit Vorder- und Hinterfuß). So liegt *Loligo* bald in einer großen Fleischröhre eingeschlossen. Wie ein dicker Menschendaumen kommt jetzt der mächtige Rüssel hervor, beklopft das vordere *Loligo*-Stück, wobei die Fühler alles abtasten. Jetzt beginnt *Tr.* zu schaben; in nickend-rhythmischer Bewegung kratzt es die Haut ab, so daß bald eine lange Bahn davon frei ist. Da *Tr.* auch Kiefer besitzt, so ist es möglich, daß es die Bissen außer abschaben, auch abbeißen kann(?). Ein Arm wird in den Rüssel hineingezogen, nach einiger Zeit kommt wieder ein Stück von ihm heraus: es sind deutlich Teile abgeschabt.

Langsam zieht sich der Fuß immer weiter in das Gehäuse hinein. Die Beute wird vom Fuß immer mehr zusammengepreßt; jetzt

1) Seinen Bau beschreibt OSWALD (a. a. O.) wie den des *Buccinum*; darauf sei verwiesen.

ist sie ganz verborgen unter Fuß und Gehäuse, nur der Arm sieht noch heraus; er wird vom Rüssel herangezogen, bis endlich alles zwischen Sand und Gehäuse verborgen ist; der Rüssel stülpt sich unter dem Schutz der Gehäuseglocke nach unten. So kann *Tr.* vor Feinden geschützt 20 Stunden lang unbeweglich fressen. Dann ist der *Loligo* bis auf wenige Überreste verschwunden, die von kleineren Aasfressern schnell geholt werden.

4. Die Sauger und Parasiten.

Keine der von mir beobachteten Formen pflegt die Nahrung einzusaugen. Doch seien hier kurz einige Arten angeführt, bei denen die saugende Nahrungsaufnahme sicher oder wahrscheinlich ist.

Sicher beobachtet ist *Hermaea* (*Caliphylla*): sie legt die Lippen an *Bryopsis plumosa*, ritzt mit dem einzigen Radulazahn die Zellmembran und saugt die Alge durch Dilation des Pharynx aus.¹⁾ — Dazu die Verwandten: *Doridopsis* und *Phyllidia*.

Der Verlust der Radula ist ein Fingerzeig für die Saugtätigkeit, denn eine andere Nahrungsaufnahme bleibt dann kaum übrig. So kann man annehmen, daß die meisten Radulalosen saugen (wenn sie nicht durch Entoparasitismus die Radula verloren). So saugen noch folgende: *Neomenia* (*Solenogastres*): Pharynx mit Saugvorrichtung²⁾; vielleicht auch *Doridium*? Beobachtet ist hier wenig. — Gewisse Toxoglossen scheinen auch zu saugen. SIMROTH macht es wahrscheinlich.³⁾ Auch von den Ectoparasiten (*Stylifer* u. a.) möchte ich es annehmen. —

Sehr wahrscheinlich ernähren sich die typischen Entoparasiten unter den Gastropoden nur durch Aufnahme gelöster Stoffe durch die Körperwand oder durch den afterlosen Darmkanal (*Entoconcha*, *Entocolax*).⁴⁾

So herrscht bei den Gastropoden eine große Mannigfaltigkeit in der Art der Nahrungsaufnahme. Unter diesen 5 Untertypen werden sich wohl aber weitaus die meisten Formen unterordnen lassen.

1) BRÜEL, LUDW., Ueber Geschlechts- und Verdauungsorgane von *Caliphylla* m. Habilitationsschrift, Halle, 1904.

2) HESCHELER, Mollusken, in: LANG, 1900, p. 287.

3) SIMROTH-BRONN, Prosobr., p. 491.

4) s. H. F. NIERSTRASS, die Amphipoden, in: *Ergebn. Fortschr. Zool.*, Vol. 1, 1909.

5. Vergleichende Zusammenfassung.

Fassen wir die gewonnenen Ergebnisse vergleichend zusammen, so ergeben sich folgende Typusgrundlinien und Verschiedenheiten:

I. Alle Tiere sind ausgerüstet mit der Fähigkeit zum Nahrungsauffinden.

a) Der Sitz der Fähigkeit. Wir müssen annehmen, daß bestimmte Sinnesorgane ausgebildet sind, denn die Fähigkeit scheint auf bestimmte Orte konzentriert:

im Vorderfuß: <i>Natica</i> ,	} Vorstrecken beim Nahrungssuchen, Abtasten der Beute.
im Rüssel: <i>Pterotrachea</i> , <i>Tritonium</i> (?),	
im Fühler: <i>Tritonium</i> , <i>Murex</i> (?),	
im Kopflappen: <i>Pleurobranchaea</i> .	

b) Das Maß der Fähigkeit scheint am größten bei *Murex* und *Natica*, gering bei *Pleurobranchaea* zu sein. — All diese Vermutungen bedürfen einer planmäßigen Weiteruntersuchung. Bisher gibt es bei Gastropoden nur Angaben über *Helix*¹⁾: *H.* riecht die Beute mit dem Luftstrom auf höchstens 40 cm, sieht sie auf ganz kurze Entfernung. Ferner die Angabe: *Helix* riecht ohne Luftstrom auf 40 cm keinen Kohl, erst auf 6 cm. Eine Melone ward auf 50 cm wahrgenommen.²⁾

II. Die Nahrungsaufnahme.

A. Das regelmäßige Verhalten. Die meisten Gastropoden gebrauchen die Radula zahnradähnlich, um die Beute durch die Pharynxhöhle in den Ösophagus zu bringen; die Radula wird bewegt durch Kolbenstöße des Zungenknorpels. Von hier schieben Peristaltik und Nachschübe die Nahrung zum Verdauungsort (Ausnahmen: Sauger und pharynxlose Parasiten).

B. Wichtiger sind die fünf grundsätzlich verschiedenen Typen der Nahrungsaufnahme.

Hier sei eine zusammenfassende Kennzeichnung derjenigen 2 Typen gestattet, die eine Radula gebrauchen: Schlinger und Kratzer.

a) Die Schlinger.

Es ist nicht einfach, diesen Typus zu begründen, da mir aus der Literatur nur die Raublungenschnecken als Schlinger etwas genauer bekannt sind, ich also im wesentlichen auf die beiden untersuchten Formen angewiesen bin: *Pleurobranchaea* und *Pterotrachea*.

1) STAHL, E., in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 22, 1888, p. 557.

2) YUNG, E., in: Arch. Psychol., Vol. 3, 1903.

Die biologischen Grundlinien des Untertypus, gewonnen an unseren beiden Arten und im Gegensatz zu den bekannteren Kratzern, sind folgende: 1. Die Schlinger besitzen keine Haltorgane; vielleicht gehört *Aplysia* auch zu den Schlingern; sie soll aber auch mit dem Fuß das große Ulvenblatt festhalten können (mündliche Angabe von Herrn Prof. JORDAN). *Pterotrachea* kann durch Schlängeln schwach reißen, ohne festzuhalten. — 2. Sie besitzen keinen Rüssel, es wäre aber gut denkbar, daß Formen mit starkem Rüssel nach Schwund der Radula entweder Sauger oder Schlinger würden. — 3. Zunächst aber kennen wir nur Schlinger mit sehr großem Pharynx und mächtiger Radula. — 4. Sehr wichtig ist die Radulabewegung, wie ich sie bei *Pleurobranchaea* (S. 378) und *Aplysia* sah: wie 3 Zahnräder gegeneinander von unten, rechts und links. Die andere Bewegung, wie eine Kreissäge von vorn-unten nach hinten-oben, ist ungeeignet zum Schlingen. — 5. Die Kiefer brauchen nicht zu fehlen, sind aber zum Abschneiden nicht geeignet. Bei *Pterotrachea* fehlen sie vollkommen, bei *Pleurobranchaea* und *Aplysia* nehmen sie wahrscheinlich keinen unmittelbaren Anteil an der Nahrungsaufnahme. — 6. Gemäß der Radulabewegung, dem Fehlen von Schneide- oder Festhaltorganen bleibt nichts übrig, als die Beute ganz zu verschlingen oder durch Hinundherreißen zu zerkleinern. — 7. Gemäß des gewaltigen Pharynx ist die Zeit des Schlingens sehr kurz (5–20 Minuten), die Menge auffallend groß (bis fast $\frac{1}{2}$ des eignen Gewichtes). — 8. Darin beruht der Vorteil des Schlingens; Tiere mit lebhaftem Stoffwechsel, von Feinden umringt versorgen sie sich in kürzester Zeit mit Nahrung¹⁾. Aber sie müssen unter Umständen auf sehr große Beute verzichten; auch bieten sie ihren Fermenten eine sehr kleine Nahrungsoberfläche (vgl. S. 467 u. 473).

Es ist mir wahrscheinlich, daß noch folgende Gastropoden-Schlinger sind. Unter den Pulmonaten die Raublungenschnecken. Ob sie ihre Beute festhalten können, ist unbekannt. Sicher scheint zu sein, daß sie ihre Beute ganz, ungeteilt hinunterwürgen, „indem sich die langen Radulazähne in die Nahrung hineinbohren und als Widerhaken wirken. Wo der Widerstand zu groß ist, werden Stücke abgerissen [wie?]. So werden Weichteile

1) Ähnlich bei den Wiederkäuern, Tiere, die sich durch Flucht ihren Feinden entziehen, daher viel und schnell aufnehmen und allmählich verdauen.

größerer Gehäuseschnecken stückweise aus der Schale geholt, während kleinere wie Regenwürmer meist ganz verschlungen werden“. 1) So zeichnet SIMROTH 2), wie *Daudebardia* einen Regenwurm in der Mitte erfaßt und hineinschlingt; die Mitte ist bereits angedaut, während Vorder- und Hinterende noch frei herausragen (wir erkennen sofort die Übereinstimmung mit der Nahrungsaufnahme unserer beiden Schlinger). Ferner: der Pharynx der Raublungenschnecken ist größer als bei den anderen Pulmonaten; bei *Daudebardia* füllt er allein die Hälfte der Leibeshöhle aus. 3) Die Zähne sind zu langen Dolchen geworden. 4) Die Bewegung der Radula ist nicht beobachtet. — Sie besitzen keinen Kiefer 5); sie sind also auch nicht imstande, die Beute abzubeißen. Bei *Testacella* findet sich nur ein kleiner Rest eines Kiefers. — Dies stimmt alles mit dem aufgestellten Typus überein!

Unter den Opisthobranchiaten sind mir noch folgende Arten als Schlinger wahrscheinlich: *Bulla* verschlingt Muscheln; im Magen besitzt sie 3 harte Zähne zum Zertrümmern der Schalen [?]. 6) Die Beute soll so groß sein können, wie *Bulla* selbst. 7) — Aceren verschlingen ebenfalls Schnecken und Muscheln, sie besitzen auch Zähne im Magen. So verschlingt *Scaphander lignarius* das *Dentalium* und verdaut es binnen 7 Stunden. Die Schalen sollen chemisch aufgelöst werden (?). 8) — Auch scheint *Tethys* zu schlingen; die Nahrung besteht aus jungen Squilliden und anderen Krebsen. Sie besitzt eines ausstülpbaren, längsfaltigen Pharynx, dessen Wand mit Höckern besetzt ist (Zerstückeln?), ohne Radula, mit großem Kopfsegel. 9) Wenn sich das Schlingen bestätigen sollte, so wäre hier ein Beispiel für Schlingen ohne Radula. — Unter den Heteropoden *Carinaria*, die sich analog *Pterotrachea* verhalten soll.

Sehr interessante Beziehungen werden sich beim Vergleich der Schlinger verschiedener Tierklassen ergeben; vielleicht wird es mög-

1) SIMROTH-BRONN, Vol. 3, Abt. 3, p. 367. Auch BREHM (Tierleben, 3. Aufl., 1893, Vol. 10, p. 338) beschreibt die schnelle Arbeit des Schlingpharynx.

2) ebenda, p. 359.

3) ebenda, p. 303.

4) ebenda, p. 328.

5) ebenda, p. 290.

6) AMAUDRUT, AL., in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 7, 1898, p. 1.

7) SOWERBY, Genera of recent and fossil Shells.

8) BRONN-KEFEFSTEIN, Vol. 3, Abt. 2, 1862—1866, p. 758.

9) daselbst, p. 757.

lich sein, neben weiteren Untertypen doch einen Obertypus des Schlingers zu finden. Leider kann im Rahmen dieser Arbeit nicht darauf eingegangen werden (vgl. die kurze Zusammenstellung in: JORDAN, Vergl. Physiologie, Vol. 1, p. 643). Bedeutsam ist es, das ganz niedrig differenzierte Tiere: manche Protozoen, Cölienteraten, und auch recht hoch differenzierte: Schlangen, ihre Beute verschlingen.

b) Die Kratzer.

Die bestuntersuchten Gastropoden gehören zu ihnen, unter meinen Formen: *Murex*, *Tritonium*, *Natica*. — Eine höhere Differenzierung und einen großen Vorteil für das Tier sehe ich im Besitz eines Festhaltorgans: des Fußes. Er umklammert die Nahrung mit Vorder- und Hinterfuß oder röhrenartig mit den Seiten des Fußes (*Tritonium*). So können die Tiere einen Gegenzug zum Zug der Radula ausüben. — 2. Sehr nützlich ist der Rüssel, den die räuberischen Prosobranchiaten ausbilden; sein Zweck ist: Vortragen des Kratzwerkzeuges auf mehrere Zentimeter durch kleine Öffnungen (Afterloch eines Krebses, Bohrloch einer Muschel, S. 381 u. 363). Doch ist seine Ausbildung nicht typisch für alle Kratzer: *Helix* hat keinen. — 3. Pharynx und Radula sind kleiner als bei Schlingern, haben weniger Zähne. — 4. Am wichtigsten ist die Radulabewegung: wie eine Kreissäge von vorn-unten nach hinten-oben (vgl. S. 385). Ein Schlingen ist dadurch kaum möglich, aber ein Abkratzen, Abschaben, Abweiden, besonders wenn der Fuß festhält und die Kiefer beim Zerstückeln oder Festhalten der Nahrung helfen. — 5. Die Kiefer haben hier wohl — außer einfachem cuticularem Schutz — zwei Aufgaben: a) die Nahrung festzuhalten; Beispiel: *Helix*; der Oberkiefer legt sich auf das Blatt darauf und hält es fest, die Radulasäge kommt von unten und reißt Stücke des so feststehenden Blattes ab.¹⁾ — b) Es ist möglich, daß die Kiefer bei manchen Tieren folgende Aufgabe haben: die Radula zieht größere Bissen herein, drückt sie gegen die unbeweglichen, sägeförmigen Kiefer und reißt damit die Nahrungsbrocken entzwei.²⁾ Es könnten auch noch durch den Sphincter des Mundes pflanzliche Teile zertrennt werden (?).²⁾ — 6. Gemäß der Radulabewegung, den Festhaltorganen (Fuß, Kiefer) sind die Tiere imstande, von

1) Näheres JORDAN, Vergl. Physiol., Vol. 1, p. 274. — MEISENHEIMER, Weinbergschnecke, Leipzig, 1912, p. 48, der allerdings annimmt, daß die Oberkiefer schneiden.

2) SIMROTH-BRONN, Prosobr., p. 490.

großer Beute kleine Stücke abzutrennen. — 7. Dies erfordert sehr viel Zeit: bis zu 20 Stunden. Die Nahrungsmenge ist infolge der mühseligen Raspelarbeit geringer als bei Schlingern: *Natica* bis $\frac{1}{3}$ des eignen Gewichtes, *Arion* $\frac{1}{3}$, *Helix* $\frac{1}{13}$ — $\frac{1}{8}$.¹⁾ — 8. Das Raspeln (besonders mit Rüssel) hat den Vorteil, gepanzerte Tiere durch kleine Öffnungen ausfressen zu können (*Murex*, *Natica*), die Nahrung zerkleinert, also mit größerer Oberfläche den Fermenten zu überliefern. Sie hat den Nachteil langer Zeit der Aufnahme und geringer Menge der Nahrung.

Es sei hier kurz angeführt, daß bei den niedrigen Prosobranchiern die Kolbenbewegung der Radula sehr gering ist; die Zungenspitze bleibt hinter den Kiefern. Deswegen schneiden die Kiefer wahrscheinlich allein²⁾, und die Radula hat nur Schluckarbeit. Diese Fälle müßten von den Kratzern getrennt werden als „Schneider“. Genaueres scheint nicht bekannt zu sein.

Diese verschiedenen Typen der Nahrungsaufnahme bedingen einen Teil der grundsätzlich verschiedenen Organisation der Ernährungsorgane und der verschiedenen Arten der Verdauung. Das werden wir später zusammenstellen (S. 467—474).

Hier sei noch kurz gesagt: es ist gewiß von großer Klassifikationsbedeutung gewesen, die Zähne und Zahnformeln der mannigfaltigen Radulae festzustellen. Aber wichtig für die Kenntnis der Gesamtorganisation und der Lebensweise, wichtiger damit für unsere Lebenserkenntnis sind die Beziehungen von Radulabau zu Nahrungsaufnahme, von Nahrungsaufnahme zu Darmbau und Verdauung des Tieres! Hier müssen planmäßige und beziehungsreiche Untersuchungen einsetzen.

3. Kapitel. Die Verdauung.

Wir haben den Weg der Nahrung soweit verfolgt, bis sie in den Körper des Tieres hineingebracht worden ist. Durch den Ösophagus, mittels Peristaltik werden die Nahrungsbrocken zum

1) YUNG, EMILE, Contributions à l'histoire physiol. de l'escargot, in: Mem. cour. Mém. Sav. étrangers. Acad. Belg., Vol. 49, 1888, No. 1.

2) SIMROTH-BRONN, Prosobr., p. 491.

Verdauungsorte hinabgeleitet. Hier wird dann die Nahrung von den Fermenten angegriffen, die großen Nahrungsstücke werden zertrümmert: jetzt können die Zellen der Mitteldarmdrüse die Nahrung aufnehmen und weiter umsetzen.

Es ist zweckmäßig, bei den einzelnen Arten gesondert die Verdauung zu beschreiben. Zum Schluß werde ich eine allgemeine Vergleichung durch Gliedern der typischen Erscheinungen versuchen.

I. Vorbemerkungen.

1. Definition für die Benennung.

Bevor ich die Verdauungsorgane schildere, muß ich einige allgemeine Definitionen für die Benennung der Organe für mich feststellen. Es fällt mir schwer, mich manchem falschen Sprachgebrauch fügen zu müssen; wir werden am Ende dieses Kapitels sehen (S. 458), wie falsch die meisten üblichen Bezeichnungen sind, wie unrichtige Analogien sie ausdrücken. Es wäre sehr zu begrüßen, wenn große synthetische Lehrbücher planmäßig rechte Bezeichnungen einführten; eine Einzelarbeit kann das nicht.

a) Die Summe der Verdauungsorgane ist der Verdauungstractus. Seine Grundlage bildet ein langes Rohr: das Darmrohr¹⁾, dem Verdauungsdrüsen und mechanische Werkzeuge ansitzen. Die Gliederung des Darmrohres geschieht nach entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten in Vorderdarm, Mitteldarm, Enddarm.

b) Die Drüsen des Darmes werden nach ihrer Lage am Darmrohr benannt. Sie werden also als Vorderdarmdrüsen, Mitteldarmdrüsen¹⁾, Enddarmdrüsen bezeichnet. Sind mehrere vorhanden, benenne ich sie nach einem bezeichneten Merkmal, z. B. ihrer Lage.

c) Der Verdauungsort entsteht durch Ausbuchtungen und Erweitern des Darmrohres. Solche Ausbuchtungen des Vorderdarmes nenne ich einen Kropf²⁾; Ausbuchtungen des Mitteldarmes mit Mündungen der Mitteldarmdrüse einen Magen.²⁾

So ist mit jeder Bezeichnung eine vergleichende Beziehung ausgedrückt; dadurch wird die Übersicht über den komplizierten

1) Beide Bezeichnungen sind (in Analogie zu den Wirbeltieren) falsch! (s. S. 458).

2) Wenn ich auch weiß, daß dieser Verdauungsort nicht völlig analog dem gleichnamigen der Wirbeltiere ist (vgl. S. 458).

Gastropodendarm erleichtert, und es kann mit jenen nichtssagenden Namen aufgeräumt werden wie: LEIBLEIN'sche Drüse, Jabot, Organ am Schlund, Himbeerdrüsen usw. (Näheres über Darmtypen s. S. 467—474.)

d) Für kleine Werkzeuge des Darmes werde ich physiologische Bezeichnungen vorschlagen wie: Stauwülste, Leitrinnen, Filter, Ventile usw.

2. Methodik und Technik.

Unter Methodik verstehe ich die gedankliche Anlage der Versuche, unter Technik die praktische Ausführung der Versuche.

Für die Morphologie haben wir eine alte Methodik und Technik; für die Physiologie muß erst aus dem bisher für Wirbeltiere Angeneben ausgesiebt werden, muß sich manches den Verhältnissen bei Wirbellosen anpassen; vor allem ist eine Kritik der Ergebnisse in der Physiologie erst nach Kenntnis der Methodik und Technik möglich: zwei gleiche Ergebnisse, auf verschiedenen Wegen erforscht, sind stets verschieden einzuwerten. Deswegen müssen Methodik und Technik angegeben werden.

Grundsätzliches in der Methodik.

Bevor ich einige technische Angaben mache, darf ich einiges Grundsätzliche in der Methodik: der gedanklichen Anlage der Versuche ausführen; denn ich stehe hier im Gegensatz zu den meisten Autoren der Physiologie Wirbelloser; meine Kritik ihrer Arbeiten wurzelt in der Kritik ihrer Methodik.

Die Beschreibung der Verdauungsarbeit geht von folgenden Überlegungen aus.

Wir können uns den Ablauf des Lebens, den wir erforschen wollen, bildlich klarmachen an einem einzigen Lebensvorgang in einem Organ. Nehmen wir als Beispiel die Secretion und Verdauung. Wir stellen folgende bekannte Geschehnisse fest: die Secretzelle nimmt Stoffe aus dem Blute auf, arbeitet sie um zu Fermenten, diese häufen sich an, werden bei Bedarf abgegeben, werden wirksam durch einen Aktivator, wirken außerhalb der Zelle; die Zelle bildet neue Fermente, — usf. Wir unterscheiden hier eine Anzahl von Geschehnissen oder Arbeiten. Wir sehen aber sofort, daß diese alle miteinander in natürlichen Beziehungen stehen, abhängig voneinander sind; das eine Geschehnis bedingt das folgende. Wir können diese innigen Beziehungen der einzelnen Geschehnisse

dadurch bildlich ausdrücken, daß wir sagen: diese zusammenhängende Reihe der Geschehnisse bildet eine Kurve, wobei dann die einzelnen Geschehnisse Punkte der Kurve wären.

Dabei müssen wir uns klar sein, daß wir willkürlich einzelne Beobachtungen, d. h. Punkte der Kurve, unterschieden haben; in natura fließen die einzelnen Punkte oder Geschehnisse ineinander über; jeder beschriebene Punkt einer solchen Kurve ist willkürlich unterschieden. (Wir können aber die Kurve nicht anders beschreiben, als daß wir Punkte herausgreifen, ihre Lage bezeichnen und so den Verlauf der Kurve angeben.)

Fließen die einzelnen Punkte der Kurve ineinander über, so sehen wir darin eine Bewegung: das Abrollen der Kurve zeigt uns den Weg, auf dem die Geschehnisse in einem Organ sich bewegen. In jedem Organ rollen dauernd solche Bewegungen.

Sehen wir einmal bestimmte Vorgänge wie Aufnahme der Nahrung, Verdauung, Secretion, Resorption, Umsatz usw. als je eine einzige Bewegung an (trotzdem wir wissen, daß jede dieser Vorgänge aus mehreren Bewegungen resultiert), dann können wir sagen: alle diese hängen zusammen; sie bilden eine Kette von Bewegungen: die Ernährung. Und die Ernährung bildet mit anderen solchen Ketten zusammen die große Kette des Lebens in einem Organismus.

Wir gehen jetzt daran, die Ernährung zu beschreiben. Wir tun es, indem wir jede dieser einzelnen Bewegungen schildern: Nahrungsaufnahme, Verdauung usw., d. h. indem wir ihren Verlauf angeben oder, um im Bilde der Kurve zu bleiben, indem wir möglichst viele Punkte der Kurve beschreiben, also möglichst lückenlos die Geschehnisse hintereinander im Zusammenhang. Dadurch erkennen wir die natürlichen Beziehungen (vgl. S. 360). Auf der Kurve liegen dann die Punkte wie Stufen: wir stellen also eine Stufenuntersuchung an. Das scheint mir grundsätzlich wichtig.

Und solche Stufenuntersuchungen sind bisher nicht genügend in der Ernährungsbiologie Wirbelloser angestellt worden. Die Physiologie Wirbelloser ist zumeist als Nebensache untersucht oder zum „Vergleich“ mit der Physiologie der Wirbeltiere. Man hat zumeist irgendein Geschehen beschrieben, d. h. — um im Bilde zu bleiben — willkürlich einen einzigen Punkt einer „Kurve“ herausgegriffen, womöglich diesen mit einem einzigen Versuch „bewiesen“ und dann

behauptet, das Geschehen im Organ, also die Kurve der Bewegung, erklärt zu haben.

Darf ich ein Beispiel geben, wie es mir selbst zuerst gegangen ist: ich nahm wahllos *Pleurobranchaea*, wie sie mir aus dem Meere geliefert wurde, und prüfte ihre Protease in Mitteldarmdrüse und Kropfsaft. Ich erhielt beistehende widersprechende Ergebnisse, aus denen man höchstens ersehen könnte, daß es sich hier um eine „schwache Protease“ handle, denn in der Mitteldarmdrüse sind 3 Fälle positiv, 4 Fälle negativ; im Kropfsaft 6 Fälle negativ, 8 Fälle positiv.

Tabelle 1.

	Mitteldarmdrüse				Kropfsaft					
Casein 0,05%		—					+			
„ 0,5%		—		—			+			
Karminfibrin	+	—	+	—	—	+	+	+	+	—
Muskelprobe	+	—		—	—	+	+			

Dabei muß *Pl.* eine starke Protease haben, denn sie ist ein reiner Fleischfresser.

Woran liegen diese widersprechenden Ergebnisse? Die Verdauungsfähigkeit ist abhängig von der Fermentbildung (Secretion); diese ist aber eine Kurve einzelner zusammenhängender Geschehnisse (wie oben ausgeführt). Ich kann also nicht wahllos irgendein Tier nehmen, von dem ich nicht weiß, in welchem Punkt dieser Kurve seine Secretion sich befindet, dann erhalte ich die beistehenden widerspruchsvollen Ergebnisse: mal ist das Ferment fertig gebildet und ausgeschieden, mal nicht (vgl. S. 480). Sondern ich stelle jetzt planmäßig eine Stufenuntersuchung an: ich gehe von einem bekannten Punkt der Kurve aus: vom Tier, das 3 Wochen hungerte, und erforsche, wie die Secretionsorgane und die Fermente im Kropf sich $\frac{1}{2}$, 1, 3, 6, 10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme verhalten. Dann bekomme ich ein klares Ergebnis: zu verschiedenen Zeiten verhält sich die Fermentbildung verschieden (vgl. S. 450). Das Ergebnis jeder dieser einzelnen Stufen ist ein Punkt der Kurve; ich erhalte also (den Ausgangspunkt mitgerechnet) 6 Punkte, aus denen ich eine Kurve einigermaßen konstruieren kann; diese zeigt mir dann die Bewegung der Hauptarbeit der Secretzelle: Fermentbildung und Abgabe; damit zwar nicht das ganze Leben dieses Organes — denn dieses baut sich noch aus vielen Nebenarbeiten

auf! —, wohl aber einen wichtigen Teil dieses Lebens. Und den wollte ich ja zunächst finden.

Um die Arbeit eines Organs zu verstehen, sind wir also gezwungen, das Organ planmäßig in verschiedenen Arbeitsstufen zu untersuchen; nur auf diesem Wege können wir den Verlauf der Organarbeit verfolgen. Darauf muß im Gegensatz zu vielen früheren Untersuchungen an Wirbellosen hingewiesen werden.

Selbstverständlich ist es notwendig, die Tiere während der Zeit, die bis zum Ablauf des Versuches verstreicht, unter gleichen Bedingungen zu halten, um die Wirkung anderer Faktoren möglichst auszuschalten. —

Auch die Anatomie kennt solche Bewegungskurven: die Ontogenie und Phylogenie. Jeder Anatom hält die Angabe nur einer einzigen Entwicklungsstufe für eine ungenügende Beschreibung der Ontogenie. Aber in der Literatur über die Verdauung Wirbelloser gibt es zahlreiche Angaben eines einzigen Punktes in der Bewegungskurve der Fermentbildung und Verdauung.

Die Morphologie ist die Lehre von der Bewegung des Formbildes; die Entwicklungsgeschichte (Ontogenie und Phylogenie) bewegt kinematographisch die vielen scheinbar feststehenden Formen in einer Bewegungskurve. Darum ist sie der „wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper“ (C. E. v. BAER).

Die Physiologie ist die Lehre von der Bewegung der Stoffe innerhalb des Körpers. Die Stufenuntersuchung bewegt kinematographisch die vielen, in einem Augenblick scheinbar feststehenden Geschehnisse des Körpers in einer Bewegungskurve. Darum ist die Stufenuntersuchung der wahre Lichtträger für Untersuchungen des Stoff- und Kraftwechsels.

Ich weiß wohl, daß solche Stufenuntersuchungen in der Biologie der Wirbeltiere oft gemacht werden, wenn auch ihre gedankliche Grundlage nicht so ausgesprochen wurde; ich weiß wohl, daß die Entwicklungsgeschichte nur mit solchen Stufenuntersuchungen arbeitet; aber gerade deswegen mußte diese Methodik einmal für die Ernährungsbiologie Wirbelloser besonders gefordert und unterstrichen werden.

Einige technische Angaben.

1. Die Schwierigkeit der Untersuchungen über die Schneckenverdauung ist begründet in verschiedenen Umständen:

a) Die Saftmenge, die sich an den Verdauungsorten (im Kropf und Magen) findet, ist meist sehr gering, muß daher, wenn sie für die Prüfung auf mehrere Fermente ausreichen soll, ziemlich verdünnt werden (ca. 1:1—2). Das beeinträchtigt den Reaktionsverlauf.

b) Es ist nur schwer möglich, die einzelnen Secrete nach ihrer Entstehung zu trennen. In das Darmrohr ergießen sich aus verschiedenen Drüsen die Fermente. Man kann die Drüsen nicht abbinden, da man die kleinen Tiere nicht operieren kann, weiß also nicht, aus welchen Drüsen die Fermente im Verdauungssaft stammen. Man kann es nur dadurch sehr wahrscheinlich machen, daß man den Verdauungssaft prüft und die einzelnen Drüsen durch Extrakte. Findet man nun ein Ferment im Saft und Drüse 1, aber in Drüse 2 nicht, so stammt das Ferment eben aus der Drüse 1.

c) Es gelang mir nicht, Drüsen der untersuchten Gastropoden durch den elektrischen Strom zu reizen. Ich war also ganz auf die Extraktmethode angewiesen, die nur unter besonderen Voraussetzungen klare Ergebnisse liefert (s. S. 400).

d) Die Tiere haben meist einen sehr komplizierten Bau; besonders die Prosobranchier sind im Gehäuse ganz dicht zusammengepackt, daher sind die Organe nicht leicht physiologisch zu trennen.

e) Manche der untersuchten Tiere haben — wie wir sahen — eine Lebensweise, die ihre Nahrungsaufnahme verbirgt; deswegen kann man den für die Untersuchung so wichtigen Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme nicht feststellen.

f) Manche Tiere waren nicht zu jeder Zeit zu haben (*Tritonium*, *Pleurobranchaea* im Sommer).

All diese Schwierigkeiten erklären Lücken der Arbeit, die bei den Haustieren der Physiologie nicht vorzukommen brauchen.

2. Das Verfahren.

a) Am besten ist es, reinen Verdauungssaft zu den Versuchen zu benutzen. Er findet sich im Magen oder im Kropf und ist je nach dem Verdauungsstadium, in dem sich das Tier befindet, verschieden an Menge und Kraft; daher die Stufenversuche. Aus dem Kropf eines Heteropoden oder Opisthobranchiers gewann ich den Saft durch vorsichtiges Aufschneiden des Tieres, Freilegen des Kropfes. Der Vorderdarm wurde dicht vor seinen Mündungsstellen in den Pharynx und den Mitteldarm mit 2 Klemmpinzetten zusammengedrückt, oben und unten abgeschnitten, auf ein Uhrschälchen

gelegt und auf Fermente untersucht. — Der Saft von *Natica* und *Murex* wurde durch Anstechen des Magens vermittels einer ganz spitz ausgezogenen Glasröhre gewonnen.

Für die Fermentuntersuchung wurde der Saft mit Toluol-Seewasser ca. 1:1 verdünnt (Herstellung des Toluol-Seewassers durch Aufgießen von ca. 5% auf filtriertes Seewasser; kräftig schütteln; es lösen sich ca. 3%). Ich wählte absichtlich filtriertes Seewasser und kein destilliertes Wasser, weil der Saft wie alle Körperflüssigkeit der Schnecken größtenteils aus Seewasser besteht; es fallen auch bei Zusatz von destilliertem Wasser Globuline aus. Durch Kontrollversuche mit Toluol-Seewasser habe ich mich stets gesichert. Der Saft wird filtriert und auf Fermente untersucht.

b) Die Extraktmethode. Sie ist überall angewendet, wo der Ort der Secretion festgestellt werden sollte. Das Organ wurde isoliert und herausgelöst, im Reagenzrohr mit der 3fachen Menge Toluol-Seewasser 2—3mal abgespült. Dann wurde das Organ (bei sehr kleinen Tieren oft 3—10 Organe derselben Stufe) in einer Reibschale mit Quarzsand zerrieben und die 1—2fache Menge Toluol-Seewasser hinzugefügt. Vorherige Reinigung des Sandes durch Kochen, Auswaschen; Kontrolle, ob in ihm Fermente. — So extrahierte das Gemisch 24 Stunden mit 1 Tropfen Toluol und Watteverschluß. War die oben abgesetzte Flüssigkeit danach zu dicklich, so zentrifugierte ich; dann filtrieren.

Die Extraktmethode liefert nur unter folgenden Bedingungen einwandfreie Ergebnisse:

1. Jeder Versuch muß oft wiederholt werden.
2. Die Bildung und wechselnde Kraft des Ferments nach der Nahrungsaufnahme war entscheidend (Stufenuntersuchung).
3. Das Ferment muß sich auch im Verdauungssaft finden.
4. Das Ferment darf möglichst in anderen Drüsen nicht vorkommen.

Ein einziger beliebiger Extraktversuch ohne Vergleiche liefert keine einwandfreien Ergebnisse, denn es kann sich beim Fund auch um ein nur intracelluläres Gewebsferment handeln.¹⁾

1) Den Unterschied zwischen nur intracellulären Gewebsferment und extracellulären Ferment s. PÜTTER, Vergl. Physiologie, 1911, p. 243 f., HIRSCH, GOTTW. CHR., Zur Kritik der Seidenpeptonmethode und der intracellulären Protease, in: Ztschr. physiol. Chem., 1914, Vol. 91, p. 78.

c) Das weitere Verfahren. Es ist am besten, mit demselben Organextrakt auf mehrere Fermente zu prüfen der Beziehungen wegen. Ich füllte also z. B. 5 kleine Reagenzröhren mit je 1 ccm Fermentlösung (am besten Röhren von 17 mm Durchmesser und 95 mm Länge), dazu die unten angegebenen Substanzen zur Prüfung, etwas Toluol (nicht mehr als ein Tropfen, da sonst störende Niederschläge entstehen). Watteverschluß.

Von größter Wichtigkeit sind die Kontrollversuche, die unten bei jeder Fermentreaktion angegeben sind. Sie wurden gleichzeitig mit dem Versuch angestellt. Auf den nachfolgenden Fermenttabellen sind nur die Versuche als positiv angegeben, bei denen die Kontrollversuche negativ ausfielen.

Sämtliche Versuche wurden bei Zimmertemperatur, also bei ca. 23° C, ausgeführt. Erhöhte Temperatur hielt ich für unzumutbar für Wirbellose, denn sie entspricht nicht der Körpertemperatur des Tieres.

Die Prüfung dieser langsam wirkenden Fermente erfolgte am 1. Tage viermal, am 2. und 3. zweimal. Länger als 3 Tage die Ergebnisse abzuwarten, war zwecklos. Pipetten, Reagenzröhren und andere Geräte wurden peinlich sauber gehalten. Die Proben bei Casein und auf Lipase fanden so statt: mit einer Pipette wird ca. $\frac{1}{2}$ ccm dem Verdauungsgemisch entnommen, in ein kleines Reagenzrohr gespritzt und wie unten angegeben kontrolliert.

Zur Antiseptik mußte stets ein Tropfen Toluol beigegeben werden.

d) Einzelne Fermentreaktionen.

1. Auf Protease. Ich wandte 4 Methoden an. Die Caseinmethode¹⁾ ist vortrefflich: 0,1 g Casein mit wenig H₂O anrühren, mit 10 Tropfen 10% Sodalösung unter leichtem Erwärmen lösen, auf 200 ccm mit destilliertem Wasser auffüllen. Die Lösung wird in einer Flasche aufbewahrt, die mit Chloroformwasser vorher ausgespült wurde. Ein paar Chloroformkugeln auf dem Boden. — 5 ccm dieser Lösung mit 1 ccm der Verdauungsflüssigkeit mischen. — Prüfen (s. oben) durch Hinzufügen eines Tropfens 33% Essigsäure. Fällt das Casein nicht aus, so ist es nicht verdaut. — Recht geeignet war es, auch eine 0,5% Lösung zu gebrauchen. —

1) MICHAELIS und EHRENREICH, in: Biochem. Ztschr., Vol. 10, 1908, p. 283.

Sehr geeignete Technik mit guten Erfolgen. Man muß die Caseinlösung vor Fäulnis schützen und alle Tage nachprüfen, ob auch in der reinen Caseinlösung noch ein Niederschlag entsteht. Weitere Kontrollen mit dem Toluol-Seewasser und einem gekochten Verdauungsgemisch.

Die Methode mit Karminfibrin¹⁾ ist ebenfalls sehr geeignet, da sie sehr einfach ist und klare Ergebnisse zeigt; geeignet auch für kleine Verdauungsmengen. Auch kann man in ein aufgeschnittenes Organ Fibrin hineinlegen und den Zerfall beobachten; aber sichere Ergebnisse sind das nicht, wegen mangelnder Asepsis. Hergestellt wird es: frisches Fibrin mit Hackmaschine zerkleinert, lange ausgewaschen, im Handtuch ausgepreßt. Herstellung einer 5% Karminlösung in destilliertem Wasser mit ein paar Tropfen Ammoniak. Darin das Fibrin 24—48 Stunden. Wieder auswaschen, dann in Glaskrause mit eingeriebenem Glasstöpsel mit Glycerin eben bedecken. — Es werden ein paar Fasern zu 1 ccm der Verdauungsflüssigkeit hinzugesetzt; Rotwerden und Auflösung des Fibrins. Seewasser hat keinen Einfluß auf die Färbung, also ist eine Färbung mit Magdalarot nicht notwendig. Gelegentlich wurden auch Versuche mit alkalischen Verdauungsflüssigkeiten gemacht, ebenfalls keine Zersetzung des Farbstoffes. — Karminfibrin ist ratsamer als einfaches Fibrin, da es deutlicher zu erkennen ist in den oft trüben Flüssigkeiten. Allein eine Rotfärbung der Flüssigkeit ist noch kein Beweis für eine gute Verdauung; ich rechne nur solche Versuche als positiv, bei denen Fibrin deutlich verdaut wurde.

Die Seidenpeptonmethode²⁾ hat sehr viel Bestechendes. Nach der Gebrauchsanweisung der Firma HOFFMANN-LAROCHE (Grenzach, Baden) und nach ABDERHALDEN³⁾ ist die Bereitung folgende: Man verwendet eine 50% wässrige, klare Lösung von Pepton „ROCHE“ (ev. mit 10% Natriumcarbonat neutral machen). Dieser Lösung wird entweder die Fermentlösung hinzugefügt, oder das betreffende Organ wird hineingehängt. Dann wird Abscheidung von Tyrosinkristallen beobachtet. Ich habe so gehandelt: das zu untersuchende Gewebe wurde auf einen Objektträger gebracht und ausgebreitet. Der Objektträger mußte ebenso wie das gleich ge-

1) GRÜTZNER, Habilitationsschrift, Breslau 1875.

2) Vgl. HIRSCH, G. CHR., Zur Kritik der Seidenpeptonmethode u. d. intrazellulären Protease, in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 91, 1914, p. 78.

3) ABDERHALDEN und SCHITTENHELM, in: Ztschr. physiol. Chem.,

brauchte Deckglas sorgfältig mit Chloroformwasser gereinigt werden. Dann kommen 3—5 Tropfen Peptonlösung auf das Gewebe, dazu 1 Tropfen Toluol. Das Ganze in eine feuchte Kammer. Die Reaktion ist ausgezeichnet; in allen Fällen viele Tyrosinkristalle. Kontrolle: sie gab mit Trypsin MÉRCK Tyrosinkristalle. Aber leider nicht nur diese betreffenden Drüsen, sondern auch sämtliche Kontrollen mit anderen Fleischstücken desselben Tieres und anderer Tiere zeigten nach einiger Zeit unverkennbare Tyrosinkristalle, so z. B. Stück Fuß von *Natica* nach 19 Stunden, Geschlechtswerkzeuge und Niere desselben Tieres nach 20 Stunden, ein Stück Seitenmuskel von *Blennius* nach 23 Stunden, von *Martenia* ein Stück des Mantels nach 23 Stunden, von *Pleurobranchaea* ein Stück des Fußes nach 20 Stunden, von *Scyllium* Rückenmuskeln nach 15 Stunden (Kontrollen mit filtriertem Seewasser waren negativ). Auch alle Gewebe der Muscheln *Tapes*, *Lucina*, *Maetra* gaben positive Reaktion, dabei ist bisher bei Muscheln noch keine Protease nachgewiesen worden.

Gewiß, diese Gewebe geben nicht ganz so viel Tyrosinausscheidung wie z. B. die große Vorderdarmdrüse von *Natica*, bei der ich auch mit anderen Techniken Protease nachweisen konnte. Aber immer waren es viele deutliche Krystalle. Das ist sehr interessant, denn es spricht für eine überall vorhandene Gewebsprotease, wie sie ja auch schon sonst nachgewiesen worden ist. In diesem wie im klinischen Sinne hat die Seidenpeptonmethode ihre große Bedeutung und kann noch weiter ausgebaut werden. Aber leider ist sie zum Nachweis einer besonders lokalisierten und überschüssigen Protease in Verdauungsdrüsen nicht brauchbar, denn sie ist zu empfindlich.

Eine 4., selten von mir angewendete Methode ist die: man nimmt ein wenig Muskelfleisch von einem Krebs oder Fisch, zerzupft es, bis man unter dem Mikroskop deutlich die Querstreifung sieht, fügt dann von der Verdauungsflüssigkeit und einen Tropfen Toluol hinzu und stellt das Ganze in eine feuchte Kammer. Nach einiger Zeit kontrolliert man, ob der Muskel angedaut ist. — Die Methode eignet sich für ganz kleine Mengen Verdauungssaft. Sie ist aber deswegen nicht recht geeignet, weil sie für eine solche

Menge Versuche, wie ich sie gleichzeitig ansetzte, zu mühsam ist und weil sie nicht aseptisch gehalten werden kann.

2. Die Prüfung der Amylase: zur 1% gekochten Stärkelösung kam ein wenig Chloroform, dann hielt sie lange. — 2 ccm Stärke mit 1 ccm Fermentlösung versetzt. Prüfung einer Probe mit verdünnter LUGOL'scher Lösung. Zuckerprobe nach MOOR und TROMMER. — Kontrollen jedesmal: 1. mit Seewasser und Stärke, 2. mit gekochter Fermentlösung und Stärke, 3. das fertige Gemisch. Alles auf Zucker.

3. Die Prüfung auf Lipase: 6 ccm Olivenöl wurden mit 300 ccm destilliertem Wasser 1 Stunde im Schüttelapparat geschüttelt, dann überstehendes Öl mit Filtrierpapier abgesaugt. Aufbewahren in einer Flasche mit Chloralhydrat. — Zur Probe werden 3 ccm Emulsion mit 1 ccm Fermentlösung gemischt.¹⁾ Es wird sofort eine Kontrollprobe aus diesem Gemisch entnommen, diese wird geprüft, wie später alle Prüfungen angestellt werden: Hinzufügen der gleichen Menge absoluten Alkohols zur Lösung des Fettes. Titrieren mit $\frac{1}{10}$ n NaOH gegen einen Tropfen Phenolphthalein. Hinzugefügte Menge NaOH wird notiert. Prüfen täglich 3—4mal. Die Menge der gebildeten Fettsäure wird bestimmt durch die Menge der später hinzugefügten $\frac{n}{10}$ NaOH weniger der ersten Kontrollhinzufügung.

4. Die Prüfung auf Cellulase: Fließpapier ist nicht geeignet, da es selten ganz reine Cellulose und zu schmutzig ist. Besser sind Zwiebelhäutchen, die man erhält, wenn man die Zwiebel auseinanderbricht und die feinen Häutchen herausnimmt, die die Schichten voneinander trennen. Diese Häutchen werden in kleine Stücke zerschnitten und 24 Stunden in eine 0,5% Karminlösung gelegt, dann gründlich gespült und in Glycerin gebracht. Hier kann man sie lange bewahren. Zum Versuch wird ein Stück in destilliertem Wasser abgespült und in 1 ccm der Fermentlösung gelegt. Ist Cellulase vorhanden, so löst sich das rotgefärbte Häutchen sichtlich. — Kontrolle mit Seewasser.

Die mikroskopische Untersuchung des Verdauungssaftes hat zu unten angegebenen Ergebnissen geführt. Ich habe den Verdauungssaft in Stufenuntersuchungen geprüft, zunächst bei schwacher Vergrößerung, später bei Emulsion. Ich könnte so die

1) PAUL MAYER, in: Biochem. Ztschr., Vol. 2, 1906, p. 39.

Fortschritte der Verdauung am allmählichen Verfall der Nahrung feststellen, die Umbildung des Secrets usw. Aufschlüsse erhält man nur, wenn man Stufenuntersuchungen macht.

II. *Natica*.

Die Morphologie des Darmes ist bisher von HALLER¹⁾ im ganzen beschrieben worden. FISCHER²⁾ untersuchte den Magen, AMAUDRUT³⁾ den Vorderdarm. Die Darstellungen verfolgen kurz rein anatomische Fragen. Eine physiologische Deutung fehlt; HALLER'S Erörterungen darüber sind rein vermutende, falsche Vergleichen mit dem Magen der Wirbeltiere.

Wegen der Schwierigkeit der Untersuchung eines so unterirdisch lebenden Tieres habe ich an ihm verhältnismäßig die wenigsten physiologischen Tatsachen unter den 4 untersuchten Formen feststellen können.

1. Der Vorderdarm und seine Arbeit.

Ein Blick auf Fig. A zeigt, daß der Vorderdarm von *Natica* in verschiedene Abschnitte zerfällt: vorn sitzt ein Pharynx auf, mit einem vertikal etwas ausgezogenen Rhynchostom. Der Ösophagus zieht glatt hin zum Magen; vorn sitzen ihm 2 Drüsen auf: die kleine und große Vorderdarmdrüse (Speicheldrüsen und jabot der Autoren).

a) Der Bau des Vorderdarmes.

Die Nahrung gelangt zunächst in die Pharynxhöhle (S. 385). Im ausgestreckten Zustande ist diese Höhle geräumig, im zusammengezogenen dagegen erscheint sie auf einem Querschnitt wie ein schmaler sehr niedriger Raum, in den von rechts und links einige Falten hineinragen, die sich bei der Nahrungsaufnahme auseinanderschoben. Im hinteren Teile der Pharynxhöhle bemerkt man einen feinen, ziemlich langen Spalt in der Längsrichtung der Höhle. Dieser Spalt ist bedeutend erweiterungsfähig; durch ihn gelangt die Nahrung in den Ösophagus.

1) HALLER, B. v., Die Morphologie der Prosobranchier, in: Morphol. Jahrb., Vol. 18, 1891, p. 465.

2) FISCHER, H., Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes, in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 24, 1892, p. 293.

3) AMAUDRUT, A., in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 7, 1898, p. 1.

Der Ösophagus liegt vorn dem Pharynx dicht auf und steht mit ihm in Verbindung durch den ebenerwähnten Spalt. Er ist im Nichtgebrauch ein platter niedriger Gang wie die Pharynxhöhle, so daß im Querschnitt beide zusammen wie eine römische Eins aussehen: unten der Pharynxspalt, oben der Ösophagusspalt. Oder man kann es auch ansehen als eine große Höhle, in die von beiden Seiten, rechts und links, 2 mächtige Wülste hineingewachsen sind. AMAUDRUT¹⁾ legt auf diese Wülste besonderes Gewicht (La partie anté-

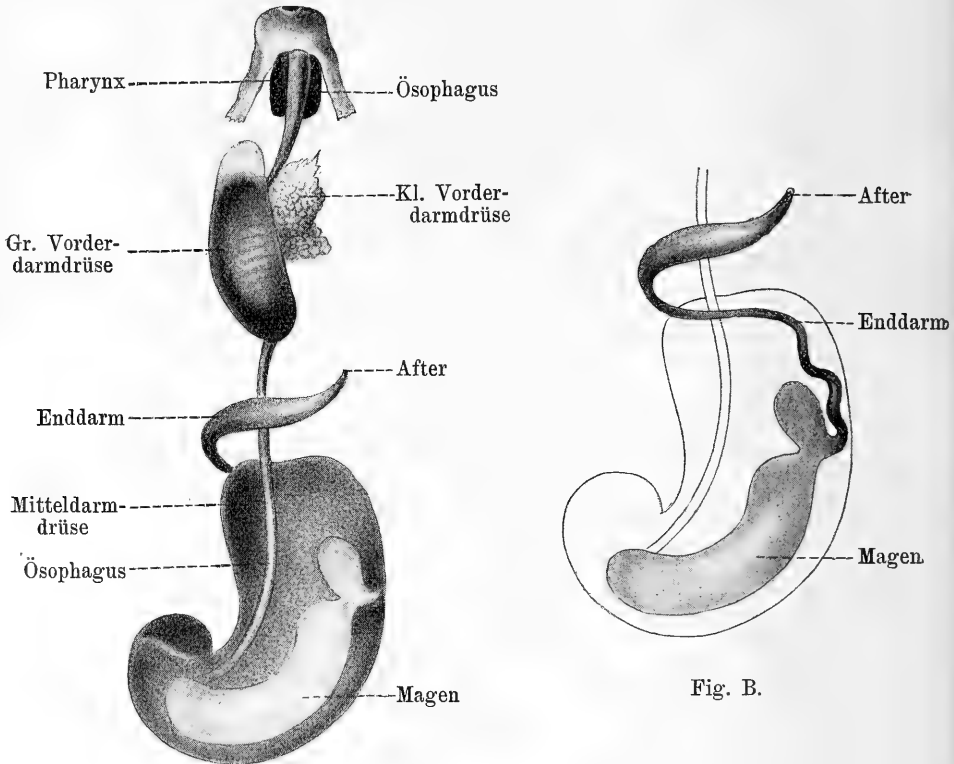


Fig. A.

Fig. B.

Fig. A. *Natica hebraea*. Verdauungstractus. 2:1. Der After in natürlicher Lage. Nach frischen Tieren gezeichnet.

Fig. B. *Natica hebraea*. Die Mitteldarmdrüse ist durchsichtig gedacht, um den Verlauf des Enddarmes zu zeigen: wie ein S gekrümmt biegt er vom Magen aus nach vorn-unten und schlingt sich dann im Bogen um den Ösophagus herum. 2:1. Nach frischen Tieren.

1) a. a. O., p. 213.

riure de l'oesophage est élargie et présente dans son intérieure les deux bourrelets supérieures).

An diesen Stellen münden die beiden Gänge der kleinen Vorderdarmdrüse, also gerade in den Spalt, der Pharynx und Ösophagus verbindet. Wenn hier das Secret der Drüse ausfließt, so muß es sich innig mit der durch den Pharynx aufgenommenen Nahrung mischen.

Gehen wir auf unseren Schnitten ein Stück weiter nach hinten, so tritt der Ösophagus aus dem Pharynx heraus; er erweitert sein Lumen und ist bald doppelt so geräumig wie im Pharynx. Von den beiden großen Wülsten ist nichts mehr zu sehen; vielmehr ist der Ösophagus vielgefaltet, man kann bis zu 60 Falten auf einem Querschnitt zählen. Je weiter der Ösophagus vom Pharynx entfernt ist, desto mehr Falten zeigt sein Inneres. Man kann sie auffassen als eine Oberflächenvergrößerung für große Bissen, wahrscheinlich auch als Leitlinien für Nahrungsteilchen.

Eine kurze Strecke darauf wird die Wand des Ösophagus plötzlich wieder glatt. Allmählich kommt eine einzige große Falte von der Seite her, die mit spitzen Enden ins Lumen hineinragt (Fig. C).

Sie wird bald so groß, daß sie das ganze Lumen in 2 Teile teilt, einen unteren großen, einen oberen kleinen, schmalen. Diese große Falte ragt nur von der einen Seite in den Ösophagus hinein: von der anderen Seite kommt ein stumpfer Längswulst, auf den sich die große Falte darauf legt. Sie liegt nun so, daß sie bei Druck von

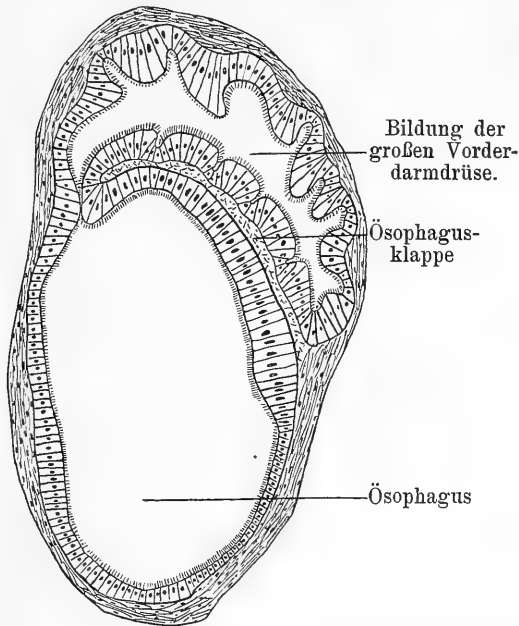


Fig. C. *Natica hebraea*. Querschnitt durch den Ösophagus. Die Ösophagusklappe schließt nach oben den Ösophagus gegen die sich bildende große Vorderdarmdrüse ab. (Hämatoxylin-Eosin.)

unten nach oben die kleine, obere Höhle völlig abschließt, bei Druck von oben nach unten sich aber öffnet. Somit wirkt sie wie ein Ventil, das nur Stoffe von oben nach unten, aber nichts von unten nach oben hindurchläßt. Deswegen nenne ich diese Falte das *Ösophagusventil*.

Bevor wir jetzt den Ösophagus weiter verfolgen, müssen wir zweier Drüsen gedenken, die dem Ösophagus auflagern. Es sind zwei Drüsen, eine hinten und eine vorn, von verschiedener Größe. Ich nenne darum die vordere, kleine die *kleine Vorderdarmdrüse* (Speicheldrüse der Autoren). Sie sitzt wie eine zerfetzte weiße Fläche dem Ösophagus auf und macht äußerlich durchaus den Eindruck einer einzigen Drüse; daß es zwei sind, kann man nur auf Schnitten feststellen. Sie sind weißgelblich, zusammen von etwa viereckiger Gestalt.

Ihr Aufbau ist folgender. Die Zellen sind maschenartig aneinander gelegt, polygonal. Ihr Inhalt ist hell, oft mit feinem, fadenförmigen Gerinnsel erfüllt. Ihre Kerne sind eiförmig, liegen zumeist der Zellwand an. Zahlreiche Gänge durchziehen das Ganze: sie sind mit einem längsgeordneten Zellenbelag ausgekleidet, der lange dünne Kerne zeigt. Ein ebensolcher Überzug bildet eine feine Hülle der gesamten Drüse. — Der Hauptgang jeder der beiden Drüsen ist stark mit Flimmern ausgekleidet. Er verläßt die Drüse, läuft ganz kurz frei und verschwindet sehr bald im Bindegewebe des Ösophagus (zieht also nicht frei bis zum Pharynx, wie HALLER zeichnet). So dicht dem Ösophagus aufgelagert, läuft er unsichtbar rechts und links bis zu dem oben erwähnten Spalt, der den Ösophagus von der Pharynxhöhle trennt. Das Lumen erweitert sich vorn ein wenig. Die linke kleine Vorderdarmdrüse mündet weit vorn direkt in die Pharynxhöhle an einer Stelle, wo auf dem Querschnitt kein Ösophagus mehr sichtbar ist. Die rechte mündet etwas weiter hinten. Histologisch zeigt der Ausführungsgang Epithelzellen mit außerordentlich hohen Wimpern, die zum Abwärtstreiben des Secrets dienen. Um den Hauptgang in der Drüse und um die beiden Ausführungsgänge laufen Muskelfasern, die vermutlich das Secret durch Druck nach außen treiben. Der Raum zwischen kleiner und großer Vorderdarmdrüse ist ausgefüllt mit Bindegewebe; es glänzt wegen der dort eingestreuten Kalkkugeln.

Wir hatten den Ösophagus verlassen, als er eben das Ösophagusventil gebildet hatte und damit in zwei Räume zerfiel. Der obere,

kleinere Raum schwillt nun auf einmal mächtig an, wird viel größer als das Ösophaguslumen und liegt nun als ein mächtiges Organ da: die große Vorderdarmdrüse (jabot, Vorderdarm-erweiterung der Autoren). Sie ist langgezogen-eiförmig, läuft meist vorn etwas spitzer zu als hinten. Ihre Farbe ist im Gegensatz zu der kleinen Vorderdarmdrüse dunkelbraun, nur die vordere Spitze erscheint weißlich; diese ist oft verschwunden, oft groß entwickelt.

Schneidet man den Ösophagus von unten her auf, klappt das Ösophagusventil herunter, so sieht man sofort, daß die große Vorderdarmdrüse von Querwänden durchzogen ist, die sich von oben nach unten erstrecken und von hinten nach vorn geordnet sind. Auch von oben kann man sie durch die Hülle sehen. Damit hat also die Drüse ihre Oberfläche bedeutend vergrößert. Aber nicht genug: diese Querwände sind wieder durchbrochen, so daß jetzt also Querbalken entstehen. Man bekommt auf Quer- wie auf Längsschnitten immer das gleiche Bild: eine rundliche Hülle umgibt von rechts nach links ziehende Streifen.

Jeder solcher Querbalken ist mit Drüsenzellen besetzt. Somit finden sich sehr viele Drüsenzellen in diesem merkwürdigen Organ. Untersucht man histologisch, so sieht man im Groben, wie in der weißen Spitze sich die Querwände nicht gebildet haben, sondern daß hier Längswände stehen, also senkrecht zu den Querwänden. Im feineren zeigt sich ebenfalls ein Unterschied: die Zellen der Querwände haben Secretzellencharakter, ich nenne sie also Secretzellen; die der Längswände haben wabiges Protoplasma, ich nenne sie also Wabenzellen. (Über die Histologie ihrer Arbeit s. S. 488; leider kann ich über eine verschiedene Arbeit dieser beiden Zellarten noch keine Aussagen machen.)

Die Secretzellen sitzen den Querbalken auf wie eine *Mytilus*-Kolonie um einen Baumstamm. Die Querbalken bestehen aus Bindegewebe mit länglichen Kernen. Sie bilden die Grundlage für die Secretzellen.

Die Wabenzellen sitzen ebenso starken Bindegewebssträngen auf, haben auch ziemlich großen rundlichen Kern. Das Protoplasma ist auffallend wabenartig gebildet.

Die Balken des Bindegewebes haben in sich Hohlräume, indem sie sich spalten und etwas auseinander biegen. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß es sich hier um Blutlacunen handelt, mit

phosphorsauren Kalkkugeln in ihrem Randgewebe (Adventitia).¹⁾ Ich halte es für möglich, daß die Secretzellen aus diesen Lacunen die Stoffe zum Aufbau ihres Secrets entnehmen.

Hat der Ösophagus dergestalt die große Vorderdarmdrüse gebildet, so verläßt er damit die vordere Leibeshöhle (Fig. A). Er ist jetzt dicht in Bindegewebe eingehüllt, nur schwer zu verfolgen, am besten durch Einführen einer schwarzen Schweinsborste in den oben etwas aufgeschnittenen Teil auf dem Pharynx. — Jetzt steigt der Ösophagus nach oben-hinten gebogen empor, liegt dicht unter der oberen Körperdecke. Die hellen Kalkkörner seiner Bindegewebsumhüllung leuchten. Im Gewebe der Mitteldarmdrüse ist er nur undeutlich zu sehen, mit der Borste aber deutlich zu sondieren. Er zieht wohl $\frac{3}{4}$ der Länge der Mitteldarmdrüse mit ihrer Windung nach hinten und mündet an dem hinteren Bogen des Magens ein.

b) Die Arbeit des Vorderdarmes.

Die Arbeit des Vorderdarmes bei *Natica* ist: 1. die Nahrung aufzunehmen, 2. sie in den Magen zu leiten und 3. gleichzeitig die abgekratzten kleinen Nahrungsstücke mit dem Secret der Vorderdarmdrüsen zu einem Brei zu vermischen.

Die kleinen Vorderdarmdrüsen habe ich ohne Erfolg elektrisch gereizt, ich konnte keinen Saft gewinnen. Wegen ihrer Kleinheit lassen sich Extrakte nur schlecht auf Fermente prüfen; ich habe 10 Versuche gemacht (s. Tabelle 2, S. 411), habe auf Protease, Lipase, Cellulase geprüft, regelmäßig mit negativem Ergebnis (außer Seidenpepton, was in diesem Falle außer Bedeutung ist; s. S. 403). Regelmäßige Kontrollen sind selbstverständlich und werden nicht immer besonders erwähnt (s. S. 401)!

Da es bei der Kleinheit des Organs keine zuverlässige Reaktion auf Mucin gibt (den Stoff, der das schleimige Gleiten der Nahrung im Ösophagus bewirkt), so weiß ich nicht genau, ob diese Drüsen Mucin erzeugen; ich kann nur sagen: wenn man den Ösophagus aufschneidet, so fühlt er sich stark schleimig an. Da ich aber außer den beiden Vorderdarmdrüsen keine Drüsen entdeckt habe, so ist es mir sehr wahrscheinlich, daß der Schleim aus diesen beiden stammt; da nun die Zellen der großen Vorderdarmdrüse vorzugs-

1) BARFURTH, D., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 22, p. 473. Näheres in meinen weiteren Mitteilungen über Reservekalk.

weise Sekretkugeln ähnlich den Fermentkugeln (s. Kapitel Secretion) enthalten, so ist es mir wahrscheinlich, daß der Schleim in der kleinen Vorderdarmdrüse erzeugt wird; dafür spricht auch die Histologie.

Tabelle 2. *Natica*, Fermenttabelle.

Organ	Kleine Vorderdarmdrüse		Große Vorderdarmdrüse											
			Hungertier						Freßtier					
Zeit														
Casein 0,05%														
Casein 0,5%		—												
Karminfibrin														
— alk.														
Seidenpepton	24	24					18	18	18					
Amylase														
Lipase														
Cellulase														

Organ	Mitteldarmdrüse mit Magen						— ohne Magen		Magen-saft
	Hungertier			Freßtier			Hun-gertier	Freß-tier	
Zeit									
Casein 0,5%				22?	40?	—	28		
Casein 0,05%			—	—	—	—			
Karminfibrin			—	22?	—	30	40	48	
— alk.			—	—	—	—	36	38	
Seidenpepton	19	19	19						
Amylase				30	—			48	
Lipase				45	—				
Cellulase									

Schneidet man die große Vorderdarmdrüse nach einer Mahlzeit auf, so sieht man zwischen den Balken eine braune Flüssigkeit mit feinen kleinen Sekretkörnern darin, die wir im Kapitel Secretion (S. 489) noch kennen lernen werden. Niemals habe ich gleich nach dem Fressen Fleischstückchen zwischen den Balken gefunden; das Eindringen von Nahrung wird eben durch die Ösophagusklappe verhindert. — Reizt man die Drüse elektrisch, so sondert sie keinen Saft ab: also habe ich ihre Fermente leider nur an Extrakten prüfen können. Zunächst habe ich bei diesen Prüfungen recht widersprechende Ergebnisse bekommen, weil ich wahllos Hunger- und Freßtiere zur Probe nahm. Dann teilte ich, gab einem Tierhaufen reichlich zu fressen, einem anderen gar nicht (und

tat in jedes der Aquarien nur gleichstarke Tiere, da sonst die kleinen bald aufgefressen sind). Genaue Stufenuntersuchungen in bestimmten Stunden nach dem Fressen konnte ich leider nicht anstellen, da man den Augenblick der Nahrungsaufnahme nicht sicher beobachten kann, ja sogar nicht genau sagen kann, ob ein Tier des Haufens bestimmt gefressen hat. Deshalb ist *Natica* für diese ernährungsphysiologischen Fragen nicht brauchbar. Ich habe 29 Proben an Hungertieren gemacht. Die Fermenttabelle 2 zeigt, daß diese Versuche auf Protease, Amylase, Lipase, Cellulase negativ ausfielen (mit Ausnahme der Seidenpepton-Methode und eines Versuches auf Amylase, die hier nicht in Betracht kommen).

Bei Freßtieren (etwa 1—3 Tage nach dem Fressen) habe ich 17 Versuche gemacht, die ich leider nicht vermehren konnte, da ich zum Schluß keine Tiere mehr erhielt. Sämtliche Versuche nur auf Protease: 13 positiv und 4 negativ; Casein ist stets verdaut worden, einmal schon nach 2 Stunden, die 0,5%₀-Lösung wurde doppelt bis dreifach so langsam verdaut wie die 0,05%₀-Lösung; Karminfibrin wurde 3mal verdaut, 4mal nicht(!); Seidenpepton zählt nicht. — Was ist daraus das Ergebnis? 1. daß vielleicht die Sekretkörner in den großen Vorderdarmdrüsenzellen eine Protease darstellen; doch ist es schwer, dies genau zu untersuchen, da ja auch der Magensaft frei bis zum Pharynx strömen kann und es möglich wäre, daß von ihm einige Tropfen in die Drüse gelangen trotz der Ösophagusklappe. Man kann jedenfalls Magensaft und Vorderdarmsaft nicht trennen; 2. scheinen die Sekretkörner inaktiv beim Hungertier in den Bildungsvacuolen (s. Secretion) zu liegen, beim Freßtier aktiv zu werden; 3. kann die Protease nicht sehr stark sein, denn sie vermochte Karminfibrin in 4 von 7 Fällen nicht zu verdauen; 4. werden sich beim Freßtier wohl auch noch andere Fermente zeigen, die ich nicht mehr untersuchen konnte; 5. wird man wohl bei Stufenuntersuchungen günstigere Stadien finden und so genauer das Werden und Abflauen der Fermentkraft beobachten können.

Somit möchte ich annehmen, daß der Ösophagus mit Protease erfüllt ist, die durch die Ösophagusklappe aus der großen Vorderdarmdrüse austritt. Es ist aber sicher, daß diese Protease nicht auf die Beute durch den Mund gespien wird, also nicht außerhalb des Körpers wirkt (s. S. 385). Demnach wird die Nahrung im Ösophagus nur mit der Protease während des Gleitens zum Magen vermischt; sie wandert mit der Nahrung zum Magen, um hier weiter tätig zu sein.

2. Bau und Arbeit des Mitteldarmes.

Der Mitteldarm besteht aus einem länglichen Magen mit anhängender großer Mitteldarmdrüse.

a) Der Bau des Mitteldarmes.

Durch den Ösophagus gelangt die Nahrung in den Magen von hinten-oben im Gehäusegewinde. Bei ihrem weiteren Lauf und Verdautwerden muß sie also nach vorn und unten wandern. Der Magen erstreckt sich (Fig. A u. D) im Bogen nach unten als ein ca. 6 mm breiter und 25—30 mm langer Raum der Mitteldarmdrüse unverdeckt aufsitzend. Der Raum ist verhältnismäßig niedrig, vielleicht 2—3 mm hoch; doch vermag seine Decke sich zu heben, man findet sie nach der Mahlzeit hochgewölbt, der Magen ist dick mit Saft und feinen Nahrungsstellen erfüllt.

Der Raum beträgt also etwa 200 cmm; wenn wir die Fleischmasse des Tieres auf 4500 cmm schätzen, so nähme also der Magen etwa $\frac{1}{22}$ oder 4,5% ein.

Es ist aus Fig. D zu ersehen, wie der Ösophagus im ersten Längenviertel seitlich von unten her in den Magen einmündet. Von der Eintrittsstelle aus läuft eine etwas gelbliche Bahn zu den beiden Mitteldarmdrüsenlöchern. Das 1. Drüsenloch liegt der Ösophagumündung gerade gegenüber. Mit dem Secret, das aus ihm herausfließt, muß die Speise zuerst in Berührung kommen; sehr wahrscheinlich fließt das Secret auch in den Ösophagus hinein, um schon hier die Nahrung zu empfangen und anzudauen. — Eine 2. größere Mitteldarmdrüsenöffnung findet sich am unteren Ende des Magens: sie ist ca. 2 mm breit. Dicht hinter dieser Öffnung erhebt sich un-

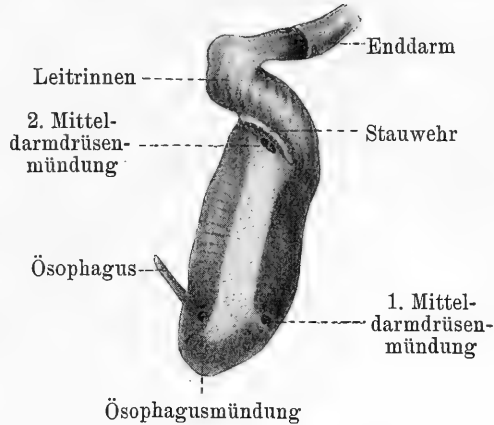


Fig. D. *Natica hebraea*.

Magen. Die Ränder des Magens sind aufgeschnitten, die Decke ist entfernt. Der Enddarm ist ein Stück geöffnet. Das Ganze liegt in natura gekrümmt nach unten geneigt; es ist hier auf eine Ebene übertragen. 2:1. Nach frischen Tieren gezeichnet.

vermittelt von links her eine große Hautfalte, umgibt im leichten Bogen die 2. Drüsenmündung und verläuft fast bis an die gegenüberliegende Längswand des Magens: sie neigt sich etwas gegen das 2. Loch zu, als solle sie allen Inhalt des Magens gegen den Magen zu stauen oder nur wenig durch den Engpaß zwischen ihr und der Längswand des Magens in den Enddarm hindurchlassen. Ich nenne sie deswegen das Stauwehr. Durch dieses wird also 1. die Nahrung im Magen zur Verdauung gestaut, 2. könnte hier eine mechanische Auswahl zwischen großen, unverdaulichen und verdaulichen Stücken stattfinden.

HALLER's Beschreibung¹⁾ und Zeichnung lauten anders. Er untersuchte *Natica lineata*, ich nur *N. millepunctata* und *hebraea*. Es ergeben sich dabei folgende Unterschiede zwischen unseren Darstellungen: HALLER zeichnet fig. 12 die „Falte“ (unser Stauwehr wahrscheinlich) an den Vorderdarm; bei der Falte liegt aber gar keine Vorderdarmmündung, sondern am entgegengesetzten Ende. Die Falte in HALLER's fig. 10 ist mir unverständlich. Seine „spaltförmigen Magendrüsen“ sind vielleicht die Rinnen, die sich rechts und links von der gelben Bahn nach den Längswänden zu quer erstrecken. Solche Drüsen konnte ich an Schnitten nicht entdecken. — Ferner ist für die von mir untersuchten Arten unrichtig, daß der Magen (HALLER, p. 473) „unmerklich in den Enddarm übergehe“; er ist vielmehr durch das Stauwehr deutlich vom Enddarm geschieden. — Ferner hat der Magen nicht eine einzige, sondern 2. Drüsenmündungen. FISCHER²⁾ zeichnet und beschreibt richtig 2 „Lebermündungen“, es fehlt aber das physiologisch recht wichtige Stauwehr.

Die Histologie des Magens zeigt uns folgendes. Der Magenquerschnitt ruht langgestreckt der Mitteldarmdrüse auf; der Magen ist vollständig umgeben, also von der Mitteldarmdrüse abgetrennt, durch eine breite Bindegewebsschicht. Sein Epithel ist ein hohes, schmalzelliges Cyliinderepithel mit länglichen Kernen, breitem Cuticularsaum und hohen Wimpern von $\frac{1}{4}$ Zelllänge. Zwischen den Epithelzellen liegen wenige Schleimzellen mit deutlicher Schleimfärbung. In der ziemlich stark entwickelten Muscularis sah ich dünne schmale Muskeln mit länglichen Kernen. Man sieht deutlich, wie die Magendecke bei geringer Nahrungsmenge stark gefaltet ist, bei

1) In: Morphol. Jahrb., Vol. 18, 1891, p. 469.

2) In: Bull. sc. France Belgique, Vol. 24, 1891, p. 249.

vieler Nahrung sich prall gehoben hat. Fermentzellen kommen nicht vor!

Schon aus all diesen Befunden kann man auf die Arbeit des Magens schließen.

Die Mitteldarmdrüse ist recht groß. Sie nimmt (mit anderen kleineren Organen) den ganzen oberen Teil des Gehäuses ein, ist also dadurch spiralig gebogen. Ihr Bau ist (im Gegensatz zu der Mitteldarmdrüse z. B. von *Pleurobranchaea*) sehr zusammengepreßt, die Zellen sind dicht zusammengepackt, so daß man auf Schnitten zunächst gar keine Ordnung sieht. Es lassen sich folgende Zellarten unterscheiden: Secretzellen, länglich, mit vielen hellbraunen Körnern, die beim Freßtier fehlen (s. Kap. Secretion) — Resorptionszellen (s. Kap. Resorption) — Kalkbildungszellen (s. Kap. Reserven).

b) Die Arbeit des Mitteldarmes.

Die Aufgabe des Mitteldarmes ist die eigentliche Verdauung nach der Vorverdauung im Ösophagus, die nur gering sein kann. Die Tabelle 2 S. 411 zeigt, daß wieder zwischen Hunger- und Freßtieren unterschieden wurde, leider erst zu der Zeit, wo ich nur noch spärlich Tiere bekam. Ferner wurde zwischen der Mitteldarmdrüse mit Magen und ohne Magen geschieden, um so möglichst die Fermente der Mitteldarmdrüse festzustellen. Aus der Tabelle ist folgendes Ergebnis ersichtlich:

1. Mitteldarmdrüse mit Magen (also der gesamte Verdauungskomplex des Mitteldarmes): es wurden 13 Versuche beim Hungertier gemacht: Protease stets negativ (Seidenpepton zählt nicht), Amylase 1:1, Lipase 1:1. — Beim Freßtier 14 Versuche: Protease 10mal positiv, 5mal negativ, d. h. in Karminfibrin ward immer verdaut, Casein dagegen in 4 Fällen negativ, 3mal positiv. Dazu zeigten 2 Versuche mit reinem Magensaft (leider nur allzu gering erhältlich) Karminfibrin nach 6—7 Stunden verdaut. — Ich muß daraus schließen, daß sich beim Freßtier im Magen, resp. dem ganzen Mitteldarmtractus eine ziemlich starke Protease sich befindet, vielleicht auch eine Amylase und Lipase, was ich leider nicht mehr prüfen konnte.

2. Die Mitteldarmdrüse ohne Magen beim Hungertier: unter 8 Versuchen zeigt sich eine Protease niemals, Amylase 1:1, Lipase und Cellulase ebenfalls negativ. — Beim Freßtier: eine Pro-

tease zeigt sich niemals, Amylase ist stets positiv, Lipase 1:1, Cellulase stets negativ.

Daraus glaube ich schließen zu dürfen: 1. daß eine Protease in der Mitteldarmdrüse nicht gebildet wird, sondern nur von der großen Vorderdarmdrüse in den Magen strömt und hier vor allem tätig ist, — 2. daß vielleicht eine Amylase und Lipase in der Mitteldarmdrüse gebildet werden, die wohl auch im Magen tätig sind.

Genau den Ort der Proteasebildung festzustellen, ist kaum möglich, da man die Secrete, besonders bei *Natica*, nicht trennen kann. Sehr erschwerend kommt noch hinzu, daß man den Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme nicht feststellen, also keine Stufenuntersuchungen machen kann, die bei anderen viel Klärendes über die Fermentverhältnisse erbracht haben.

Ich mache ferner noch darauf aufmerksam, daß in vielen Fällen das Hungertier keinen verdauenden Saft gebildet hatte, dagegen beim Freßtier der Extrakt wirksam war. Ich komme auf diese Erscheinung später noch eingehend zu sprechen.

Der Ort der Verdauung ist nicht allein der Magen (vom Ösophagus sprach ich eben). 5 Stunden nach der Nahrungsaufnahme ist ein großer Gang der Mitteldarmdrüse dicht mit Nahrungsteilchen erfüllt: also auch in den Mitteldarmdrüsenengängen wird verdaut. Der Enddarm kommt wegen des oben beschriebenen Stauwehres als Verdauungsort kaum in Betracht.

Die Wirkung des verdauenden Saftes im Magen ist ziemlich stark im Verhältnis zu dem anderer Schnecken. Reiner Magensaft 1:1 mit filtriertem Seewasser verdünnt (selbstverständlich immer Kontrollen) verdaute schon nach 6—7 Stunden das Karminfibrin. Auf Schnitten zeigte sich, daß 5 Stunden nach der Nahrungsaufnahme die Nahrung noch nicht völlig verdaut ist, man kann noch einzelne Stückchen unterscheiden. Nach 10 Stunden ist alles zu feinstem Gerinnsel zertrümmert. Nach 24 Stunden ist weitaus das Meiste resorbiert, der Rest fein zerschmolzen; die Kerne der Nahrung färben sich mit Hämalaun nicht mehr. Wir werden (S. 460 u. 473) die Verdauung im Verhältnis zu anderen Gastropoden als schnell bezeichnen müssen. (Die Gründe dafür führe ich später zusammenfassend an.)

Zu dieser chemischen kommt eine mechanische Aufgabe des Magens, die seine besondere und eigentliche Aufgabe ist, denn die Fermente werden ja nicht vom Magen, sondern den ihm ansitzenden Drüsenausstülpungen geliefert! Das hohe Wimper-

epithel des Magens hat die Arbeit zu leisten, daß es die feinen abgeschabten und schon etwas angedauten Nahrungsteile in die Mitteldarmdrüse hineinstrudelt und in den Rinnen hineinleitet. Zu demselben Zweck dient das Wimperepithel in den Drüsenhauptgängen, die nur Fortsetzungen des Magenepithels sind.

Der Magen muß ferner mittels seiner Muskeln die Nahrung mit den Fermenten mechanisch verwalken und verkneten. Es zeigt sich auf vielen Querschnitten, wie sich die Magendecke an einer Seite einbuchtet, um die Nahrung allseitig zu pressen und so besser in die Mitteldarmdrüse drücken und leiten zu können; von allen Seiten strudeln die hohen Wimpern.

(Unerklärlich ist es mir, daß ich im Magensaft stets Massen von Kalkkugeln fand, die deutliche Reaktion auf phosphorsauren Kalk gaben; s. das Kap. Reserven.)

In dem letzten zusammenfassenden und vergleichenden Abschnitt dieses Kapitels (Vergleichende Biologie der Verdauung) werde ich die Hauptschlüsse aus all dem ziehen. Um diese Vergleichsarbeit und die Übersicht zu erleichtern, darf ich jetzt ganz kurz in einem Schema das Bezeichnende der Verdauung bei *Natica* zusammenfassen:

1. Vorderarm sehr dünn mit zwei Drüsen. Leitung der Nahrung in kleinsten abgerissenen Stücken durch den Pharynx und Ösophagus in den Magen von oben-hinten. Eindringen der Nahrung in die große Vorderdarmdrüse unmöglich durch das Ösophagusventil. — Einspeichlung mit Protease. — Weg in den Magen frei.

2. Mitteldarm: Magen mit zwei Mitteldarmdrüsenmündungen oben und unten. Großer Raum: 4,5% des Körperraumes. — Stauung der Nahrung vom Enddarm her gegen den Magen durch ein Stauwehr. — Im Magen mechanische Durchknetung mit Fermenten und Transport zur Mitteldarmdrüse durch Pressen und Flimmern.

3. Verdauungsort: etwas im Ösophagus mit Protease der großen Vorderdarmdrüse. Vor allem im Magen mit Protease und Amylase. Auch in den Gängen der Mitteldarmdrüse.

4. Verdauungszeit: 5—10 Stunden alles zu feinsten Körnchen.

5. Fermente: Protease, Amylase, vielleicht auch Lipase.

6. Fermentwirkung: a) durchschnittliche Kraft (nur Freßtiere, nur positive Fälle, nur Protease) schätzungsweise: große Vorderdarmdrüse 29 Stunden — Mitteldarmdrüse mit Magen 33 Stunden. —

Magensaft 6 Stunden. — b) Schwankungen im Organ: beim Hungertier findet sich in der großen Vorderdarmdrüse und in der Mitteldrüse kein Ferment im Extrakt. Der Extrakt wird erst nach dem Fressen wirksam (Kritik dieser Schätzungen S. 459).

Dies alles gewinnt erst rechtes Licht durch die vergleichenden Betrachtungen auf S. 457.

III. *Murex trunculus*.

Die Morphologie des Darmes und seiner Anhänge ist früher von LEIBLEIN¹⁾ klar, wenn auch mit einigen Fehlern dargestellt worden. HALLER'S²⁾ Beschreibung ist ausführlich, aber nicht immer genau. Ferner hat AMAUDRUT³⁾ vergleichend-morphologische Studien am Vorderdarm gemacht. FISCHER⁴⁾ hat den Magen (nicht ganz richtig) beschrieben, OSWALD⁵⁾ den Pharynx nach dem Typus *Buccinum*. Über die Histologie ist einiges von der großen Vorderdarmdrüse durch HALLER bekannt.

Eine physiologische Untersuchung fehlt.

Ein Blick auf Fig. E lehrt: zum Vorderdarm gehören Pharynx, kleine Vorderdarmdrüse, Ösophagus, ein birnförmiges Organ, der Ösophagusblindsack und die große Vorderdarmdrüse. Zum Mitteldarm gehören Magen und die Mitteldarmdrüse.

1. Der Vorderdarm und seine Arbeit.

a) Der Bau des Vorderdarmes.

Ich beschreibe hier zunächst das Makroskopische, die Histologie werde ich im 2. Teil vorlegen.

Der Vorderdarm beginnt mit dem Rüssel. OSWALD gibt p. 152 an, daß er den gleichen Bau wie derjenige von *Nassa* und *Buccinum* habe, nur ein wenig kleiner sei.

Der Ösophagus legt sich beim eingezogenen Rüssel in eine Schlinge, ist beim ausgestreckten geradegezogen. Kaum tritt er aus

-
- 1) LEIBLEIN, in: Ztschr. organ. Physik (HEUSINGER), Vol. 1, 1827, p. 1.
 - 2) HALLER, B., in: Morphol. Jahrb., Vol. 14, 1888, p. 154.
 - 3) AMAUDRUT, A., in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 7, 1898, p. 240.
 - 4) FISCHER, H., in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 24, 1892.
 - 5) OSWALD, AD., in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 28, 1894, p. 152.

dem Pharynx heraus, so bildet er eine birnförmige Erweiterung (LEIBLEIN'S Schlundkopf, HALLER'S birnförmiges Organ). Diesem unbekanntem Organ sitzt eine zottige Drüse auf, die wahrscheinlich

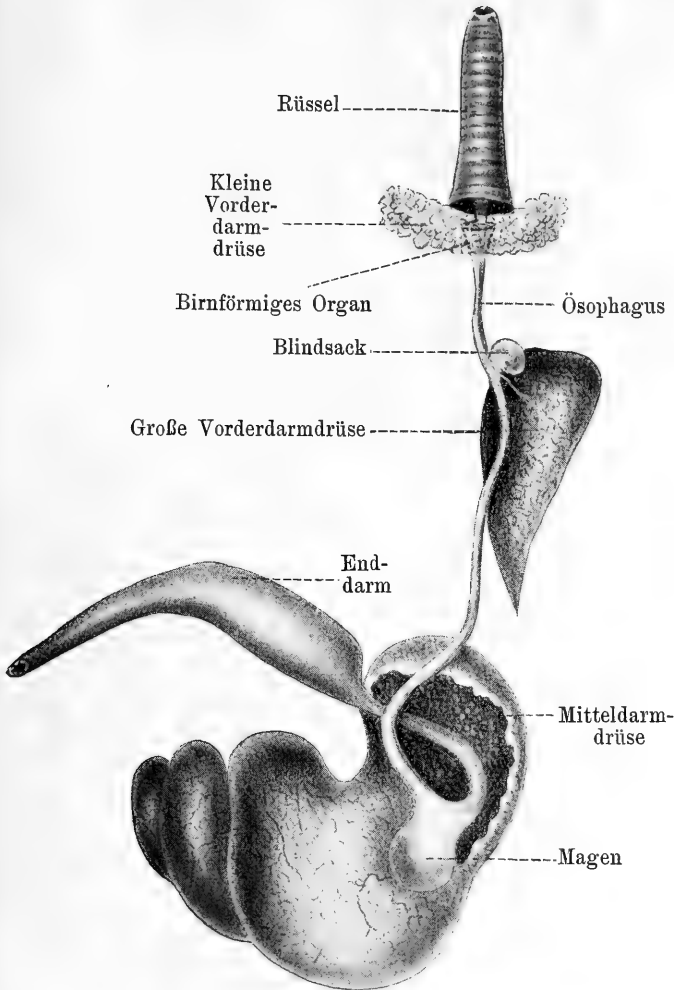


Fig. E. *Murex trunculus*.

Verdauungstractus. Die Decke der Atemhöhle ist bei der Präparation nach links hinübergeschlagen; damit auch der Enddarm, der in natura vorn-rechts mündet. Die kleinen Vorderdarmdrüsen sind in der Mitte durchsichtig gedacht, um das darunterliegende „birnförmige Organ“ zu zeigen. Die Mitteldarmdrüse ist nach vorn zu, und oben etwas abgeschabt, um den von ihr zum Teil bedeckten Magen, das Ende des Ösophagus und den Anfang des Enddarmes zu zeigen. 2:1.

Nach frischen Tieren gezeichnet.

wie bei *Natica* aus zwei verklebten Drüsen besteht: die kleinen Vorderdarmdrüsen (HALLER's Buccaldrüsen). Sie sind acinös, unregelmäßig gebaut, von gelblich-weißer Farbe; wie ein Fetzen liegen sie dem Ösophagus auf.

Eine kleine Strecke hinter dieser Drüse folgt am Ösophagus ein Blindsack (HALLER's Himbeerdrüse, LEIBLEIN's blinder Anhang). LEIBLEIN fand ihn voll mit einer schmutzig weißen, flockigen Masse. AMAUDRUT sagt (p. 240), der Blindsack sei außerhalb des Ösophagus gelegen, in den er durch einen kleinen Excretkanal münde; sein Inneres sei faltig, über den Falten lägen große „unfärbbare Zellen“.

Dicht neben dem Blindsack findet sich ein feiner Ausführgang der großen Vorderdarmdrüse (AMAUDRUT sagt LEIBLEIN'sche Drüse, LEIBLEIN Organ am Schlund). Sie ist dreieckig, hinten spitz, von brauner Farbe wie bei *Natica*. Ihre Oberfläche zeigt feine verästelte Riefen. HALLER gibt folgenden histologischen Bau an (p. 157): sie sei acinös, ihre Hülle bestehe aus Muskeln und feinen Membranen; sehr dünne Ausführgänge, vorher ein großes Sammelumen. Die Zellen zeigen nach HALLER's Abbildung ähnliche Secretkörner, wie ich sie bei *Natica* im Kapitel Secretion (S. 478) beschreiben werde: 7—8 Secretkörner liegen zu einer Rosette vereint in einer Zelle. AMAUDRUT sagt über die Histologie: in der Nähe des Secretkanals finde man Cylinderzellen, während die hinteren Zellen kubisch seien, gefüllt mit brauner Granula; also 2 Arten Zellen. LEIBLEIN gibt an, daß bei Verletzung eine braune Masse herausströme, was ich bestätigen kann.

Aus Fig. E ist ersichtlich: der Ösophagus zieht nun weiter nach hinten, zunächst begleitet und ein wenig umschlungen von der großen Vorderdarmdrüse. Er verläßt jetzt die Höhle des Vorderdarmes, steigt empor in langem Rohre und tritt in das Gewebe der Mitteldarmdrüse ein, d. h. er verschwindet, vom Gewebe umschlungen; schabt man die Mitteldarmdrüse ein wenig ab, so kann man erkennen, wie er zum Magen hinzieht und einmündet. Einen solchen abgeschabten Zustand stellt Fig. E dar.

b) Die Arbeit des Vorderdarmes.

Wieder sind die Aufgaben des Vorderdarmes: Nahrungsaufnahme, Leitung der Nahrung zum Magen, Vermengen mit Fermenten.

Schneidet man den Ösophagus auf, so findet man seine Innenfläche stark glitschig. Diese Schmiere (vielleicht Mucin) muß von

dem Vorderdarm gebildet werden, wo, kann ich nicht sagen; vielleicht in dem birnförmigen Anhang, in welchem ich oft eine weiße schmierige Masse sah.

Die Fermentuntersuchung ist aufgebaut nach den einzelnen Organen; diese wurden in regelmäßigen Abständen nach dem Fressen geprüft: Stufenuntersuchung. Jede Stufe wurde 2 bis 3 mal untersucht an 2—3 Tieren unter gleichen Bedingungen.

Die Extrakte waren stets neutral.

Tabelle 3. *Murex*, Fermenttabelle.

Organ	Kleine Vorderdarmdrüse					Große Vorderdarmdrüse					
	Hungertier	1/2 Std.	2 Std.	3 Std.	10 Std.	Hungertier	1/2 Std.	2 Std.	3 Std.	10 Std.	
Casein 0,5%	45	36	—	—	40	48	13	—	—	—	—
Karminfibrin	40	40	40	20	18	46	50	31	19	12	10
Amylase	—	—	—	—	—	—	—	18	27	19	7
Lipase	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
Cellulase	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
											1 1/2

Organ	Mitteldarmdrüse ohne Magen					Magensaft					
	Hungertier	1/2 Std.	2 Std.	3 Std.	10 Std.	Hungertier	1/2 Std.	2 Std.	3 Std.	6 Std.	10 Std.
Casein 0,5%	—	—	48	48	50	—	—	—	—	—	—
Karminfibrin	40	50	18	30	40	40?	—	—	—	—	—
Amylase	—	—	18	36	18	—	18	—	24	26	—
Lipase	—	50?	36	—	36?	—	48	13	19	48	48
Cellulase	—	—	48	36?	—	19	—	—	—	—	—
											48
											26
											48
											12
											19
											18
											19

Organ	Enddarm					
	Nicht gespült			Gespült		
Casein 0,5%	—	8	—	—	—	17
Karminfibrin	—	8	—	—	48	17
Amylase	—	—	24	—	18	17
Lipase	—	—	—	—	—	—
Cellulase	—	—	—	—	—	—
						—
						—
						—
						—
						—

Aus der Fermenttabelle 3 sind folgende Ergebnisse über die Fermente der kleinen Vorderdarmdrüse ersichtlich: 1. in der Drüse befindet sich zu allen Zeiten eine Protease, welche bei demselben Tier in der großen Vorderdarmdrüse stets fehlte, in

der Mitteldarmdrüse nur vom Hungertier bis zu 2 Stunden nach der Nahrungsaufnahme vorhanden ist, im Magensaft stets sich findet,

im Enddarm selten und nur bei Nichtspülen. Von 19 Versuchen sind 16 positiv.

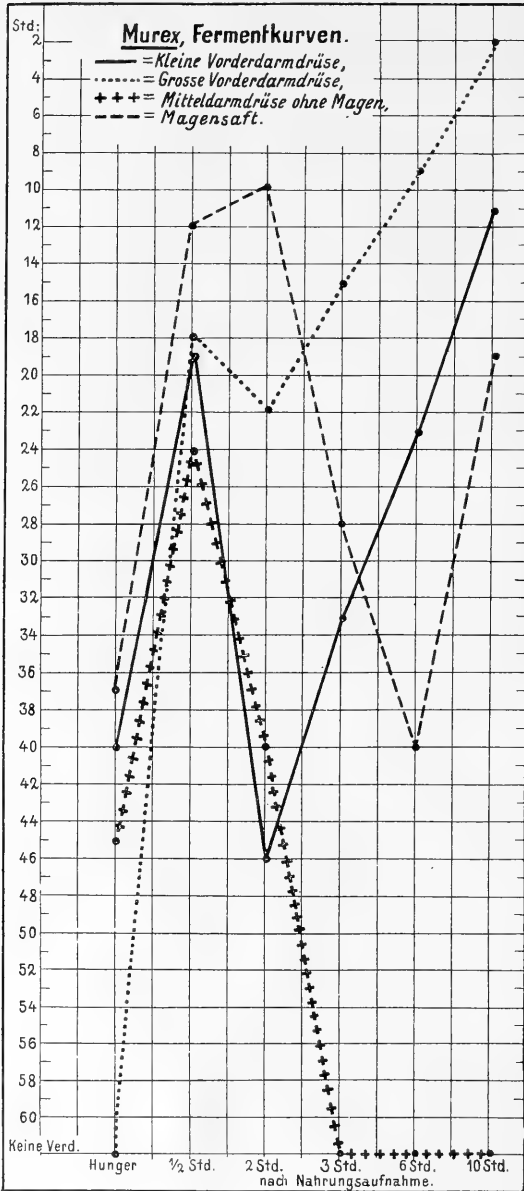


Fig. F.

Murex trunculus und
brandaris.

4 Kurven der Verdauungsgeschwindigkeiten im Magensaft, im Extrakt der 2 Vorderdarmdrüsen und der Mitteldarmdrüse ohne Magen. Auf der Ordinate ist die Zeit nach der Nahrungsaufnahme abgetragen: Hungertier, $\frac{1}{2}$, 2, 3, 6, 10 Stunden. Auf der Abszisse ist diejenige Zeit in Stunden abgetragen, welche die Protease braucht, um Casein und Karminfibrin zu verdauen; nur bei der großen Vorderdarmdrüse wurde die Amylase als Maßstab angewandt. Die Zeiten sind aus dem Durchschnitt sämtlicher Zeiten einer Versuchsstufe gewonnen. — Der Punkt unter 60 Stunden bedeutet: keine Verdauungskraft.

2. Die Reaktionsgeschwindigkeit kann ich ungefähr schätzen an der Zeit, welche diese Protease braucht, um zu verdauen; ich berechne sie aus dem Durchschnitt der 2 bis 3 Zeiten jeder Stufe.

Hierbei wurden nur die positiven Ergebnisse berücksichtigt. (Ich weiß, daß ich damit kleine Fehler begehe, s. S. 459.)

Die Durchschnittszahlen für jede Stufe sind:

Beim Hungertiere: 40 Stunden.	
$\frac{1}{2}$ Std. nach Nahrungsaufnahme:	19 Std.
2	46
3	35
6	23
10	11

Diese Zahlen der einzelnen Stufen habe ich auf eine Kurve (Fig. F) übertragen, um sie besser und anschaulicher darzustellen; die kleine Vorderdarmdrüse ist mit ——— bezeichnet. — Aus der Kurve ist ersichtlich: die Reaktionsgeschwindigkeit wächst in der ersten halben Stunde, fällt von $\frac{1}{2}$ —2 Stunden, vermutlich weil sich die Kraft des Ferments aufbraucht und erst neues Ferment gebildet wird; dann steigt sie wieder gleichmäßig bis zu 10 Stunden. Somit beschreibt die Kurve der Verdauungszeiten ein N. — Die allgemeinen Schlüsse und Erklärungen s. S. 461—465.

3. Die 3 anderen Fermente, nach denen ich suchte, kommen hier nicht vor, wohl aber im Magensaft. Dies beweist, daß die gefundene Protease kein nach vorn getretener Magensaft sein kann. Eine rein intracelluläre Protease ist sehr unwahrscheinlich, denn die 4 Bedingungen von S. 400 sind erfüllt; unter anderem: das Ferment zeigt sich in Abhängigkeit von der Nahrungsaufnahme, und nur hier findet sich vor allem eine starke Protease.

4. Die sämtlichen Versuche „3 Std. bis 10 Std.“ zeigen, daß nur in der kleinen Vorderdarmdrüse und im Magensaft eine Protease sich befindet. Ich muß also annehmen, daß die Protease in der kleinen Vorderdarmdrüse gebildet wird und von hier zum Magen mit der Nahrung strömt.

5. Karminfibrin wird schneller verdaut als Casein.

Die Fermentuntersuchungen über die große Vorderdarmdrüse zeigen (S. 421):

1. In der Drüse befindet sich beim Fress-tier stets eine Amylase, welche in der kleinen Vorderdarmdrüse stets fehlt, in der Mitteldarmdrüse oft, im Magen immer vorhanden ist. Ich muß daraus schließen, daß die große Vorderdarmdrüse der Hauptsecretionsort für Amylase ist.

2. Sämtliche andere Fermente fehlen; es kann sich also bei der Amylase nicht um nach vorn getretenen Magensaft handeln. Auch erscheint ein rein intracelluläres Secret (im Sinne von S. 403) unwahrscheinlich, da die Amylase ja in dem anderen Vorderdarmorgan fehlt, auch in der Mitteldarmdrüse selten ist. (Die 4 Bedingungen von S. 400 sind erfüllt.)

3. Das Schwanken der Fermentkraft ist in der Fermentkurve mit graphisch dargestellt. Die Durchschnittszahlen sind für die einzelnen Stufen folgende:

Hungertiere: keine Verdauung.	
$\frac{1}{2}$ Std. nach der Nahrungsaufnahme:	18 Std.
2	22
3	16
6	9
10	2

Die Kurve schwankt wieder rauf, runter, rauf. Sie bildet also wieder entfernt ein N.

4. Das Hungertier hat keine nachweisbare Amylase im Extrakt. Es scheint, als würde das Ferment erst nach der Nahrungsaufnahme aktiv.

Es ist behauptet worden, eine Vorderdarmdrüse sei eine Säuredrüse wie die von *Tritonium*; DE LUCA u. PANCERI schreiben ¹⁾: „Wir haben festgestellt, daß dieselbe freie H_2SO_4 sich ebenso in den Drüsen folgender Gastropoden findet: . . . *Murex trunculus*, *brandaris* . . .“ PANCERI schreibt ein Jahr darauf ²⁾: „Bei *Murex trunculus* und *brandaris*, wo Prof. DE LUCA Spuren von H_2SO_4 gefunden hat, bin ich weder den Röhren noch den hohen Zellen begegnet.“ Fr. N. SCHULZ ³⁾ sagt, „das Secret ist nur schwach sauer“.

Ich glaube festgestellt zu haben, daß bei *Murex trunculus* und *brandaris* in den Vorderdarmdrüsen und in der Mitteldarmdrüse keine Säure vorkommt mit folgenden Beobachtungen:

1. spricht schon die Tatsache dagegen, daß *Murex* (wie oben S. 372 beschrieben) von *Asterias* verspeist wird. Als *Asterias* einen *Murex* fraß, habe ich wiederholt Neutralrot und Kongorot in See-

1) DE LUCA et PANCERI, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 65, 1867, p. 714.

2) PANCERI, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 10, 1868, p. 99.

3) In: Ztschr. allg. Physiolog., Vol. 5, 1905, p. 209.

wasser gelöst auf die Gegner gespritzt, ohne eine Reaktion auf Säure zu sehen.

2. Wenn man die Drüsen mit elektrischen Strom reizt, oder preßt, anschneidet, zerreibt, so zeigt weder Lackmus- noch Kongorotpapier irgendeine Reaktion.

Nach Vorstehendem erscheint es mir sicher, daß die Nahrung schon im Ösophagus mit der Protease der kleinen und der Amylase der großen Vorderdarmdrüse vermengt wird.

Durch den reichlichen Schleim des Ösophagus eingehüllt, wird die Nahrung in den Magen gebracht, zu dem der Eingang vom Ösophagus aus offen steht.

Merkwürdig ist es, daß *Murex* als Fleischfresser für Protease eine verhältnismäßig kleine Drüse am Vorderdarm besitzt, für Amylase eine auffallend große. Es ist mir dafür folgende Erklärung wahrscheinlich: wir hörten, S. 381, daß *Murex trunculus* und *brandaris* Spezialisten auf Krabben sind. Es ist bekannt, daß die Malacostraken große Mengen Glykogen in ihrem Fleisch besitzen; die Angaben schwanken: die größte Menge, die gefunden wurde, war 14,29% Kohlehydrate der organischen Trockensubstanz bei *Astacus*. Es wäre denkbar, daß die auffallende Amylase in der größten Vorderdarmdrüse mit diesem reichen Glykogengehalt in Zusammenhang steht. Ganz befriedigt diese Vermutung nicht, denn es wird wohl mehr Eiweiß im Fleisch sein als Glykogen. Auf Glykogenase habe ich nicht geprüft; doch verdaut erfahrungsgemäß eine Amylase meist auch Glykogen.

2. Der Mitteldarm und seine Arbeit.

a) Der Bau des Mitteldarmes.

Den Mitteldarm bildet der Magen; ihm hängt die sehr große Mitteldarmdrüse an, die ihn größtenteils umschlingt.

Betrachten wir zuerst den Magen; er ist von LEIBLEIN¹⁾ beschrieben worden. Seine Untersuchungen sind heute noch die besten, wenn auch einige kleine Irrtümer zu berichtigen sind. — FISCHER beschrieb den Magen als „äußerst reduziert“, ein Irrtum, der wohl daher kommt, daß der Magen zum Teil bedeckt ist von der Mittel-

1) In: Ztschr. organ. Physik, Vol. 1, 1827, p. 16 u. fig. 12.

darmdrüse; seine Abbildung ist zumeist falsch. — HALLER¹⁾ gibt an, daß nur eine einzige Öffnung der Mitteldarmdrüse vorhanden sei, was unrichtig ist.

Die Präparation habe ich so ausgeführt: ich schnitt am frischen Tier die Mantelhöhle auf, schlug die Decke nach links zurück und suchte den Ösophagus in der Verlängerung der Vorderdarmdrüsen. Dann schnitt ich den Ösophagus dicht hinter der großen Vorderdarmdrüse ab und drehte den ganzen Mitteldarm nach links herum, um den Enddarm zu sehen; dieser ist dicht neben dem Herzen an der Mitteldarmdrüse zu suchen durch vorsichtiges Abschaben der Mitteldarmdrüsenzellen über ihm; so kann man den Enddarm bis zum Magen, dann auch diesen freilegen. Dieses Bild zeigt uns Fig. E. Nun schnitt ich den Enddarm mit einer Scheere bis zum Magen auf, dann an dessen hinterem Rande entlang bis kurz vor den Ösophagus. Nun hob ich die Magendecke empor und erblickte das in Fig. G Dargestellte.

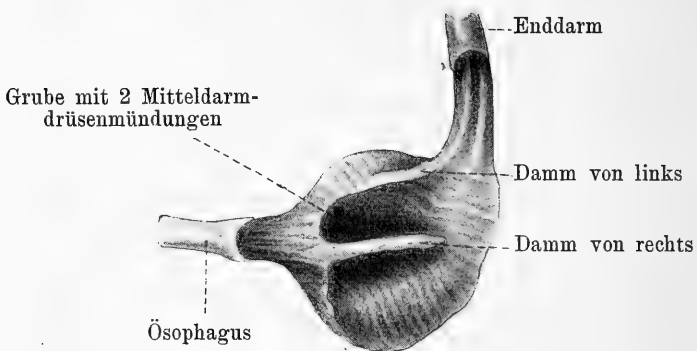


Fig. G. *Murex trunculus*.

Magen. Der Magen ist an den Rändern aufgeschnitten, die Decke ist fortgenommen; Stücke des Enddarmes und des Ösophagus sind geöffnet. 2:1.

Nach frischen Tieren gezeichnet.

Wir sehen in eine etwa $1\frac{1}{2}$ —2 ccm große Höhle. Von rechts nach links kommen zwei Dämme, ein großer und ein kleiner. Beide begegnen sich ungefähr in der Mitte, gehen ein Stück aneinander vorüber und lassen so einen Hohlweg zwischen sich. Dieser Hohlweg führt hinein in eine Grube, auf deren Grunde sich zwei Löcher

1) In: Morphol. Jahrb., Vol. 14, 1888, p. 157.

befinden: die zwei Mündungen der Mitteldarmdrüse (gegen HALLER, der gegen LEIBLEIN nur eine einzige Mündung der Mitteldarmdrüse behauptet).

Der Damm, der vom Ösophagus herkommt, teilt den Magen in zwei Teile, erstens einen vorderen mit Grube und Hohlweg, zweitens einen hinteren mit zahlreichen Falten, die meist senkrecht zum Damm verlaufen.

Kommt nun die Nahrung den faltigen Ösophagus herabgewandert, so fällt sie zunächst in die Grube. Das Secret der Mitteldarmdrüse, das durch die beiden Mündungen ausströmt, bildet in der Grube einen Secretteich, in den die Nahrung hineinfällt und verdaut wird. Die Tiefe der Grube flacht sich allmählich gegen den Enddarm zu ab, rechts und links von den beiden Dämmen begleitet. Zwischen den beiden Dämmen muß die Nahrung hindurch (resp. der Kot aus der Mitteldarmdrüse) und kann jetzt zwei Wege gehen: entweder sie geht nach rechts hinunter in die hintere Abteilung des Magens, die eine ziemliche Tiefe besitzt, oder sie steigt in den Enddarm über. Nach dem Bau der Falten muß man annehmen, daß größere Nahrungsteile, die nicht unmittelbar in dem Secretteich verdaut und in die Mitteldarmdrüse aufgenommen werden, zunächst in diese hintere Abteilung des Magens gebracht werden. Die Falten des Hohlweges ziehen nämlich nach rechts hinüber und stehen bald senkrecht zu den Falten des Enddarmes. Dagegen führt der rechte Damm unmittelbar vom Hohlweg in den Enddarm. Jedenfalls sind größere Vorrichtungen, die Nahrung im Magen festzuhalten und den Übertritt in den Enddarm zu verhindern, nicht getroffen. Daher findet man im ungespülten Enddarm Nahrung und sämtliche Fermente des Magensaftes (s. Tabelle 3, S. 421). Wir können aus dem Bau des Magens und den Fermentbefunden schließen, daß der ganze Darm, vom Ösophagus bis zum Enddarm, als Verdauungsort arbeitet.

b) Die Arbeit des Mitteldarmes.

Die Leitung der Nahrung im Mitteldarm habe ich eben geschildert. Die schon von der Protease und Amylase der Vorderdarmdrüsen angedaute Nahrung fällt in die Grube oder gelangt in den hinteren Teil des Magens. Durch diese Grube hindurch wird die Nahrung in die Gänge der Mitteldarmdrüse gestrudelt, wo sie endgültig verdaut und resorbiert wird.

Zur Feststellung des Verdauungsablaufes in der Magenarbeit

habe ich mich mit Vorteil zweier Methoden bedient: ich habe erstens in einer Reihe von Zeitstufen nach der Nahrungsaufnahme den Mageninhalt makroskopisch und mikroskopisch geprüft, habe zweitens in denselben Stufen die Fermentkraft des Magensaftes und des Mitteldarmdrüsenextraktes untersucht. Beide Wege ergänzen einander.

1. Die Untersuchung des Mageninhaltes zeigte mir folgendes. Sticht man mit einer feinausgezogenen Glaspipette in den Magen eines Hungertieres, so findet man recht wenig von einer hellen, etwas gelblichen Flüssigkeit, fast ohne feste Bestandteile; nur einige Kalkblasen (s. S. 429 den Nachweis von phosphorsaurem Kalk).

Eine halbe Stunde nach dem Freßbeginn ist der Magen schon prall gefüllt mit gelblicher Flüssigkeit; beim Anstechen strömt wohl 1 ccm Saft mit Nahrungsteilchen in die Pipette. Bei Eröffnung des Magens zeigt sich die Nahrung schon ein wenig angedaut, aber noch in ungefähr so großen Stücken, wie sie die Radula dieses Tieres abzuschaben pflegt.

Nach 2 Stunden ist die Kalkmenge vermehrt, die Nahrung weiter angedaut. Die Farbe ist etwas dunkler geworden.

Nach 3 Stunden strömen etwa 2 ccm eines hellen Saftes in die Pipette. Im Saft fanden sich große Fettkugeln, die vielleicht aus der Nahrung stammen (sie sind kenntlich an der Schwarzfärbung mit Osmiumsäure), ferner sehr viel Kalkkugeln und viel Schleim. Man sieht das Karmin, das verfüttert wurde, deutlich in Reihen angeordnet: so wird es in den Rinnen zwischen den Falten fortbewegt: Leitung des Magens! Die Nahrungsteile sind zumeist verdaut; es liegen Reste zerdauter Stückchen in Strängen angeordnet.

Nach 6 Stunden ist von der Nahrung in der gelbbraunen Flüssigkeit nur noch ein feinstes Detritus übrig. Die Haufen Kalk überwiegen vollständig bei mikroskopischer Untersuchung.

Nach 10 Stunden ist der Magensaft von Schleim dicklich wie beim Hungertier, aber von gelbbrauner Farbe.

Nach 24 Stunden zeigt der Mageninhalt dasselbe Bild wie beim Hungertier.

Um die Ergebnisse übersichtlicher zu machen, bringe ich sie auf beistehende Tabelle 4. Ich ziehe daraus folgende Schlüsse:

a) Die Flüssigkeitsmenge steigt und fällt: sie ist bei 3—6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme, zur Zeit der höchsten Verdauung, am größten. Nachher dickt sie ein und verschleimt.

b) Die Flüssigkeitsfarbe wechselt von hell zu dunkelbraungelb (10 Stunden), um dann wieder heller zu werden. Wir sehen, wie zur Zeit der höchsten Verdauung auch die dunkelste Farbe vorherrscht. Wir werden den Grund für diese Erscheinung im Kapitel Secretion kennen lernen (S. 499).

c) Die Nahrung ist schon zwischen 3—6 Stunden zu feinem Detritus zerdaut, der allmählich ganz gelöst und resorbiert wird. Wir können also zwischen zwei Vorgängen scheiden: 1. der Zertümmerung oder Zerdauung und 2. der völligen Lösung! Nach 24 Stunden ist die Nahrung verschwunden.

Tabelle 4.

Murex, Befunde im Magen während der Verdauung.

	Hunger	1½ Std.	2 Std.	3 Std.	6 Std.	10 Std.	24 Std.
Flüssigkeitsmenge	sehr wenig	mittel	viel, c. 2 ccm	viel	viel	dicklich u. wenig	sehr wenig
Flüssigkeitsfarbe	hell	gelblich	gelb	heller	gelbbraun	dunkelbraungelb	—
Nahrung	—	angedaut	angedaut	zerdaut	feiner Detrit.	wenig Detrit.	—
Kalk	wenig	—	mehr	sehr viel	—	—	wenig

d) Es finden sich Kalkkugeln, die bei der Höchstverdauung am zahlreichsten sind. Sie sind von Fermentkugeln, die wir im Kapitel Secretion kennen lernen werden, dadurch deutlich unterschieden, daß sie sich in 3% KOH nicht lösen. Sie sind als phosphorsaurer Kalk nachgewiesen (löslich in Ammoniummolybdänat mit HNO₃ unter Bildung der bekannten gelben rundlichen Krystalle; in Schwefelsäure schnell löslich unter Bildung deutlicher Gipskrystalle. Näheres siehe im Kapitel Reserven). Ihr periodisches Auftreten läßt vermuten, daß sie zu der Abscheidung des Secrets in irgendwelcher Beziehung stehen.

e) Die Nahrungsteilchen, welche die Radula abkratzt, werden

im Ösophagus und im Magen mit Schleim umpackt und in Längsrinnen geordnet weiterbefördert.

2. Prüfe ich nun den Magensaft auf Fermente, so ergeben sich folgende Tatsachen (s. Tabelle 3, S. 421):

a) Es kommen sämtliche geprüften Fermente mit verschiedenem Grade von Wahrscheinlichkeit im Magensaft vor: sicher ist die Protease mit 13 positiven und 2 negativen Fällen; sicher ebenfalls die Amylase mit 6 positiven und keinem negativen Fall. Unwahrscheinlich dagegen ist mir die Lipase, die nur 2mal erschien, aber 5mal nicht; desgleichen die Cellulase 1:1.

b) Casein wird durchschnittlich in 30 Stunden, Karminfribrin in 27 Stunden verdaut.

c) Es wurde auf den einzelnen Stufen durchschnittlich in folgenden Zeiten verdaut:

Beim Hungertier: nach 37 Stunden,

$\frac{1}{2}$ Std. nach Nahrungsaufnahme binnen 12 Std.

2 10

3 28

6 40

10 9

Die Verdauungskraft ist also nach 2 und 10 Stunden am größten. Übertrage ich diese Zahlen auf eine Kurve, so erhalte ich die Kurve in Fig. F, die mit ----- bezeichnet ist. Wir erkennen wieder die uns bereits bekannte annähernde N-Form. Wir sehen jedenfalls, wie die Fermentkraft nicht dauernd gleichmäßig wächst und dann wieder langsam fällt, sondern wie das Ferment in Schüben secerniert wird. Das Genauere stelle ich bei der allgemeinen Vergleichung zusammen (s. S. 461).

Woher stammen nun die Fermente im Magensaft? Um diese Frage zu lösen, sehen wir die Extraktfermente in den drei Drüsen an. Es hatte sich bereits ergeben, daß in der großen Vorderdarmdrüse eine Amylase und in der kleinen eine Protease gebildet wird. Es ist nach dem Magenbau selbstverständlich, daß diese Fermente mit der Nahrung in den Magen gelangen.

Beteiligt sich die Mitteldarmdrüse auch an der Secretion dieser Fermente? (Prüfung unter den Voraussetzungen von S. 400). Für Protease zeigt sich (s. Tabelle 3 S. 421): beim Hungertier ist es ungewiß, 2mal positives Ergebnis, 4mal negatives (wie bei anderen Drüsen auch, aber nicht in der kleinen Vorderdarmdrüse).

In der Zeit von der Nahrungsaufnahme bis 2 Stunden danach findet sich Protease in 7 Fällen positiv, nur in 1 Falle ist der Versuch negativ. In der Zeit von 3—10 Stunden findet sich unter 9 Proben keine Protease mehr. Es wäre also gut möglich, daß auch hier eine Protease gebildet wird, die nach 2 Stunden in den Magen übergegangen ist, ohne neugebildet zu werden. — Eine Amylase ist in 6 Fällen gefunden worden, in 6 nicht. Wenn wirklich hier eine solche secerniert wird, so ist sie bedeutend schwächer als in der großen Vorderdarmdrüse; das zeigt die Versuchsreihe „10 Stunden“. (KRUKENBERG, Arbeiten aus dem physiol. Institut zu Heidelberg, Vol. 2, 1882, fand in den Extrakten der „*Murex*-Leber“ keine „Diastase“).

Eine Lipase in der Mitteldarmdrüse ist mir sehr wahrscheinlich. Sie ist im Vorderdarm gar nicht vorhanden, im Magensaft selten, im Enddarm nie. In der Mitteldarmdrüse dagegen fand ich sie bei 12 Versuchen 8mal positiv, nach 3 und 10 Stunden (also im Höhepunkte der Verdauung) in allen Fällen. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die Fettspaltung wesentlich in der Mitteldarmdrüse stattfindet, daß das Ferment vielleicht gar nicht aus dem Drüsengang austritt, sondern das Fett erst angegriffen wird, wenn es in die Gänge der Mitteldarmdrüse eintritt.

Cellulase ist in 4:4 Fällen gefunden worden, ist mir daher zweifelhaft.

All diese Ergebnisse über den Ort der Secretion sind etwas unsicher bezüglich der Mitteldarmdrüse, weil man die Gänge nicht so sorgfältig spülen kann wie einen Magen. Es dringt bekanntlich Nahrung in die Gänge der Mitteldarmdrüse ein; auch hier findet eine Verdauung statt. Diese mit der Nahrung eingedrungenen Fermente erhält man immer mit dem Extrakt mit. Somit kann ich nur sagen: es ist mir wahrscheinlich, daß eine Protease in der Mitteldarmdrüse gebildet wird; dränge sie nur in die Gänge ein, so müßte sie ja gerade mehrere Stunden nach der Nahrungsaufnahme vorhanden sein und nicht zuerst. — Auch Lipase dürfte sicher vorhanden sein. Für zweifelhaft halte ich Amylase und Cellulase.

Wenn ich allein auf Protease und nur auf positive Ergebnisse Rücksicht nehme (denn sonst mache ich zu große Fehler), so erhalte ich folgende Durchschnittszahlen für die einzelnen Stufen der Proteasekraft:

Die Protease braucht zum Verdauen:

beim Hungertier: 45 Stunden.

$\frac{1}{2}$ Std. nach Nahrungsaufnahme: 24 Std.

2 40

3 verdaut nicht

6 —

10 —

Übertrage ich diese Zahlen auf eine Kurve (Fig. F, S. 422: Bezeichnung ++++++), so sehe ich auch das Auf und Nieder, die N-Form ist aber nicht ausgeprägt.

Diesen Verdauungsversuchen ist gleich anzuschließen, daß auch im Enddarm Fermente gefunden wurden, Protease und Amylase, dagegen Lipase und Cellulase nicht. Ich habe diese Versuche nur an Freßtieren und nur mit dem Unterschied gemacht, daß ich einmal den Enddarm gründlich ausspülte, ein andermal ihn unberührt ließ und extrahierte. Spülte ich nicht, so fand ich in 5 Fällen eine Protease, in 6 nicht (s. Tabelle 3, S. 421), in 3 Fällen eine Amylase, in 3 nicht. Spülte ich, so habe ich in 14 Fällen eine Protease nicht gefunden, nur in einem Falle ein positives Ergebnis. — Der Bau des Magens lehrt uns, daß Nahrung und Verdauungssäfte sehr leicht aus dem Magen in den Enddarm übertreten können. Wie wir später sehen werden, erweitert sich der Enddarm ziemlich. In dieser Erweiterung scheint eine Nachverdauung stattzufinden. Auch fand ich recht viele jener unerklärten Kalkkugeln (S. 429).

Jedenfalls geht aus diesen Versuchen hervor, daß der Enddarm selbst nicht secerniert.

Fassen wir wieder kurz und schematisch das Wesentliche der ersten Fragen der Verdauung bei *Murex* zusammen:

1. Der Vorderdarm. Sehr dünn und lang, mit 2 Drüsen und 2 Erweiterungen. — Leitet die Nahrung in kleinen abgeschabten Stücken in den Magen. Weg in den Magen ist frei. — Einspeicherung mit Protease und Amylase. In den Drüsen keine Säure. — Die Nahrung wird in Längsfalten verschleimt und transportiert.

2. Der Mitteldarm. Magen mit zwei Mitteldarmdrüsenmündungen in einer Grube und zwei Leitlängsfalten. Ohne Stauwehr gegen den Enddarm, mit faltiger hinterer Kammer.

3. Verdauungsort. Im Ösophagus Protease und Amylase

der beiden Vorderdarmdrüsen. — Hauptverdauung im Magen und in den Mitteldarmdrüsen. Auch im Enddarm Nachverdauung wahrscheinlich.

4. Verdauungszeit. In Stufenuntersuchungen im Magen: Nahrung nach 3—6 Stunden zertrümmert, nach 10 Stunden verdaut.

5. Secretionsort. Kleine Vorderdarmdrüse nur Protease, große Vorderdarmdrüse nur Amylase (vielleicht in Beziehung zum Glykogengehalt der Nahrung). Mitteldarmdrüse: Protease, Lipase, dagegen Amylase und Cellulase zweifelhaft.

6. Fermente. Protease in kleiner Vorderdarmdrüse, im Magensaft, wahrscheinlich auch in der Mitteldarmdrüse. — Amylase in der großen Vorderdarmdrüse und im Magensaft, vielleicht auch in der Mitteldarmdrüse. — Lipase nur in der Mitteldarmdrüse.

7. Fermentwirkung.

a) Durchschnittliche Kraft im Reagenzglas:

Kleine Vorderdarmdrüse	32,5 Std.	} 28,6 Std.
Große	14,4	
Mitteldarmdrüse	41	
Magensaft	27,6	

b) Schwankungen im einzelnen Organ:

Verdauungskurve in N-Form deutlich bei

Kleine Vorderdarmdrüse,

Große

Magensaft.

Undeutlicher dagegen bei der Protease der Mitteldarmdrüse.

All diese natürlichen Beziehungen erhalten erst das rechte Licht durch die gedanklichen Beziehungen zwischen den analogen Arbeiten der einzelnen Formen (s. S. 457).

IV. *Pterotrachea*.

Über den Darm von *Pterotrachea* liegen zwei kurze, rein morphologische Untersuchungen von LEUCKART¹⁾ und GEGENBAUR²⁾ vor. Nach meinem Neapler Aufenthalt bekam ich die Arbeit von COHN-

1) LEUCKART, R., Beitr. z. Naturgesch. d. Cephalophoren: Bau d. Heteropoden (Giessen 1854), p. 38.

2) GEGENBAUR, C., Unters. über Pteropoden u. Heteropoden (Leipzig 1855), p. 168.

HEIM¹⁾ in die Hand, der als erster physiologische Untersuchungen am Heteropodendarm gemacht hat: über den Aufnahmereiz, den Geschmackssinn, die Bewegung des Darmes.

1. Der Vorderdarm und seine Arbeit.

Der Darm von *Pterotrachea* gehört einem anderen Typus an, als die beiden eben besprochenen Formen ihn darstellen. Wir sahen, wie bei *Natica* und *Murex* der Vorderdarm zur Nahrungsaufnahme, Leitung zum Mitteldarm und zur ersten Vermengung mit den Fermenten dient; die eigentliche Verdauung aber findet im Mitteldarm statt. — Der andere Typus, dem *Pterotrachea* und *Pleurobranchaea* angehören, ist: der Vorderdarm dient auch zur Nahrungsaufnahme und Leitung, aber in ihm wird hauptsächlich verdaut, da der kleine Mitteldarm die gewaltigen Nahrungsmengen nicht bewältigen kann. Zu diesem Zweck erweitert sich der Vorderdarm beträchtlich zu einem Kropf (Näheres S. 467—474).

a) Der Bau des Vorderdarmes.

Er ist im Gegensatz zu den bisherigen Formen sehr einfach gebaut; er besteht nur aus zwei Teilen, dem Pharynx und dem Kropf. Der Pharynx ist von LEUCKART²⁾ eingehend beschrieben worden. In ihn münden zwei ganz kleine, als rudimentär bezeichnete Speicheldrüsen ein.

Der Vorderdarm zieht zunächst als ein Ösophagus, d. h. als ein langgestreckter, dünner Schlauch nach hinten. Er verläuft, wie Fig. H zeigt, gradlinig im rüsselähnlichen Vorderkörper, biegt dann in einem stumpfen Knie um und erstreckt, sich wenig erweitert, aber sehr erweiterungsfähig bis zu einem „roten Punkt“. Vom Knie ab möchte ich den Vorderdarm als Kropf bezeichnen, denn hier beginnt der Verdauungsort (s. Definition S. 394). An dem „roten Punkt“ ist der Kropf ein wenig eingeschnürt und geht dann ohne erkennbare Differenzierung in den Mitteldarm über.

Physiologisch recht wichtig ist dieser „rote Punkt“, dem merkwürdigerweise alle Autoren bisher wenig Aufmerksamkeit schenkten.³⁾ Er bildet wohl den Grenzstein zwischen Vorder- und Mitteldarm

1) COHNHEIM, in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 80, 1912, p. 95.

2) Siehe vorige Seite Anmerkung 1.

3) COHNHEIM (a. a. O.) irrt, wenn er angibt, „der ganze Darmkanal von der Mundöffnung bis zur Leber ist durchaus eine Einheit, Scheidungen in verschiedene Abschnitte sind nicht vorhanden“.

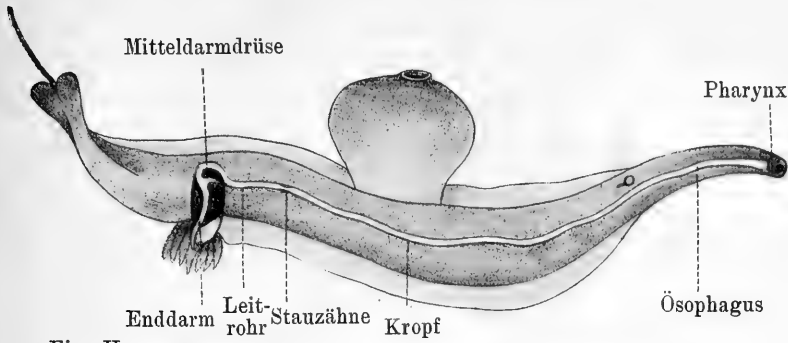


Fig. H.



Fig. J.



Fig. K.



Fig. L.



Fig. M.

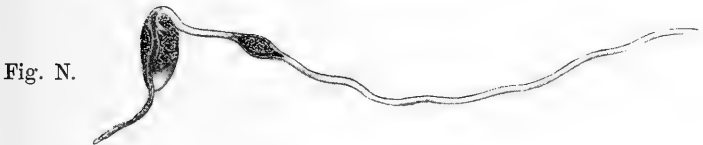


Fig. N.

Fig. H—N. *Pterotrachea mulica*. 6 Bilder nach der Natur; etwas vergrößert. Der Kropf ist natürlich durchsichtig, der Enddarm und die Mitteldarmdrüse sind durchsichtig gedacht. Fig. H Hungertier; Fig. J 5—10 Minuten nach der Nahrungsaufnahme; Fig. K 1—3 Stunden; Fig. L 4 Stunden; Fig. M 7 Stunden; Fig. N 20 Stunden. — Die Bilder sollen zeigen: das Zufließen des Saftes aus der Mitteldarmdrüse, den Ablauf der Verdauung, die Absperrung des Kropfes gegen den Mitteldarm, die Zeit der Verdauung, die Kotbildung.

Fig. J—N nach dem Leben gezeichnet.

(doch müßten dies ontogenetische Untersuchungen feststellen); er besteht aus 3 roten Epithelhöckern, die mit ihren Spitzen ineinander greifen und auf breiter Grundlage den Wänden des Kropfes ansitzen. Sie bilden so eine enge Pforte, die den massigen Kropfinhalt gegen den Mitteldarm zu staut und zunächst nur kleinste verdaute Teilchen hindurchläßt. Ich nenne sie deswegen die Stauzähne. Sie zeigen eine polygonale Felderung und haben starke Wimpern.

b) Die Arbeit des Vorderdarmes.

Wie ausgezeichnet läßt sich bei diesem Tiere die Arbeit des Vorderdarmes, das Nahrungsleiten und Verdauen, beobachten! Durch die glasklare Körperwand dieses Planctonten sieht man auf das Deutlichste den Eintritt der Nahrung, ihre Leitung, Auflösung, Transport zur Mitteldarmdrüse.

Ich habe 6 Zeichnungen nach der Natur angefertigt (Fig. H—N), welche die Arbeit des Vorderdarmes und den Ablauf der Verdauung stufenweise hintereinander zeigen sollen, wie er sich beim lebenden Tier offenbart (Vorderdarm nach der Natur; Enddarm und Mitteldarmdrüse sind schematisch durchsichtig gedacht).

Fig. H zeigt uns ein Hungertier: der Kropf hängt in dünnen schlappen Wellenlinien im Körper, nur die Stauzähne heben sich ab.

Fig. J. 5—10 Minuten nach der Nahrungsaufnahme: es ist Nahrung durch den Pharynx aufgenommen; sie wird durch starke Peristaltik bald dem Kropfe zugeführt. Kaum hat die Nahrung den Pharynx durchschritten, so tritt sofort Verdauungssaft aus der Mitteldarmdrüse in das „Leitrohr“ hinein (!), das alsbald prall mit hellbraunem Saft erfüllt ist (in der Zeichnung an der Schattierung zu sehen). Man erkennt deutlich, wie sich der Saft allmählich durch die Stauzähne in den Kropf ergießt, noch ehe die Nahrung bis ganz in den Kropf gelangt ist; hier im Kropf nimmt der Saft die Nahrung in Empfang. Es muß also eine nervöse Leitung vom Pharynx zur Mitteldarmdrüse vorhanden sein, welche das Eindringen von Nahrung meldet und vielleicht auch den Reiz für die Absonderung des Saftes abgibt (S. 465).

Die Nahrung wird schnell vom Pharynx zum Kropf geleitet, bei kleineren Bissen oft in 4—6 Sekunden. Sie wird von der Peristaltik mit dem Saft umhüllt, nach vorn gepreßt, dann wieder nach hinten. In einzelnen Abschnürungen arbeitet der ganze Kropf mit schneller peristaltischer Bewegung. Ein neuer Nahrungsschub

kommt von vorn, wenn die Nahrung zu groß ist, um mit einmal verschlungen zu werden, sofort strömt ihm ein Schub mit Saft entgegen und nimmt ihn auf. So wird im Kropf die Nahrung durchgewalkt und mit Saft verknetet.

Fig. K. 1—3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme. Die Nahrung ist schon etwas angedaut. Es fließt kein Saft mehr aus der Mitteldarmdrüse, das Leitrohr (s. S. 439) ist leer. Die Stauzähne sperren Saft und Nahrung dicht gegen das Leitrohr zu ab. Die Nahrung ist jetzt zu einer einzigen Wurst zusammengeknetet und liegt am hinteren Ende des Kropfes in einer großen Erweiterung, dicht den Stauzähnen angelagert. Heftige Peristaltik und Antiperistaltik.

Fig. L. 4 Stunden nach der Nahrungsaufnahme. Ein guter Teil der Nahrung ist vollständig oder zu feinen Teilchen zerdaut. Verdauungssaft mit solchen kleinsten Stücken gemengt tritt durch die Stauzähne hindurch; vielleicht öffnen sich jetzt diese ein wenig, denn vorher konnte nicht einmal der Saft hindurchtreten. So gelangt die zerdaute Nahrung in das Leitrohr, wird in peristaltischen Schüben zur Mitteldarmdrüse gebracht und hier resorbiert. Die Fleischstückchen im Kropf sind schon zusammengesmolzen, die groben und festeren Teile werden von den Zähnen zurückgehalten.

Fig. M. 7 Stunden nach der Nahrungsaufnahme. Die Verdauung ist fast beendet, es gehen jetzt auch gröbere Reste durch die Stauzähne hindurch, die sich wohl also noch weiter öffnen müssen. In peristaltischen Schüben werden sie zum Enddarm befördert. Dieser beginnt sich langsam mit den Nahrungsresten zu füllen und bildet eine deutliche Schleimhülle um sie. So entsteht ein Kotfaden.

Fig. N. 20 Stunden nach der Nahrungsaufnahme. Die Verdauung ist beendet. Im Kropf sieht man nur noch wenige grobe Reste zu einem schwarzen kleinen Klumpen geballt, die auch bald durch den Enddarm herausbefördert werden. Die feine und gelöste Nahrung wird resorbiert, die groben unverdaulichen Reste (Chitin, grobe Karminkörner) sind unmittelbar in den Enddarm gewandert und hängen in langem Kotfaden zum After hinaus. —

Die mikroskopische Untersuchung des Kropfsaftes zeigte nichts Bedeutendes: Kalkkugeln sah ich nicht, dagegen waren Fermentkugeln sehr häufig (s. das Kapitel Secretion, S. 503).

Schon diese Untersuchungen des von außen sichtbaren Ablaufes der Verdauung zeigen, daß von Fermenten eine starke Pro-

tease im Kropf vorhanden sein muß. Diese unmittelbare Beobachtung ist die beste Prüfungsmethode; die chemischen Untersuchungen im Reagenzglas sind nur vergleichend wertvoll. Ich habe nochmals mit Casein und Karminfibrin nachgeprüft (s. Tabelle 5 S. 440), vor allem um die Geschwindigkeiten vergleichen zu können und so gewisse Anhaltspunkte zu gewinnen. Ich habe leider nur zwischen Hunger- und Freßtieren unterscheiden können und konnte keine weiteren Stufenuntersuchungen machen, da ich nicht genug Tiere bekam. Die Tabelle 5 zeigt, daß der Kropfinhalt des Hungertieres (mit Toluol-Seewasser 1:1 verdünnt) in 4 Versuchen keine Protease enthielt — der Kropfsaft des Freßtieres dagegen (ebenso verdünnt) enthielt in 5 Versuchen jedesmal eine starke Protease, im Durchschnitt nach 15 Stunden. Die Reaktion des Kropfsaftes war stets neutral.

Vergleichen wir die obigen Stufenuntersuchungen mit diesen Reagenzglasversuchen, so können wir schließen: 1. daß eine starke (vielleicht trypsinähnliche) Protease vorhanden ist, die 2. erst nach der Nahrungsaufnahme im Kropf wirksam ist; sie tritt, wie die Stufenuntersuchungen zeigen, aus der Mitteldarmdrüse in den Kropf ein. 3. daß diese Protease unter natürlichen Bedingungen (vor allem gleichmäßiger Abfuhr der Verdauungsprodukte) und unverdünnt doppelt bis 3fach so schnell wirkt wie unter den künstlichen Bedingungen im Reagenzglas.

Auf andere Fermente habe ich leider nicht mehr prüfen können. Da sich aber in dem Mitteldarmdrüsenextrakt eine Amylase findet (S. 439), so ist es sehr wahrscheinlich, daß sie auch im Kropfsaft vorkommt.

2. Der Mitteldarm und seine Arbeit.

Findet im Kropf die Hauptverdauung statt, so können allgemein im Mitteldarm 2 Fälle eintreten: entweder es ist ein kleiner Magen gebildet, der eine weitere Verdauung ermöglicht, oder dieser ist nicht entwickelt, und die Verdauungssäfte strömen, beladen mit den Verdauungsprodukten, unmittelbar in die Mitteldarmdrüse (oder als Kot an ihr vorbei in den Enddarm, von hier nach außen).

Letzter Typus ist bei *Pterotrachea* ausgebildet: ein Magen fehlt; die Verbindung von Enddarm mit dem Vorderdarm ist ohne jede Erweiterung.

a) Der Bau des Mitteldarmes.

Als Mitteldarm möchte ich bezeichnen: das Leitrohr von den Stauepithelhöckern bis zum Enddarm, und ferner die Mitteldarmdrüse, welche dem Ende des Leitrohres aufsitzt.

Der Bau des Leitrohres ist ähnlich dem des Ösophagus. Es ist leer stark faltig, zeigt hohes Cyliinderepithel. Wie aus Fig. H—N ersichtlich, biegt es in ziemlich scharfem Knie nach oben, läuft ein Stück am Eingeweidekern (Mitteldarmdrüse, Geschlechtsorgane und Niere) empor und biegt oben in diesen hinein; so hat es im ganzen S-Form. An der Übergangsstelle in den Enddarm geht ein Seitenweg in die Mitteldarmdrüse hinein. Hier müssen besondere Vorrichtungen angebracht sein, welche verhindern, daß die Nahrung in den Enddarm, daß der Kot in die Mitteldarmdrüse gelangt. Es muß hier also eine Nahrungssonderung stattfinden.

Enddarm und Mitteldarmdrüsengang laufen nun ein Stück nebeneinander her, bis der Drüsengang blind endigt.

Über den Bau der Mitteldarmdrüse hat FRENZEL berichtet, daß „Körnerzellen und Keulenzellen“ gefunden wurden. Seine Abbildung ist unklar.

Die Drüse ist außerordentlich kompakt, auf kleinsten Raum sind hier zwei wichtige und verschieden arbeitende Zellarten zusammengedrängt, Secretzellen und Resorptionszellen. Hohlräume sind selten zu sehen.

b) Arbeit des Mitteldarmes.

Wir sahen bei den Stufenuntersuchungen, wie der gelbliche Saft im Augenblick der Nahrungsaufnahme durch die Stauzähne hindurchströmt; er stammt aus der Mitteldarmdrüse. Dies wurde schon durch die Tatsache wahrscheinlich, daß sich beim Hungertier keine Protease im Kropf findet; bewiesen aber wird es durch die unmittelbare Beobachtung und die Extraktproben (unter den Voraussetzungen von S. 400) aus der Mitteldarmdrüse (s. Tabelle 5, S. 440): Beim Hungertier findet sich in 2 Fällen eine Protease, in 2 Fällen nicht. Amylase und Lipase wurden nicht beobachtet. Beim Freßtier dagegen wurde Eiweiß in 4 Versuchen stets verdaut, auch Amylase und Lipase wurden in je einem Versuche wahrscheinlich gemacht. Bemerkenswert ist der Unterschied zwischen Hunger- und Freßtieren. Darauf komme ich auf S. 461 ausführlich zurück.

Tabelle 5. *Pterotrachea*, Fermente.

	Kropfsaft		Mitteldarmdrüse					
	Hunger- tier	Freßtier	Hunger- tier	Freßtier	Hunger- tier	Freßtier		
Casein 0,05 %	—	—	11	14	—	44	26	26
— 0,5 %	—	—	11	24	—	44	20	26
Karminfibrin	—	—	11	24	—	44	20	26
Amylase						—		26
Lipase						—		24

Ferner wird im Mitteldarm resorbiert, was ich in dem betreffenden Kapitel später darstellen werde.

Auch hier möchte ich das Bezeichnende des Gefundenen bei *Pterotrachea* kurz und schematisch zusammenfassen, um später kritisch zu vergleichen (s. S. 457).

1. Vorderdarm. Pharynx groß, Speicheldrüsen rudimentär, kurzer Ösophagus, geräumiger Kropf mit sicherem Abschluß gegen den Mitteldarm durch 3 Stauzähne. Im Kropf allein Durchkneten und Verdauen der Nahrung.

2. Mitteldarm. Ohne Magen, hier keine Verdauung. Glattes Leitrohr vom Kropf zum Enddarm und in die Mitteldarmdrüse.

3. Verdauungsort. Allein im Vorderdarm: Kropf.

4. Verdauungszeit. 15—20 Stunden.

5. Secretionsort. Allein die Mitteldarmdrüse.

6. Fermente. Protease und wahrscheinlich Amylase und Lipase.

7. Fermentwirkung.

a) Durchschnittliche Kraft: Kropfsaft 16 Stunden, Mitteldarmdrüse 24 Stunden.

b) Bei Hungertieren inaktiv.

V. *Pleurobranchaea*.

Über *Pleurobranchaea* sind mir nur wenige Arbeiten bekannt. ST. HILAIRE¹⁾ und FR. N. SCHULZ²⁾ haben die Säuredrüse eingehend

1) Untersuchungen über d. Stoffwechsel, in: *Travaux Soc. Natural. St. Petersburg* 1903 und *Verhdl. 5. internat. Zoologenkongr. (Berlin)*, p. 767.

2) In: *Ztschr. allg. Physiol.*, Vol. 5, 1905, p. 206.

untersucht. VAYSSIÈRE¹⁾ schildert in einer Monographie den gesamten Verdauungstractus vom Ösophagus bis zum After ohne Abbildung auf 7 Zeilen. ENRIQUES²⁾ gibt eine kurze Beschreibung des Darmes. Von physiologischen Angaben über Verdauung liegt bisher die Angabe FR. N. SCHULZ's vor, daß *Pleurobranchaea* ein „tryptisches Ferment“ im Kropf besitze; ENRIQUES schreibt nur über die Secretion.

Die Tiere wurden schnell von hinten an der Rückendecke aufgeschnitten; dann liegt der ganze Darm klar zutage. Diese Einfachheit der Präparation macht das Arbeiten mit *Pleurobranchaea* so angenehm.

Der Darm von *Pleurobranchaea* (Fig. O) gehört zu dem 2. Typus: der Vorderdarm ist zu einem mächtigen Kropf aufgetrieben, der Mitteldarm besteht aus einem kleineren Magen, dem eine sehr große Mitteldarmdrüse aufsitzt. Der Enddarm ist kurz.

1. Der Vorderdarm und seine Arbeit.

a) Der Bau des Vorderdarmes.

Von dem muskelreichsten und auffallendsten Teil des Vorderdarmes war bereits die Rede, vom Pharynx (S. 377). Es ist gesagt worden, wie der Ösophagus aus der Pharynxhöhle herauskommt. Zunächst liegt er dem Pharynx eine lange Strecke auf (Fig. O), denn er mündet weit vorn. Er ist schwarz pigmentiert, nicht allzu geräumig, aber durch Falten sehr erweiterungsfähig.

Plötzlich hört die schwarze Färbung auf, und der Vorderdarm schwillt auffallend an: er bildet den Kropf (ENRIQUES nennt ihn *stomaco*, was nach meiner Definition S. 394 nicht stimmen würde). Im Situsbild (Fig. O) ist der Kropf mit Nahrung gefüllt gezeichnet; er ist auffallend gestreift und innen faltig zum Erweitern. Ganz plötzlich verengt sich dann der Kropf in seinem Verlauf; es sieht aus, als sei er von einem Sphincter zusammengepreßt. Er ist hier geschnürt wie ein Engpaß; dann erweitert er sich wieder zum Magen des Mitteldarmes. (Die Säuredrüse ist in der Abbildung fortgelassen, da sie keine erkennbare Beziehung zum Verdauungsablauf hat. FR. N. SCHULZ gibt eine gute Abbildung von ihr.)³⁾

1) Monographie de la famille des Pleurobranchides, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 8, p. 209 u. Vol. 12.

2) In: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 365.

3) a. a. O., Vol. 12, p. 32.

Eben lese ich, daß VAYSSIÈRE¹⁾ außer von dieser Säuredrüse von „deux conduits excréteurs des véritables glandes salivaires ... sur les côtés du bulbe ... possédant un petit renflement oviforme“ spricht. Ich habe solche glandes salivaires bei *Pl.* etc. nicht gesehen; sie sind wohl mindestens stark reduziert. Eine Abbildung gibt V. leider nicht.

b) Die Arbeit des Vorderdarmes.

Ist die Nahrung in den Ösophagus hineingelangt, so wird sie langsam in den Kropf gebracht. Die Bewegung des Ösophagus zu

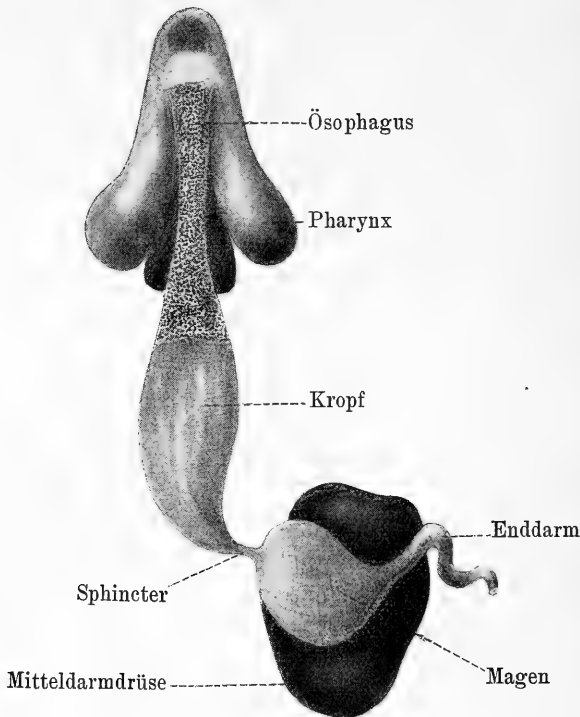


Fig. O. *Pleurobranchaea meckelii*.

Verdauungstractus. Die Säuredrüse ist nicht mitgezeichnet. Der Kropf ist mit Nahrung ziemlich gefüllt. 2:1. Nach frischen Tieren gezeichnet.

diesem Zwecke ist nicht leicht zu sehen, da man die Tiere erst nach dem Fressen öffnen kann, sonst nehmen sie keine Nahrung

1) a. a. O., p. 212.

auf. Man kann aber durch die etwas durchsichtige Körperhaut ziemlich gut die peristaltische Bewegung des schwarzen Ösophagus erkennen¹⁾: in langsamen Schüben kommt die Nahrung in den Kropf.

Die Technik der Kropf- und Magenuntersuchung war zweckmäßig folgende. Das Tier wurde aufgeschnitten, die Rückendecke zurückgeklappt und mit starken Nadeln im Wachsbecken befestigt. Die Säuredrüse wurde sorgfältig entfernt, damit keine Säure in den Kropfsaft beim Aufschneiden der Wand hineinkommt.²⁾ Der schwarze Ösophagus wurde dicht unter seiner Mündungsstelle in den Pharynx mit einer Klemmpinzette zusammengeklammt, oben abgeschnitten, hochgenommen, zur Seite gelegt. Mit einer zweiten Klemmpinzette verschloß ich den Sphincter. Jetzt wurde der Kropf auf eine Uhrschale gelegt, die vordere Klammer geöffnet und der Vorderdarm nach hinten bis zum Sphincter aufgeschnitten. Vom Saft ward ein Tropfen auf einen Objektträger gebracht und mikroskopisch untersucht; dann wurde der Saft auf Fermente geprüft. — Jetzt schnitt ich den Kropf vor dem Sphincter ab, öffnete die zweite Klemmpinzette, drückte auf den Magen und preßte seinen Inhalt auf ein Uhrschälchen, der ebenso mikroskopisch und chemisch untersucht wurde.

Wir können zwischen 2 verschiedenen Untersuchungsreihen der Verdauung unterscheiden: 1. den makro- und mikroskopischen Beobachtungen nach Aufschneiden des Kropfes und Magens: in welchem Zustande befinden sich Saft und Nahrung? — und 2. den chemischen Prüfungen: welche Fermente finden sich im Darm und wie stark sind sie? Beide Untersuchungen müssen so zueinander in Beziehung stehen, daß die chemischen Kräfte die makro- und mikroskopischen Befunde bedingen. Die chemischen Kräfte aber sind abhängig von der Secretion; diese werden wir im nächsten Kapitel kennen lernen.

1) Vgl. dazu BOTTAZZI, *Recherches sur les mouvements de l'oesophage de l'Aplysia*, in: *Arch. Ital. Biol.*, Vol. 28, p. 81 und TH. v. BRÜCK, *Zur Physiologie d. Kropfmuskulatur v. Aplysia*, in: *Arch. ges. Physiol.* Vol. 108, p. 192.

2) Die Drüse mündet in den Pharynx, deswegen können bei starker mechanischer Reizung doch vielleicht Tropfen des Säuresecrets in den Vorderdarm gelangen. Dies ist möglichst zu vermeiden.

Wieder erscheint mir die vergleichende Betrachtung verschiedener Verdauungsstufen als der wahre Lichtträger für die Untersuchung des Ablaufes der Verdauung. Ich habe in der ersten Zeit wahllos bei beliebigen Ernährungszuständen geprüft und sehr widerspruchsvolle Ergebnisse erhalten (s. Tabelle 1 auf S. 397).

Verfolgen wir also jetzt zunächst auf 11 Stufen die makroskopischen Befunde im Kropf und Magen vom Hungertier bis einige Tage nach der Nahrungsaufnahme; später werde ich diese Befunde zu den Fermentuntersuchungen in Beziehung setzen. Jeder Versuch wurde 3mal wiederholt, das regelmäßig Wiederkehrende wird hier mitgeteilt.

Um den sichtbaren Verlauf anschaulicher zu machen, bringe ich noch auf S. 445 die Tabelle 6 zur Übersicht der Veränderungen, die in Kropf und Magen an Saft und Nahrung während der Verdauung sich zeigen; ferner 8 Schemata der Veränderungen der Nahrung und des Secrets hintereinander (Fig. P—W); es sind hier nur Nahrungszustand und Secretmenge dargestellt.

Ich muß hier leider dem Kapitel Secretion vorgreifen und schon kurz angeben, was ich erst auf S. 499 beweisen werde: das Secret wird zum Teil in festen Körnern ausgestoßen: den Secretkörnern, die sich in Kropf und Magen lösen; an diese ist das Ferment gebunden. Ich bin also berechtigt, in den 8 Schemata das Secret in feinsten Pünktchen als solche Secretkörner darzustellen, selbstverständlich viel zu groß, da sie in natura mikroskopisch klein sind. Je mehr Secret, d. h. Ferment, im Magen und Kropf sich befindet, desto dichter kann ich die Secretkörner zeichnen, damit also die Fermentmenge angeben.

Hungertier: der Kropf ist ohne Nahrung, schlaff, mit wenig Secret darin; der Saft hat gelbe Farbe und ist dicklich. Dasselbe findet sich im Magen. Die Reaktion auf Lackmus zeigt schwache Säure. Es kommt leicht vor, daß beim Aufschneiden des Kropfes die ihn dicht umspinnende Säuredrüse mit durchschnitten wird, daß sich also ihr Inhalt in den Kropfsaft ergießt, der dann auch Kongorot blau färbt. Ist man vorsichtig, so tritt diese Reaktion auf freie Säure nie ein. Lackmuspapier zeigt aber immer eine saure Reaktion. ENRIQUES gibt stark saure Reaktion an, sagt aber nicht, womit er diese prüfte, wahrscheinlich mit Lackmuspapier. Das ist aber kein typisches Reagens auf freie Säure, die uns in Hinsicht auf die Wirbeltiere allein interessieren würde.

Nach einer $\frac{1}{2}$ Stunde. Die Nahrung ist langsam den Ösophagus

Tabelle 6. *Pleurobranchaea*, Makroskopische Befunde während der Verdauung im Kropf und Magen.

	Hungertier	1/2 Std.	1 Std.	2 Std.	3 Std.	6 Std.	10 Std.	1 Tag	2 Tage	3 Tage	7 Tage
Saftmenge	etwas	keine?	wenig	mehr, am unt. Ende	c. 2 ccm	c. 2 ccm	c. 3 ccm	c. 3 ccm	weniger	weniger	sehr wenig
Reaktion	sauer	stark sauer	stark sauer	sauer	etw. sauer	sauer	sauer	sauer	sauer	sauer	etwas sauer
Nahr. Wo?	—	z. T. im Oesoph.	im Kropf (Mitte)	im Kropf (unten)	—	—	—	—	wenige Stücke hinten	meist leer	leer
— Wie?	—	nicht angedaut	nicht angedaut	kaum angedaut	hint. etw. angedaut	überall angedaut	allseitig zertrümmert	zu kl. Stücken verdaut	verdaut	meist alles verdaut	—
Saftfarbe	hellgelb	hellgelb	etwas dunkler	gelbbraun	gelbbraun	dunkelgelb	dunkelbraungelb	etw. heller	hellbraun	braungelb	hell
Saftmenge	wenig	mehr	viel	sehr viel	sehr viel	sehr viel	sehr viel	viel	viel	weniger	wenig
Nahrung	—	—	—	—	kleinste Stücke	etw. größ. Stücke	viel kl. Stücke	viel abgedaut. Stck.	sehr kl. Stücke	sehr wenig	—
— Wie?	—	—	—	—	stark angedaut aus Kropf	fast verdaut	verd. zu feinem Detritus	feiner Detritus	feiner Detritus	völlig verdaut	—

Kropf

Magen

hinabgewandert, ist z. T. noch in ihm, größtenteils aber im oberen Teil des Kropfes. Es ist nicht mehr Saft im Kropf als vorher, meist nur sehr wenig, denn der Hungersaft vermengt sich schnell mit der Nahrung. Dagegen ist die Menge des hellgelben Saftes im Magen bereits etwas vermehrt (dargestellt im Schema an den wenigen Sekretkörnern, die zu den Öffnungen der Mitteldarmdrüse herauskommen). Der Saft im Magen kann sich aber noch nicht mit dem

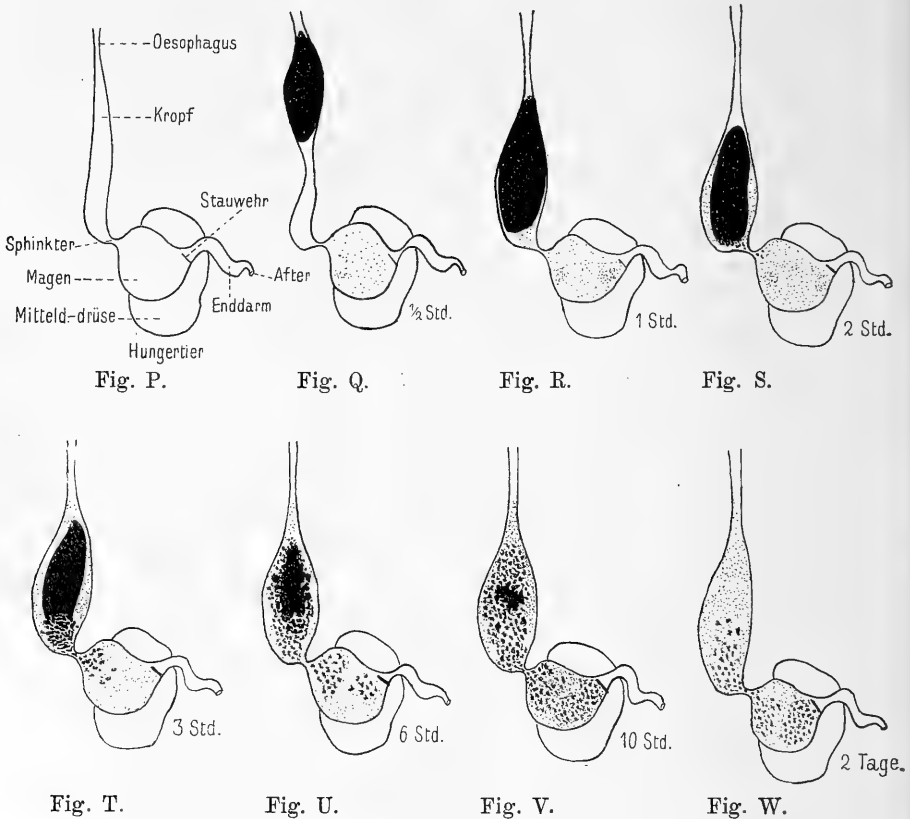


Fig. P—W. *Pleurobranchaea meckelii*. 8 Schemata zum Verdauungsablauf. Es sind schematisch dargestellt: 1. die Veränderungen der Saftmenge; anschaulich gemacht durch feine Punktierung; Andeutung der Menge der Sekretkörner und damit der Fermentkraft. 2. Die Veränderungen der Nahrung: Zertrümmerung und Verdauung eines Nahrungsklumpens. (Die Nahrungstrümmer mußten im letzten Schema der Deutlichkeit halber zu groß gezeichnet werden.) 3. Die Absperrung des Kropfes gegen den Magen durch den Sphinkter, des Magens gegen den Enddarm durch das Stauwehr. 4. Die Zeit des Ablaufes der Verdauung.

des Kropfes vereinigen, da der Sphincter nur allmählich den Saft hindurchläßt. Die Reaktion ist stärker sauer.

Nach 1 Stunde. Jetzt ist die Nahrung bis fast zum Sphincter vorgedrungen, d. h. sie erfüllt den ganzen Kropf. Die Saftmenge im Kropf hat sich vermehrt, der Saft ist zumeist nur ganz unten sichtbar: er ist durch den Sphincter hindurchgetreten. Die Nahrung ist noch nicht angedaut. Die Saftmenge in dem Magen hat sich noch vermehrt, die Farbe wird immer dunkler. Die Reaktion ist stark lackmussauer.

Nach 2 Stunden. Die Nahrung ist kaum angedaut, nur ein wenig gegen den Sphincter hin. Es strömt lebhaft Saft vom Magen zum Kropf, vermutlich durch Muskelbewegungen des Magens veranlaßt; er fließt aber auch vom Kropf zum Magen zurück und führt dabei wenige kleine Stückchen der Nahrung mit sich. Die Farbe des Saftes wird immer dunkler. Der Magen ist jetzt dicht voll Saft.

Nach 3 Stunden. Die Saftmenge im Kropf ist bedeutend gestiegen; sie beträgt vielleicht 2 ccm und bedeckt jetzt eben die Nahrung. Die Verdauung ist von Sphincter her vorgeschritten (im Schema dargestellt an den kleinen, zackigen Stücken). Im Magen finden sich keine größeren Nahrungsstücke, nur einige kleine Trümmer, die durch den Sphincter in den Magen gelangt sind. Die Reaktion ist etwas sauer.

Nach 6 Stunden. Die Nahrung ist noch immer an derselben Stelle des Kropfes; sie ist jetzt von allen Seiten an der Oberfläche angedaut. Kleine Trümmer werden überall losgelöst. Der Magen ist dick aufgeschwollen, wohl halb so groß wie die Mitteldarmdrüse. Es sind jetzt schon etwas größere Stücke in den Magen gelangt, die stark angedaut sind; aber große Stücke können durch den Sphincter nicht hindurchtreten. Die Saftfarbe ist dunkelgelb.

Nach 10 Stunden. Jetzt befindet sich die meiste Menge Saft im Kropf. Die Nahrung ist bis auf einen kleinen Kern allseitig zertrümmert. Der Magen ist stark angeschwollen; in ihm sieht man Nahrungsdetritus und einige größere Stücke. Die Verdauung ist in vollem Gange. Die Farbe des Saftes ist auffallend dunkelbraungelb.

Nach 1 Tage. Der Kropf ist noch immer prall mit Saft und kleinen Nahrungsteilchen erfüllt; die Farbe des Saftes ist schon wieder heller als bei 10 Stunden. Viel abgedaute Teilchen schwimmen im Magen- und Kropfsaft herum; sie häufen sich deutlich um die 3 Eingänge der Mitteldarmdrüse an.

Nach 2 Tagen. Im Kropf ist der Saft hellbraungelb und an Menge schon ein wenig zurückgegangen. Es sind nur noch wenige deutliche Stücke der Nahrung zu erkennen, die sich im hinteren Teile des Kropfes finden: sie sind stark angedaut (im Schema mußten sie viel zu groß gezeichnet werden); ungefähr $\frac{2}{3}$ der Gesamtnahrung ist verschwunden. Auch im Magen sind die Nahrungstrümmer fast zerdaut, man sieht nur noch wenige kleine Stücke.

Nach 3 Tagen. Je nach der Nahrungsmenge kann jetzt im Kropf alles leer sein (eine *Mactra inflata* var. *linguaria* ist jetzt völlig verdaut). Doch die Verdauung großer Nahrungsmengen dauert bis zu 10 Tagen. Im Magen findet sich dann nur noch wenig Fleisch. Die Saftmenge ist etwas zurückgegangen, aber immer noch recht groß. Die Farbe ist braungelb.

Nach 4 Tagen. Dasselbe wie bei 3 Tagen bei großer Nahrungsmenge.

Nach 7—10 Tagen. Keine Nahrung, weder im Kropf noch im Magen. Es findet sich nur noch sehr wenig Saft im Magen. Seine Farbe ist hellbraun. Der Befund ähnelt sehr dem des Hungertieres.

Aus allen 3 Übersichten ergeben sich folgende Ergebnisse:

A. Der verdauende Saft.

1. Die Saftmenge im Kropf steigt ganz allmählich von 0 bis c. 3 ccm in der Zeit vom Nahrungseintritt bis zu 10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme; hier ist der Höhepunkt erreicht. Die Menge bleibt sich dann gleich bis 1 Tag nach der Nahrungsaufnahme, sie sinkt wieder bis 0 bei 5—10 Tagen.

2. Auch die Saftmenge im Magen schwankt. Stets ist etwas Saft vorhanden. Die Menge steigt vom Hungertier bis 2 Stunden, bleibt sich dann gleich von 2 Stunden bis 1 Tag. Sie sinkt wieder bis zum Ende der Verdauung.

3. Der Saft kommt aus der Mitteldarmdrüse in den Magen, von da durch den Sphincter in den Kropf; das beweist ein Vergleich beider Mengen zu gleicher Zeit.

4. Die Reaktion ist stets sauer auf Lackmuspapier, auf Kongorot nur, wenn aus der Vorderdarmdrüse (Säuredrüse) Säure in den Kropf gekommen ist. Es handelt sich also um keine freie Säure! Es scheint mir, als sei der Magensaft bei $\frac{1}{2}$ und 1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme saurer als später (doch muß dies genau mit Titrieren nachgewiesen werden).

5. Die Farbe des Saftes wechselt von hellgelb bis dunkelbraungelb (nach 10 Stunden), um wieder heller zu werden bis zum Ende

der Verdauung (den Grund hierfür gebe ich S. 499 im Kapitel Secretion an).

B. Die Nahrung.

1. Die Nahrung kommt in den Kropf nach $\frac{1}{2}$ Stunde, liegt nach 1 Stunde unten im Kropf, bleibt dort liegen bis zur völligen Verdauung. Die Peristaltik ist also ziemlich träge im Verhältnis zu den Wirbeltieren.

2. Die Nahrung wird erst nach 2 Stunden gegen den Sphincter zu etwas angedaut. Nach 10 Stunden ist die Nahrung gründlich zertrümmert, nach 1—2 Tagen fast, nach 3—7 Tagen ganz verdaut, d. h. aus dem Magen verschwunden. (Wir werden später sehen, daß noch ganz kleine Stücke der Nahrung in die Mitteldarmdrüse kommen und hier phagocytirt und intracellulär verdaut werden.)

3. Nur abgedaute Trümmer kommen nach 3 Stunden durch den Sphincter in den Magen. Bis dahin ist der Magen frei von Nahrung. Erst nach 6 Stunden scheinen die Stücke im Magen etwas größer. Der Sphincter hat die Aufgabe, die Nahrung im Kropf festzuhalten, bis die Stücke zertrümmert sind. Diese werden weiter im Magen und Kropf zerdaut.

4. Die kleinen Nahrungstrümmer im Kropf gelangen in den Magen und werden hier zu Ende verdaut. Sie sind hier nach 10 Stunden zumeist zu feinem Detritus eingeschmolzen oder ganz verschwunden; der Vorgang geht weiter bis 3 Tage nach der Nahrungsaufnahme.

Diese Vorgänge im Magen: Zertrümmerung und Zerdauung sind abhängig von der Kraft der Fermente.

Es mußte zunächst ihr Entstehungsort festgestellt werden: 4 Extraktproben aus der isolierten und gründlich gereinigten Kropf- und Magenwandung verdauten kein Karminfibrin. Dagegen zeigt auf den unten folgenden Proben (Tabelle 7, S. 450) der Extract der Mitteldarmdrüse eine Protease von wechselnder Stärke: hier ist der einzige Secretionsort.

Es wurde zweitens die Kraft der Fermente durch Vergleich der Lösungszeiten eines Fibrinklumpchens annähernd geschätzt, was eigentümliche Ergebnisse hatte; diese werden erst klar durch die Stufenuntersuchungen (S. 396): ich sah dann, wie das Ferment entsteht, wie es wandert, wie die Kraft auf- und niederschwankt und all jene makroskopischen Befunde bedingt.

Es wurde — wie Tabelle 7 zeigt — leider nur auf Protease untersucht, da ich später plötzlich keine Tiere mehr erhalten konnte. Der Kropfsaft und der Mitteldarmdrüsenextrakt wurden verdünnt mit filtriertem Toluolseewasser 1:1 (stets Kontrollen und Voraussetzungen von S. 400).

Um Aufschluß über den Zweck der sauren Reaktion des Saftes (S. 448) zu erhalten, wurde jeder Versuch geteilt: ein erster mit dem natürlich-sauren Kropfsaft, oder dem neutralen Mitteldarmdrüsenextrakt, ein zweiter unter Hinzufügen von 0,2%iger Sodalösung bis zur deutlichen Alkalisierung.

Tabelle 7. *Pleurobranchaea*, Fermenttabelle.

Zeit: Organ:	Hungertier						$\frac{1}{2}$ Stunde						1 Stunde								
	Kropf- saft			Mitteldarm- drüse			Kropf- saft			Mitteldarm- drüse			Kropf- saft			Mitteldarm- drüse					
Casein 0,5%	—	40	—	21	26	26	: 25	—	—	—	44	24	26	: 31	—	—	—	22	40	66	: 40
Karminfibrin	—	16	—	50	72	70	: 65	—	—	—	44	52	40	: 44	—	—	—	19	22	100	: 60
— alkal.	—	16	—	50	72	70	: 65	—	—	—	44	52	40	: 44	—	—	—	19	22	100	: 60

Zeit: Organ:	2 Stunden						3 Stunden									
	Kropfsaft			Mitteldarmdrüse			Kropfsaft			Mitteldarmdrüse						
Casein 0,5%	48	—	—	—	—	—	22	14	22	: 19	22	40	40	: 33		
Karminfibrin	48	—	10	: 29	—	33	40	: 36	22	14	22	: 19	22	40	40	: 33
— alkal.	—	33	33	: 33	—	57	60	: 59	22	17	32	: 24	22	50	—	: 36

Zeit: Organ:	6 Stunden						10 Stunden							
	Kropfsaft			Mitteldarmdrüse			Kropfsaft			Mitteldarmdrüse				
Casein 0,5%	—	—	—	—	—	—	14	18	14	: 15	47	42	46	: 45
Karminfibrin	—	—	—	—	—	—	14	18	14	: 15	47	42	46	: 45
— alkal.	58	64	46	: 56	—	—	—	19	18	: 19	63	52	50	: 53

Wir müssen kennen lernen, wie das Ferment von der Mitteldarmdrüse zum Kropf wandert. Deswegen vergleichen wir schon an dieser Stelle die Protease der Mitteldarmdrüse und des Kropfes zur selben Zeit. Es ist fast nur mit Karminfibrin geprüft worden.

In der Tabelle 7 setzte ich die Durchschnittszahl der Zeiten von je 3 Versuchen in fetten Ziffern dahinter.

Überblicken wir diese Tabelle 7, so zeigt sich folgendes: beim Hungertier (10 Tage Hungern) findet sich in der Mitteldarmdrüse stets eine Protease — im Kropfsaft von 6 Fällen nur zweimal. Man kann bei einem Tier, das 10 Tage lang in Einzelhaft hungerte (denn sonst fressen sie sich gegenseitig auf), nie genau sagen, in welchem Verdauungsstadium es beim Einsetzen war. Hatte es vorher gerade viel gefressen, so kann noch immer eine Spur Protease im Kropf sein.

Nach einer $\frac{1}{2}$ Stunde ist im Kropfsaft nie eine Protease (Hungersaft!) — in der Mitteldarmdrüse stets.

Nach 1 Stunde findet sich im Kropfsaft nur einmal eine Protease bei 6 Versuchen — in der Mitteldarmdrüse stets (mit Ausnahme desjenigen Tieres, das im Kropf die ebenerwähnte Protease hatte).

Nach 2 Stunden fand sich im Kropf meist eine Protease (von 7 Versuchen sind 5 positiv) — in der Mitteldarmdrüse auch nur meist (von 7 Versuchen sind 4 positiv).

Nach 3 Stunden ist im Kropf stets eine Protease (von 6 Versuchen sind 6 positiv): bis hierher zunehmende Häufigkeit! — in der Mitteldarmdrüse nur meist (von 6 Versuchen 5 positiv).

Nach 6 Stunden ist im Kropf nur selten eine Protease (von 7 Versuchen nur 3 positiv) — in der Mitteldarmdrüse niemals: bis hierher abnehmende Häufigkeit!

Nach 10 Stunden ist im Kropf stets wieder eine starke Protease (von 6 Versuchen sind 5 positiv), ebenso in der Mitteldarmdrüse (von 6 Versuchen sind 6 positiv).

Daraus muß ich folgende Schlüsse ziehen:

1. der Secretionsort. Die Protease wird nur in der Mitteldarmdrüse gebildet, wo sie sich beim Hungertier bis 3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme stets findet.

2. die Fermentkraft. Die Protease in der Mitteldarmdrüse wird sofort nach der Nahrungsaufnahme abgegeben und ist nach 4–6 Stunden erschöpft (sie ist also beim Hungertier nicht inaktiv, wie wir dies bei anderen Gastropoden sahen). Sie findet sich nach 6 Stunden nicht mehr, wird dann neu gebildet und ist nach 10 Stunden wieder vorhanden.

Im Kropf entfaltet die zuströmende Protease ihre Haupttätigkeit nach 3 Stunden; sie erschöpft sich dann bis zu 6 Stunden, um wieder nach 10 Stunden außerordentlich stark zu sein, da sie von der Mitteldarmdrüse entsprechend ergänzt worden ist.

3. die natürliche, neutrale Reaktion der Mitteldarmdrüse ist für den Verdauungsverlauf günstiger als die alkalische. Das zeigt die Versuchsgruppe „Hungertier“, wo der neutrale Saft 25 Stunden braucht, der alkalische 65 Stunden. — „ $\frac{1}{2}$ Stunde“: neutral 31, alkalisch 44 Stunden. — „1 Stunde“: neutral 40, alkalisch 60 Stunden. — „2 Stunden“: neutral 36, alkalisch 59 Stunden. — „10 Stunden“: neutral 45, alkalisch 53 Stunden.

4) die natürliche lackmussaure Reaktion des Kropfsaftes ist für den Verdauungsverlauf günstiger als die künstlich-alkalische. Das zeigt Versuchsgruppe „2 Stunden“: sauer 19, alkalisch 33 Stunden. — „3 Stunden“: sauer 19, alkalisch 24 Stunden. — „10 Stunden“: sauer 15, alkalisch 19 Stunden. Merkwürdig ist, daß bei Versuch „6 Stunden“ im Kropf der saure natürliche Saft nicht verdaut, aber der alkalische, wenn auch erst nach langer Zeit; ähnlich bei Versuch „1 Stunde“.¹⁾

Bisher prüften wir die Fermentkraft nur durch die Frage: Ist ein Ferment vorhanden? Noch deutlicher wird das Auf- und Abschwanken der Fermentkraft, wenn wir die Durchschnittszahlen aus den drei Zeiten eines jeden Versuches zu einer Kurve der Verdauungskraft zusammenstellen (Fig. X). Wir berücksichtigen dabei nur die durchschnittlichen Ergebnisse der natürlichen Reaktion.

Es ergeben sich aus diesen beiden Kurven folgende Beziehungen:

1. die Mitteldarmdrüse (bezeichnet mit - - - - -) hat beim Hungertier ihre höchste Verdauungskraft; sie besitzt also nicht wie die Drüsen von *Murex* und *Natica* im Hungern ein inaktives Ferment, sondern im Gegenteil: das Ferment ist während des Hungerns im aktiven Zustande aufgespeichert. — Die Verdauungskraft nimmt dauernd ab bis 1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme, d. h. bis zu dem Augenblick, in dem die Verdauung im Kropf beginnt. Die 1. Absonderung des Ferments in der Zeit vom Hungertier bis 1 Stunde entspricht also dem Abgeben des Ferments an den Kropf: das Ferment wandert von der Mitteldarmdrüse zum Kropf. — Jetzt wird der 2. Fermentschub in der Mitteldarmdrüse gebildet: die Fermentkraft steigt langsam an (1—3 Stunden); während dieser Zeit

1) FR. N. SCHULZ (a. a. O., p. 260) gibt an, daß ein sauer reagierender Inhalt d. Vorderdarmes“ Fibrin „gleich Null“ verdaue, wohl aber bei „schwach alkalischer Reaktion“. Ich habe dies nicht finden können. Es wird leider nicht angegeben, ob sauer auf Lackmus oder Kongorot.

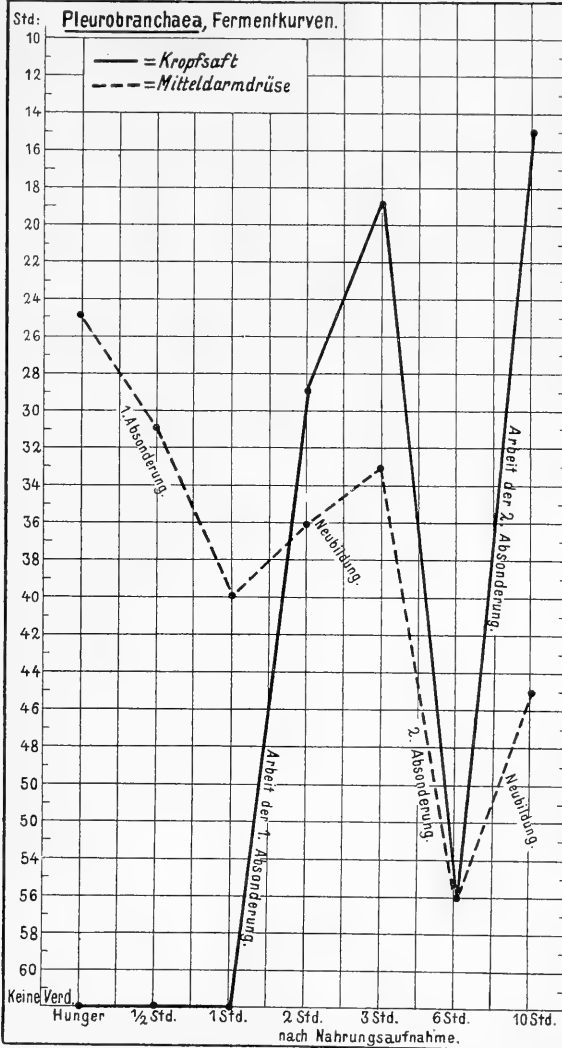
arbeitet im Kropf der 1. Fermentschub. — Dann wird der 2. Ferment-
schub abgegeben: 2. Absonderung (3–6 Stunden); dieser Schub
arbeitet im Kropf von 6–10 Stunden. — Der 2. Fermentschub ist
nach 6 Stunden in der
Mitteldarmdrüse er-
schöpft. Dann wird
hier ein 3. Schub ge-
bildet, der die auf-
steigende Kurve von
6–10 Stunden bedingt.

Fig. X.

Pleurobranchaea meckelii.

2 Kurven der Verdauungskraft im Kropfsaft und in dem Extrakt der Mitteldarmdrüse. Auf der Ordinate ist die Zeit nach der Nahrungsaufnahme abgetragen: Hungertier, $\frac{1}{2}$, 1, 2, 3, 6, 10 Stunden. Auf der Abszisse ist diejenige Zeit in Stunden abgetragen, die die Protease braucht, um bei natürlicher Reaktion Karminfibrin zu verdauen. Diese Zeiten sind aus dem Durchschnitt von je 3 Versuchen gewonnen, dieselben Zeiten stehen auf der Fermenttabelle in Klammern hinter den 3 Versuchszeiten. Der Punkt unter 60 Stunden bedeutet: keine Verdauungskraft, ein inaktives Ferment.

So sind 2 Ferment-
bildungen und 3
Fermentschübe
binnen 10 Stunden zu
unterscheiden. Es ist
nun besonders inter-



essant, daß mit diesen chemischen Befunden die Morphologie der
Secretion in den Zellen der Mitteldarmdrüse vollkommen überein-
stimmt! Das werde ich im Kapitel Secretion, S. 483 und 496, nach-
weisen.

2. Die Kurve des Kropfsaftes (bezeichnet mit —) verhält sich entsprechend den 2 Absonderungen der Mitteldarmdrüse: So lange das Ferment in der Mitteldarmdrüse noch ausgeschieden wird, verläuft die Kurve noch in der Linie „keine Verdauung“. (Hungertier—1 Stunde.) Dann ist soviel Ferment in den Kropf gelangt, daß die Kurve auf 29, dann auf 19 (3 Stunden) steigt. Während dieser Zeit wird der 2. Fermentschub in der Mitteldarmdrüse gebildet. — Jetzt nach 3 Stunden ist die Kraft des 1. Fermentschubes aufgebraucht: die Kurve fällt in der Zeit von 3 bis 6 Stunden bis auf 56. Während dieser Zeit wird der 3. Fermentschub in der Mitteldarmdrüse abgesondert. — Dieser wirkt dann im Kropf von 6—10 Stunden: die Kurve schnell bis zu 15 empor.

Die Verdauungskraft im Kropfsaft beschreibt also innerhalb 10 Stunden ebenfalls eine Kurve von ungefähr N-Form.

So erkennen wir vermittels der Stufenuntersuchungen die Beziehungen zwischen der Fermentbildung in der Mitteldarmdrüse und der Fermentkraft im Saft: das Ferment wandert von der Mitteldarmdrüse zum Kropf in 3 Schüben.

Es ist nun lehrreich, diese chemischen Befunde mit den makroskopischen oben zu vergleichen. Wir sehen dabei folgendes:

1. Wir haben durch beide Methoden unabhängig voneinander nachgewiesen und damit bestätigt:

a) daß der Saft von der Mitteldarmdrüse zum Kropf strömt, daß der Secretionsort also die Mitteldarmdrüse ist (das Wandern in 3 Schüben konnte nur die chemische Untersuchung finden).

b) daß nach 10 Stunden im Kropf die stärkste Verdauung ist. Makroskopisch ergab sich: die Nahrung ist allseitig zertrümmert, oft zu feinem Detritus zerdaut; chemisch zeigte sich: die Fermentkraft erreicht hier ihren Höhepunkt.

2. Wenn wir die Farbe des Saftes in den einzelnen Stufen mit der Fermentkurve des Kropfsaftes vergleichen, so zeigt sich nach 1 Stunde: Farbe etwas dunkler, Fermentkraft im Kropf beginnt, die 1. Absonderung ist zu Ende. — 10 Stunden: Farbe am dunkelsten, Fermentkraft im Kropf am höchsten, 2. Absonderung am Ende.

Daraus ergibt sich, daß die Saftfarbe im engen Zusammenhang steht mit der Fermentabsonderung; je brauner die Farbe, desto stärker die Wirkung des Saftes. Der Grund dafür ist: die abgeschiedenen Secretkörner lösen sich und färben den Saft (vgl. S. 499).

Diese makroskopisch und chemisch angestellten Beobachtungen ergänzen einander und zeigen uns den Weg des Verdauungsablaufes. Die tiefere Quelle dieses Stromes, den wir da beobachteten, ist die Secretion, deren Chemie wir eben teilweise kennen lernten, deren Morphologie wir im nächsten Kapitel studieren werden. Es wird sich hier zeigen, daß eine merkwürdige morphologische Bildung des Secrets die Quelle ist für alle jene beobachteten Erscheinungen: für das Anwachsen und Abschwellen der Saftmenge, für die schwankende Verdauungskraft, für die wechselnde Saftfarbe, für das allmähliche Zertrümmern und Verdauen der Nahrung. Keine Tatsache steht allein, überall finden sich Beziehungen.

2. Der Mitteldarm.

Wie gesagt, besteht der Mitteldarm aus einem Magen und einer großen, auffallend tiefschwarz gefärbte Mitteldarmdrüse (Fig. O).

Der Magen liegt der Mitteldarmdrüse wie ein niedriger Sack an. Schneidet man ihn vom Ösophagus her median auf, ferner in

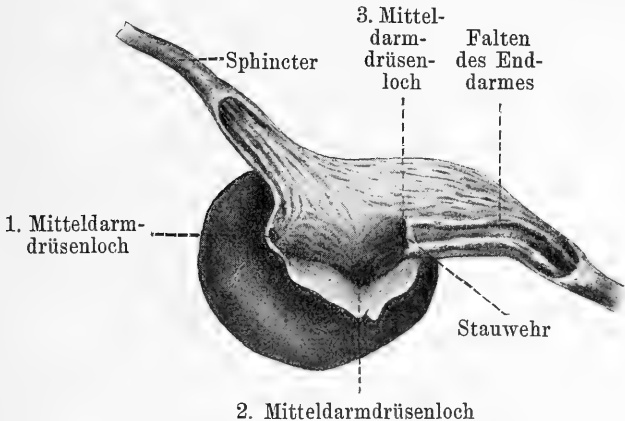


Fig. Y. *Pleurobranchaea meckelii*.

Magen. Median aufgeschnitten und die Ränder zur Seite geschlagen. Auch ein Stück vom Ösophagus und Enddarm ist aufgeschnitten, um den Verlauf der Falten zu zeigen. $1\frac{1}{2}:1$. Nach frischen Tieren gezeichnet.

den Enddarm ein Stück hinein und mit einigen Entspannungsschnitten auch in die Decke des Magens, so sieht man folgendes (Fig. Y): 4—6 Falten laufen vom Ösophagus in die Magenöhle

hinein, biegen auf dem Grunde des Magens nach rechts herum zum 1. kleinen Mitteldarmdrüsenloch, ziehen teilweise noch geradeaus in die Mitte des Magens und von da zum hinteren 2. großen Mitteldarmdrüsenloch. Von hier laufen sie wieder gegen den Enddarm zum 3. Loch. Die drei Löcher sind also durch Falten deutlich miteinander verbunden.

Ähnlich wie bei *Natica* wird die Nahrung an der Ausgangspforte des Magens gegen den Enddarm durch einen breiten Querwall im Magen gestaut: das Stauwehr. Es ist eine hohe Falte, die dicht hinter dem 3. Loch dieses ein wenig überwölbt und wie eine Klappe den Enddarm verschließen kann. Es ist in den 8 Verdauungsschemata angedeutet (Fig. P—W). Daraus ist auch seine Arbeit zu ersehen. Wir hören oben von der Secretion des Saftes; wie sich der Magen mit Secret vollfüllt, das aus der Mitteldarmdrüse strömt, wie das Secret langsam in den Kropf, wahrscheinlich durch die Magenmuskeln hineingepreßt wird. Dabei würde das Secret ja in den Enddarm ebenso treten wie in den Vorderdarm, wenn nicht das Stauwehr dies verhinderte. Ist die Nahrung nun in den Magen eingedrungen (3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme), so ist sie nicht völlig verdaut, sie bildet noch Stücke bis zu 2 mm. Diese werden bekanntlich im Magen weiter verdaut. Hier sehen wir schon, wie die Leitrinnen deutlich vom Ösophagus in die Löcher der Mitteldarmdrüse hineinlaufen, wie also die Nahrung durch die Wimpern des Magenepithels in die Drüse transportiert wird. Die Deckenfalten dagegen verlaufen geradlinig zum Enddarm.

Die drei Mitteldarmdrüsenlöcher sind verschieden gestaltet. Das 1. ist ziemlich klein und rund. Das 2. ist groß, wie eine deutliche Magenausstülpung nach der Mitteldarmdrüse zu, die dann hier in vier Löchern endigt, also wie eine Siebplatte aussieht. Hier münden vier Gänge der Drüse. — Das 3. ist schmal-länglich, in der Größe zwischen dem 1. und 2. stehend. Da die Mitteldarmdrüse ursprünglich paarig angelegt ist, so ist es mir wahrscheinlich, daß in dem 2. Loch zwei Mündungen stecken, so daß also jede Drüsenhälfte zwei Löcher ursprünglich haben würde.

Das Epithel des Drüsenganges ist wie das des Magens drüsenlos. Es trägt hohe Wimpern von $\frac{1}{4}$ Zelllänge. Die Zellen haben kleine Kerne an der Basis.

Die Mitteldarmdrüse selbst zeigt sehr klare, übersichtliche Zellen. Sie ist aus 2 Zellarten zusammengesetzt, deren chemische Arbeit eben in den ersten Fragen beschrieben wurde, deren weitere

Tätigkeit wir in den Kapiteln Secretion und Resorption in dieser und weiteren Mitteilungen kennen lernen werden.

Wieder darf ich das Bezeichnende des ersten Verdauungsablaufes bei *Pleurobranchaea* kurz und schematisch zusammenfassen, um später (S. 457) die allgemeine Vergleichung zu erleichtern.

1. Vorderdarm. Großer Pharynx; Ösophagus; sehr großer Kropf, gegen den Magen zu durch einen Sphincter verschließbar.

2. Mitteldarm. Magen mit drei Mündungen der Mitteldarmdrüse, einem Stauwehr gegen den Enddarm und zahlreichen Leitungen in die Drüsenöffnungen hinein.

3. Verdauungsort. Vor allem Kropf zum Zertrümmern der Nahrung; dann Magen. Die Saftmenge steigt bis zum 1. Tage nach der Nahrungsaufnahme und fällt dann wieder.

4. Verdauungszeit. Zertrümmern in ca. 10 Stunden, Verdauen in 2—7 Tagen.

5. Secretionsort. Nur die Mitteldarmdrüse. Saft strömt durch den Magen in den Kropf. Die Saftfarbe ist abhängig von der abgeschiedenen Secretmenge.

6. Fermente. Protease; andere? Die Reaktion des Saftes ist stets lackmussauer, sie ist für die Verdauung günstiger als die künstlich-alkalische.

7. Fermentwirkung.

Durchschnittliche Kraft: Kropfsaft 29,6 Std. }
Mitteldarmdrüse 35,5 Std. } 32,5 Std.

Schwankungen im einzelnen Organ:

a) die Kraft des Kropfsaftes ist abhängig von der Fermentbildung in der Mitteldarmdrüse (vgl. S. 487).

b) die Fermentabsonderung in der Mitteldarmdrüse geschieht in verschiedenen Schüben; bis zu 3 solchen Schüben wurden binnen 10 Stunden beobachtet;

c) das Ferment des Hungertieres in der Mitteldarmdrüse ist nicht inaktiv, sondern hat gerade die höchste Fermentkraft;

d) der Kropfsaft beschreibt analog der Abgabe der Fermente aus der Mitteldarmdrüse eine N-Kurve.

VI. Vergleichende Biologie der Verdauung.

Bisher habe ich versucht, die ersten natürlichen Beziehungen innerhalb eines Verdauungsablaufes bei den einzelnen 4 Schnecken-

arten zu schildern. Ich möchte jetzt die gedanklichen Beziehungen zwischen den analogen Formen und Vorgängen aufsuchen, indem ich wieder zunächst versuche, die gemeinsamen Grundlinien zu zeichnen: den allgemeinen Ablauf der Verdauung; zweitens, indem ich 2 Typen herauschäle, ihre Gegensätze hervorhebe und ursächlich begründe.

1. Der allgemeine Ablauf der Verdauung.

A) Der Secretions- und Verdauungsort. Das eigentliche Darmrohr bei den Gastropoden besitzt in seiner Wand keine Verdauungsdrüsen (soweit wir bisher wissen); es unterscheidet sich dadurch von anderen Därmen; vielmehr sitzen die fermentsecernierenden Drüsen dem Darmrohr in dessen großen Ausstülpungen an. Die zwei größten Ausstülpungen befinden sich am Mitteldarm; sie vereinigen sich meist zu einem einzigen kompakten Organ, der Mitteldarmdrüse. Ferner beteiligen sich auch gelegentlich Anhangsdrüsen des Vorderdarmes an der Secretion der Fermente (S. 471). Sie nehmen Stoffe aus den Blutlacunen des umgebenden Bindegewebes auf,¹⁾ formen sie zu Fermenten um und scheiden sie periodisch nach der Nahrungsaufnahme ab (s. Kap. IV).

Stets ergießen sich die Fermente aus der Mitteldarmdrüse (oder anderen Drüsen) in eine drüsenlose Erweiterung des Darmrohres; liegt diese Erweiterung im Vorderdarm, so nannte ich sie einen Kropf, liegt sie im Mitteldarm, so nannte ich sie einen Magen. Hier wird zuerst verdaut.

Einen Magen aber oder einen Kropf im Sinne der Wirbeltiere, also eine Erweiterung des Darmes mit fermentsecernierenden Drüsenwänden, besitzen die Gastropoden nicht! Kropf und Magen haben nur die drei mechanischen Arbeiten: das Durchkneten mit Fermenten — das Aufbewahren bis zur völligen Verdauung — und das allmähliche Überführen der zerdauten Nahrung zum Resorptionsorgan, zur Mitteldarmdrüse. Sie secernieren aber nicht.²⁾

Die Zellen der Mitteldarmdrüsen übernehmen alle Arbeiten, die bei Wirbeltieren der gesamte Darm mit ansitzenden Drüsen und Speichern leistet (vgl. die Kapitel Secretion, Resorption und Re-

1) BABFURTH, D., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 22, p. 473; BOTTAZZI, in: Arch. ital. Biol., Vol. 28, 1897, p. 81.

2) Analoga unter den Wirbeltieren nur bei Monotremen und zahlreichen Fischen.

serven). Ja, sie stehen auch durch die Arbeit ihres Flimmerepithels in den Gängen und ihrer Muskeln um die Drüse herum in mechanischer Tätigkeit dem Darm der Wirbeltiere nicht nach; sie leisten also alles. Die Verhältnisse liegen grundsätzlich anders als bei Wirbeltieren und lassen eigentlich Analogien in der Namengebung nicht zu. Ich bedauere sehr, daß sich die Namen Mitteldarmdrüse, Kropf und Magen so eingebürgert haben, daß auch ich gezwungen bin, sie beizubehalten trotz ihrer falschen Analogie.

Im Verdauungsablauf lassen sich zwei Vorgänge hintereinander makroskopisch verfolgen. Zuerst wird die Nahrung vorbereitet: der gegebene Nahrungsklumpen wird zertrümmert und der eigentlichen Verdauung zugänglich gemacht; dies geschieht bei den einen Gastropoden mechanisch durch die Radula, bei den anderen chemisch durch die Zertrümmerung im Kropf (S. 467). Es ist stets dafür gesorgt, daß die Nahrung breiig und in langsamen einzelnen Schüben und Portionen zum Magen gelangt. Hier wird sie leicht zu Ende verdaut und dann allmählich dem Resorptionsort übergeben; auf diese Weise nützen die Tiere ihren Nahrungsstoff gut aus.

B) Das periodische Schwanken der Verdauungskraft ist ersichtlich aus den einzelnen Verdauungszeiten der Schnecken; diese können berechnet werden 1. aus der unmittelbaren Beobachtung vieler Stufen des Verdauungsablaufes im Tier (s. Tabelle 6 S. 445 und Fig. H—N u. P—W); 2. durch die Beobachtung der Verdauungsgeschwindigkeit der Fermente im Reagenzglas. Am wertvollsten ist die erste Methode, weil sie den natürlichen Vorgang selbst beobachtet. Die zweite Methode ist nur Hilfsmittel für die erste und liefert nur Ergebnisse durch Vergleichung mit der ersten und mit anderen Tieren. Es lag mir diesmal nicht daran, die Geschwindigkeit etwa vom Standpunkte chemischer Kinetik aus zu messen, um daraus ein allgemeines Gesetz abzuleiten.¹⁾ Ich wollte vielmehr nur für meine 4 Schnecken vergleichend die Verdauungszeit beobachten und ferner prüfen, ob dasselbe Organ in seiner Fermentkraft schwankt. Schon aus diesen Beobachtungen kann man zunächst brauchbare Schlüsse ziehen.

1. Die unmittelbare Beobachtung des natürlichen Verdauungsverlaufes zeigte uns, daß verdaut:

1) Wie SVANTE ARRHENIUS, Gesetze der Verdauung und Resorption, in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 63, 1909, p. 323.

Natica in 4—10 Stunden,
Murex in 3—6 Stunden,
Pterotrachea in 15—20 Stunden,
Pleurobranchaea in 2—7 Tagen.

Im ganzen: die Zeit ist ziemlich lang, selbstverständlich viel länger als bei den meisten Wirbeltieren¹⁾, bei denen bekannt ist, daß ein Hund 50 gr Fleisch in 1 $\frac{1}{2}$ —2 Stunden zerdaut²⁾; dies hat seine Ursache in der höheren Körpertemperatur der Säugetiere und in der größeren Nahrungsmenge, die von Gastropoden aufgenommen wird (S. 390). Auf die Unterschiede zwischen diesen 4 Schneckenformen gehe ich gleich erklärend ein (S. 473).

2. Ich setze voraus, daß die Verdauungsgeschwindigkeiten in einem bestimmten Verhältnis zur Fermentkonzentration und damit zur Fermentkraft stehen, daß ich also aus der Abbau-geschwindigkeit einen Rückschluß auf die Fermentkonzentration und -kraft machen kann. Dann kann ich beobachten, daß die Fermentkraft im Reagenzglase (Extrakt und reiner Saft) 2 verschiedene Gruppen von Schwankungen zeigt: zunächst ist die durchschnittliche Kraft bei den einzelnen Tieren verschieden, zweitens schwankt die Kraft zu verschiedenen Zeiten innerhalb desselben Organs.

a) Die durchschnittliche Kraft der Fermente bei den einzelnen Tieren kann natürlich im Reagenzglase nur annähernd geschätzt werden. Ich erhielt die Zahlen als Durchschnitt der Verdauungszeiten bei Freßtieren, positiven Fällen, Protease (mit Ausnahme der großen Vorderdarmdrüse von *Murex*). Darin müssen natürlich viele Fehlerquellen stecken, die ich zunächst nicht vermeiden kann, da es sich hier nur um erste Schätzungen handelt.

<i>Natica</i> : gr. Vorderdarmdrüse	29	} 23	} 25,8	} 26
Mitteldarmdrüse mit Magen	23			
Magensaft	6			
<i>Murex</i> : kl. Vorderdarmdrüse	32,5	} 28,6		
gr. Vorderdarmdrüse	14,4			
Mitteldarmdrüse ohne Magen	41			
Magensaft	27,6	} 20	} 26,2	
<i>Pterotrachea</i> : Kropfsaft	16			
Mitteldarmdrüse	24	} 32,5	} 26,2	
<i>Pleurobranchaea</i> : Kropfsaft	29,6			
Mitteldarmdrüse	35,5			

1) Abgesehen von den Ausnahmen, z. B. den Schlingern: Schlangen.

2) COHNHEIM, Physiologie der Verdauung, Wiesbaden, p. 19.

Aus diesen Zahlen schließe ich: 1. der reine, 1:1 verdünnte Magensaft ist viel wirksamer als der Extrakt der Drüse, wie auch aus anderen Fällen bekannt ist. — 2) Es wird im Reagenzglas viel langsamer verdaut als in natura; die bekannten Gründe dafür sind: die Verdauungsprodukte werden im Tierleib gleich absorbiert, sie stören im Reagenzglas den Verdauungsvorgang; es fehlt die mechanische Durchknetung der Nahrung mit Fermenten. — Von der großen Bedeutung der Unterschiede zwischen den 4 Tieren spreche ich später (S. 473).

b) Die Verdauungskraft schwankt innerhalb eines Organs. Dies war nur bei Tieren zu untersuchen, die auf Kommando fraßen; deswegen habe ich nur *Murex* und *Pleurobranchaea* daraufhin geprüft. Wenn wir die mittleren Verdauungszeiten der einzelnen Stufen auf Kurven übertragen (s. die Fermentkurven in den Fig. F S. 422 und X S. 453), so ist die allgemeine Erscheinung: die Verdauungsgeschwindigkeit steigt vom Hungertier, wo sie gar nicht vorhanden oder gering war, binnen einer halben Stunde zur Höhe, fällt dann wieder in der Zeit zwischen 1 und 6 Stunden, um wieder steil empor zusteigen. Die Kurve hat also in 5 der 6 untersuchten Fälle die Form eines N, weshalb man sie eine Verdauungs-N-Kurve nennen könnte. — Die Verdauungskraft ist also zumeist nach $\frac{1}{2}$ und 10 Stunden am größten.

In den beiden Fällen, *Natica* und *Pterotrachea*, wo ich keine Stufenuntersuchungen machen konnte, war es doch wichtig, festzustellen, daß beim Hungertier die Extrakte aus den Verdauungsdrüsen gänzlich wirkungslos sind, beim Freßtier aber verdauen. Hier müssen weitere beziehungsreiche Untersuchungen einsetzen.

Der Grund für das Schwanken der Fermentkraft ist der Wechsel zwischen Secretbildung und Ausstoßung; das werden wir im Kapitel IV „Histologie der Secretion“ beweisen (S. 487). Hier läßt sich zunächst folgendes vermuten: beim Hungertier ruht das Ferment inaktiv; wir kennen solche inaktiven Fermente von Wirbeltieren her gut. Durch den Reiz der Nahrungsaufnahme wird das Ferment wahrscheinlich indirekt aktiviert und abgegeben (vgl. S. 465). Es verbraucht sich in der Folge; es wird neu gebildet und wieder abgegeben: so entsteht die N-Form der Verdauungskurve.

Dies bestätigt bei *Pleurobranchaea* der Kropfsaft ganz genau. Die Verhältnisse werden hier besonders anschaulich, weil es nur einen einzigen Secretionsort gibt, die Mitteldarmdrüse. Aber dies

steht in Widerspruch zur N-Kurve. Es ist aber nur der eine Unterschied: beim Hungertier fand ich im Drüsenextrakt ein wirksames Ferment, in den Drüsen von *Murex* und *Natica* nicht; diesen Unterschied vermag ich bisher nicht zu begründen. Aber im wesentlichen stimmt auch bei *Pleurobranchaea* die Mitteldarmdrüse mit den anderen Befunden überein: die Verdauungskraft eines Drüsenextraktes oder des reinen Saftes ist nicht immer gleich, sondern schwankt nach der Nahrungsaufnahme auf und ab; wir unterscheiden also zwischen mehreren Fermentschüben. Sehr bemerkenswert ist es, daß mit diesen chemischen Befunden die histologischen genau übereinstimmen (S. 481).

(Über qualitative Unterschiede in der Zusammensetzung des Saftes, wie sie bei Wirbeltieren beobachtet worden sind, kann ich noch keine Angaben machen.)

Dergleichen Untersuchungen sind bisher bei Wirbellosen nicht angestellt worden. Diese Ergebnisse bei Gastropoden bestätigen aber unsere bisherigen Erfahrungen über das Schwanken der Fermentkraft bei Wirbeltieren. Wir wissen durch die Arbeiten PAWLOW'S und seiner Schüler¹⁾, daß die Kraft der Fermente zu verschiedenen Zeiten nach der Nahrungsaufnahme im Magen- und auch im Pancreassaft je sehr verschieden ist. (Allerdings leiden alle Versuche bisher noch an dem Fehlen einer genauen Technik zum Messen der Fermentkraft). Die Kurven der Fermentkraft des Magensaftes haben ein ganz verschiedenes Aussehen, je nachdem Fleisch, Brot oder Milch gefüttert wurde.²⁾ Aber stets sieht man das Bezeichnende: die Kraft schwankt auf und nieder; man kann zwischen mehreren Fermentschüben unterscheiden. — Bei Fleischfütterung hat der Saft in der ersten Stunde die größte Verdauungskraft; dann fällt die Kurve, steigt wieder zwischen 4—6 Stunden, fällt dann zwischen 6—7, und steigt wieder zwischen 7—8 Stunden. Es ist bei diesen Kurven leider nicht die Fermentkraft des Hungersaftes deutlich angegeben; deswegen kann ich nicht entscheiden, ob der Saft in der Zeit vom Hungertier bis zur ersten Stunde in seiner Kraft ansteigt oder nicht, da die Kurve erst bei „1 Stunde“ beginnt.³⁾ — Ganz ähnlich verläuft die Kurve bei Milchfütterung³⁾;

1) Die zusammengestellt wurden in: B. P. BABKIN, „Die äußere Secretion der Verdauungsdrüsen“ (Berlin), 1914.

2) CHRISHIN, P. P., Dissertation, Petersburg, 1894 und BABKIN, a. a. O., p. 96.

3) BABKIN, a. a. O., p. 96.

(in diesen beiden Fällen also ähnlich der *Pleurobranchaea*-Mitteldarmdrüse). — Eine deutliche N-Form aber zeigte sich bei einem anderen Versuch: ein Hund frißt 100 g rohes Fleisch: die Fermentkraft steigt innerhalb der ersten Stunde, fällt während der zweiten, steigt während der 3.—6. Stunde.¹⁾ Ebenso deutlich bei Brotfütterung: die Kraft steigt nach dem Fressen während der ersten 2 Stunden, fällt dann während 2—5 Stunden und steigt wieder an bis zu 9 Stunden.³⁾ — Eine ebenfalls deutliche N-Form zeigt die Fermentkraft nach Hineinlegen von Fleisch in den Magen.²⁾

Beim *Pancreas* sind die Versuche auch noch nicht ganz eindeutig. Die einen Untersuchungen beim Hunde³⁾ zeigen die Kurvenform eines umgekehrten N (die Kurve beginnt aber erst bei 1 Stunde nach dem Fressen!), darunter aber eine Kurve mit schwacher N-Form. — Andere Forschungen beim Menschen⁴⁾ beweisen in 9 Fällen, daß die Fermentkraft in N-Form schwankt: während der 1. Stunde empor, während der 2. abwärts, während der 3. und 4. wieder empor (hier beginnt die Kurve scheinbar beim Hungersaft).

Mag nun solche Kurve N-Form haben oder nicht — das werden weitere Forschungen zeigen; es kommt darauf zunächst nicht viel an. Die Hauptsache ist: die Fermentkraft schwankt; wir können zwischen mehreren Fermentschüben unterscheiden. Es ist sehr interessant, daß darin die Secretion der Verdauungssäfte von Mensch, Hund und Schnecke so merkwürdig übereinstimmt; das läßt hoffen, daß man hier ein allgemeines Gesetz später wird aufstellen können. Heute läßt sich nur soviel sagen: die Fermentkräfte, die in der Ruhe des Hungers in den Drüsen aufgespeichert werden, reichen nicht aus, um allein eine tüchtige Menge Nahrung zu verdauen; arbeiteten die Drüsen so gleichmäßig, wie das Wasser aus einer Wasserleitung läuft, so müßte die Kurve der Fermentkraft gleichmäßig einmal aufsteigen und einmal absinken. Vielmehr arbeiten die Drüsen wie intermittierende Quellen; die Reserven werden herausgeworfen, arbeiten draußen und verbrauchen sich. Inzwischen werden neue Fermente in den Zellfabriken hergestellt, die aufs neue herausgeworfen die Fermentkraft draußen steigern usw.; somit arbeiten die Secretionsdrüsen während der Verdauung ständig

1) BABKIN, a. a. O., p. 128.

2) LOBASSOW, Dissert., Petersburg 1896 und BABKIN, p. 128.

3) BABKIN, a. a. O., p. 261—262.

4) WOHLGEMUTH, in: Berlin. klin. Wochenschr., 1907, No. 2 (BABKIN, a. a. O., p. 263).

an einer Neubildung der Fermente, die dann jedesmal mit einem Ruck entleert werden (ob das auch für Wirbeltiere stimmt, läßt sich wohl noch nicht genau sagen; für Gastropoden werde ich es S. 480 beweisen).

Wenn wir allgemein feststellen, daß die Fermentkraft schwankt, so ist es mir (rein gedanklich) wahrscheinlicher, daß die Kraft zunächst zunimmt, denn sie kann doch im bereits vorhandenen Saft durch die eingeleitete Secretion nur gesteigert werden. Es braucht aber nicht unbedingt so zu sein.

C. Neben diesem Schwanken der Fermentkraft beobachten wir noch eine andere Erscheinung während des Verdauungsablaufes: das Schwanken der Menge des Saftes. Das zeigten uns die makroskopischen Stufenuntersuchungen. Wir sahen bei *Pleurobranchaea* (Tabelle 6 S. 445), wie nach der Nahrungsaufnahme die Saftmenge im Magen ansteigt, nach 10 Stunden ihren Höhepunkt erreicht, dann auf dieser Höhe bleibt, um wieder zu sinken; wie bei *Pterotrachea* (Fig. J) schon wenige Minuten nach der Nahrungsaufnahme der Saft zum Kropf strömt, hier in gleicher Menge bis ungefähr 15 Stunden bleibt und nach 20—25 Stunden mit der verdauten Nahrung wieder verschwunden ist. Wir erfuhren ferner, wie der Magen bei *Murex* im Hunger fast ohne Saft mit gelbem Schleim erfüllt ist, beim Freßtier dagegen prall vollgestaut mit verdauendem Saft. Die allgemeine Erscheinung ist also: die Saftmenge am Verdauungsort ist beim Hungertier gleich 0 oder sehr gering, sie steigt schnell und fällt dann langsam herab.

Diese Beobachtungen ergänzen frühere Funde bei Wirbeltieren. Es ist am Hunde beobachtet¹⁾, daß die Saftmenge im Magen beim Hungertier sehr gering ist; nach Fütterung von Fleisch, Milch, Brot steigt sie im Verlaufe der 1. oder 2. Stunde (je nach der vorgeetzten Nahrung) bis zur Höhe, um dann wieder allmählich zu fallen. Dieselbe Kurve zeigt die Saftmenge nach Hineinlegen von Fleisch in den Magen²⁾, dieselbe der Pancreassaft³⁾: schnelles Emporsteigen, langsames Fallen; so erhält man eine bezeichnende Kurve. Es handelt sich also um einen allgemeinen Vorgang: der Organismus

1) CHISHIN, Diss., Petersburg, 1894 und BABKIN, a. a. O., p. 95.

2) LOBASSOW, Diss., Petersburg, 1896 und BABKIN, a. a. O., p. 127, 128.

3) WALTHER, Diss., Petersburg, 1897 und BABKIN, a. a. O., p. 253, 254.

hält seine Fermente zurück und speichert sie auf, um sie im gegebenen Augenblick zur Wirkung frei zu machen; eine dauernde Secretion wäre ein dauerndes Abgeben von Kräften.

D. Was können wir von den physiologischen Bedingungen der Bildung und Ausscheidung des Secrets sagen? Wir haben beobachtet: bei *Pleurobranchaea* stieg die Saftmenge im Kropf ungefähr eine halbe Stunde nach der Nahrungsaufnahme langsam an; bei *Pterotrachea* strömte wenige Minuten nach der Nahrungsaufnahme der Verdauungssaft zum Kropf —: in beiden Fällen konnten keine Nahrungsteile zum Secretionsort gedrungen sein; bei den Raublungenschnecken und vielleicht auch bei *Helix* liegt ebenso die Nahrung nur im Kropf, während der Saft aus der Mitteldarmdrüse nach vorn rinnen muß. — Wir haben ferner an den meisten Kurven beobachtet (Fig. F u. X), wie die Fermentkraft erst kurz nach der Nahrungsaufnahme ansteigt.

In all diesen Fällen sehen wir, wie die Abscheidung des Secrets abhängig ist von dem Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme: durch Reize, die mit der Nahrungsaufnahme in Verbindung stehen, wird die Absonderung und Neubildung des Secrets bewirkt. Mir schien bei *Pleurobranchaea* und *Pterotrachea*, daß die Abscheidung erfolgt, nachdem die Nahrung den Pharynx durchschritten hat. Es ist also möglich, daß ein Reiz von dem Pharynx zur Mitteldarmdrüse läuft und die Secretion auslöst.

Es bestätigen sich also auch hier die bei Wirbeltieren gemachten bekannten Beobachtungen zu einer wahrscheinlich allgemeinen Erscheinung: Hungertiere secernieren nicht¹⁾, die Abscheidung wird von Reizen aus der Ferne bewirkt, nicht durch die unmittelbare Berührung der Secretionsstelle. Das können nach unseren Erfahrungen bei Wirbeltieren Nervenreize oder mittelbare chemische Reize (Chologoga und Secretine) sein. — Was dann die Regulierung der verschiedenen Fermentschübe bedingt, ist mir zunächst unbekannt.

Wir wissen von Wirbeltieren, daß die Latenzzeit vom Fressen bis zur ersten Absonderung des Pancreassaftes $1\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ Minuten

1) Dagegen die Versuche BOLDYREFF'S (in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 50, 1907, p. 400): bei hungernden Hunden „scheidet der Darmsaft alle 2 Stunden eine Absonderung von 15 Minuten aus mit merkwürdiger Regelmäßigkeit“. Auch das Pancreas der Pflanzenfresser soll im Hunger secernieren.

währt, vom psychischen Reiz bis zur Absonderung im Magen 6 bis 8 Minuten.¹⁾ Diese Zeit beobachtete ich auch bei *Pterotrachea* vom Durchtritt der Nahrung durch den Ösophagus bis zur ersten Fermentabscheidung; längere Zeit (20—30 Minuten) braucht *Pleurobranchaea*.

Bei Wirbellosen sind solche Fragen nach den Bedingungen der Secretion bisher nicht beachtet worden. Es ist nur gelegentlich histologisch festgestellt, das Secretkörner aus den Verdauungszellen nach dem Fressen verschwanden; davon spreche ich im Kapitel Secretion (JORDAN²⁾ hat solche Beobachtungen zusammengestellt). Solche makroskopischen und chemischen Stufenuntersuchungen wie bei *Murex*, *Pterotrachea*, *Pleurobranchaea* wurden meines Wissens bisher bei Wirbellosen noch nicht ausgeführt.³⁾

E. Weniger wichtig scheint mir das Feststellen von bestimmten Fermenten zu sein, wenn diese nicht in Beziehung zur Nahrung gesetzt werden können; sie sind mehr oder weniger als gegeben anzunehmen, denn wir kennen keine Verdauung ohne Fermente.

a) Protease findet sich natürlich überall, da alle untersuchten Tiere Fleischfresser sind. Der Ort ihrer Secretion ist die Mitteldarmdrüse, wobei eine Vorderdarmdrüse helfen kann (mit Ausnahme von *Natica*, wo die Protease vielleicht nur in der großen Vorderdarmdrüse gebildet wird?) — Die Protease ist in den untersuchten Fällen stets trypsinähnlich (genau kann man das erst nach Prüfung der Endprodukte sagen). Die Reaktion kann sauer sein; aber eine freie Säure im Sinne der Wirbeltiere ist nicht vorhanden.

b) Amylase ist nur bei *Murex*, *Natica*, *Pterotrachea* untersucht und gefunden worden. Sie ist gewiß auch Glykogenase (für Krebsnahrung? S. 425). Ihr Secretionsort ist die große Vorderdarmdrüse bei *Murex*, die Mitteldarmdrüse bei *Natica* und *Pterotrachea*.

c) Lipase ist ebenfalls nur bei diesen 3 Formen untersucht. Sie findet sich wahrscheinlich in der Mitteldarmdrüse; vielleicht ge-

1) BABKIN, a. a. O., p. 96 und COHNHEIM, *Physiol. d. Verdauung* (Wiesbaden), p. 19.

2) JORDAN, *Vergleichende Physiologie*, Vol. 1 (Jena), 1913, p. 660.

3) Ausgenommen die Beobachtungen COHNHEIM'S über den Saft der Cephalopoden (in: *Ztschr. physiol. Chem.*, Vol. 35, 1902, p. 396), die ähnliches Schwanken in der Saftmenge ergaben, wie ich es oben festgestellt habe.

langt sie niemals in den Magen, sondern ist nur in der Mitteldarmdrüse selbst tätig; das werden weitere Untersuchungen zeigen.

d) Cellulase ist selten gefunden worden: bei *Natica* gar nicht, bei *Murex* nur in der Mitteldarmdrüse.

2. Die beiden Untertypen: Schlinger und Kratzer.

Haben wir eben versucht, den allgemeinen Typus der Verdauungsbiologie unserer Schnecken kennen zu lernen, so wollen wir jetzt wieder zwei Untertypen herauschälen und in vielen Punkten als grundsätzlich verschieden gegenüberstellen, die Schlinger und Kratzer. Ich habe im vorigen Kapitel über ihre verschiedene Nahrungsaufnahme gesprochen (S. 389). Es zeigt sich nun, daß diese verschiedene Art der Nahrungsaufnahme auch einen recht verschiedenen Darm- und Verdauungstypus bedingt. Wir decken damit einen Teil jener Beziehungen zwischen Nahrungsaufnahme und Organisation morphologisch und physiologisch auf; diese sind zu vergleichen mit jenen allbekannten zwischen Nahrung und Darmlänge.

A. Ich sagte im vorigen Abschnitt, daß man in der Verdauung zwei Vorgänge makroskopisch scheidet könne, 1. das Zertrümmern der Nahrung, 2. das Verdauen in feinste Teilchen. Wie verlaufen diese beiden Vorgänge bei Schlingern und Kratzern?

Die Schlinger schlingen sehr große Beute (bis zur Hälfte des eignen Gewichtes) als einziges Stück hinein; mechanische Werkzeuge am Munde zum Zerkleinern ihrer großen Bissen haben sie nicht. Sie müssen die Beute also chemisch zertrümmern; das geschieht im Kropf, wie ich es in den Schemata in Fig. H—N (S. 435) und P—W (S. 446) gezeichnet habe. Bei dieser chemischen Zertrümmerung können Reibplatten oder kleine Zähne im Kropf mechanisch behilflich sein (S. 470).

Die Kratzer dagegen verlegen den Vorgang der Zertrümmerung nach außen und machen ihn mechanisch ab; d. h. sie raspeln ganz kleine Stücke mit der Radula von dem großen Nahrungsklumpen los und überliefern diese Trümmer als Nahrungsbrei ihren Fermenten.

Was die Schlinger im Kropf chemisch tun, das können die Kratzer außerhalb des Körpers mechanisch (ein Schritt weiterführt zur Außenverdauung!).

B. Daraus ergibt sich unmittelbar für die Schlinger die Notwendigkeit, für die großen eingeführten Nahrungsklumpen einen geräumigen Zertrümmerungsort zu schaffen. Sie benutzen zu diesem Zwecke den Vorderdarm, indem sie ihn zu einem Kropf erweitern. Diesen schließen sie zeitweilig gegen den Mitteldarm ab und schaffen auf diese Weise einen einheitlichen Raum, in welchem sie die Nahrung leicht mit den zuströmenden Fermenten mischen und zertrümmern können.

Der Abschluß gegen den Mitteldarm ist sehr wichtig. Er ist irgendeine Vorrichtung, die nur kleine Teile hindurchläßt und die vielleicht auch willkürlich verengt und erweitert werden kann. So wirken Sphincter (*Pleurobranchaea*), ineinandergreifende Epithelhöcker (*Pterotrachea*). — Der Abschluß ist zu vergleichen mit dem Pylorus des Säugetiermagens.¹⁾ Es ist bekannt²⁾, wie durch den Pylorus ca. 10 Minuten nach der Fütterung der erste Schub des Mageninhaltes in das Duodenum befördert wird, wie dann regelmäßig alle 15—20 Sekunden ein solcher Guß herausgespritzt wird, der bei Fleischfütterung etwa 1 ccm beträgt; dabei kommen verdaute Fleischteile und zertrümmerte Nahrungsstücke heraus. — Ähnlich, sahen wir, arbeitet der Kropfabschluß: bei *Pterotrachea* (Fig. H—N S. 435) eilen in peristaltischen Schüben nur feine Nahrungsteile durch die Stauzähne und das Leitrohr zum Resorptionsort; bei *Pleurobranchaea* (Fig. P—W S. 446) werden durch den Sphincter hindurch nur zertrümmerte Nahrungsteile einzeln in den Magen geschwemmt; ob hier eine Muskel mit reflexbedingter Tätigkeit oder nur eine feststehende engpaßähnliche Verengung vorliegt, kann ich noch nicht sagen. Das Gemeinsame jedenfalls ist: der Kropf der Schlinger und der Magen der Säugetiere sind „vortreffliche Sortierwerke, die durch rein mechanische Mittel eine elektive Abfuhr ermöglichen.“³⁾

Die Aufgabe des Kropfes ist also: Zertrümmerung der festen Nahrung in einen leicht verdaulichen Brei, Übergabe dieses Breies in kleinen Portionen an den Magen und dann an den Resorptionsort. Dieselben Aufgaben hat bekanntlich der Kropf der Vögel; er unterscheidet sich aber vom Kropf der Gastropoden dadurch, daß er secerniert; auch kann er noch weitere Arbeiten vornehmen. (Andere Analoga: bei Insecten, Krebsen, Regenwürmern usw.)

1) Kaumagen der Insecten usw.

2) OTTO COHNHEIM, in: Münch. med. Wochenschr., 1907, p. 2581.

3) OTTO COHNHEIM, Physiologie der Verdauung, 1908, p. 16.

Es können im Kropf alle möglichen Nahrungsmittel hergerichtet und so verwendet werden. Durch die langsame Abfuhr aus dem Kropf ist eine langsame und gründliche Verdauung und Resorption ermöglicht: dadurch wird die Nahrung trefflich ausgenützt. Die Schlinger können diese großen Mengen mit einem Male verschlingen und dann lange hungern.

Diesen Vorderdarmtypus finden wir in systematisch weit auseinanderliegenden Gruppen. Unter den Heteropoden sind *Pterotrachea* und *Carinaria* nach diesem Typus gebaut: weiter Kropf, abgeschlossen gegen den Mitteldarm. — Unter den Pulmonaten die Raublungenschnecken: der Vorderdarm ist zu mächtigem Kropf erweitert, der Magen (Mitteldarm) ist ganz klein; Anhänge wie Blinddarm und andere Divertikel gibt es nicht.¹⁾ So haben *Daudebardia* und *Testacella* einen kurzen Ösophagus und sehr großen Kropf, der nach hinten durch eine deutliche Verengung (Sphincter?) abgeschlossen ist²⁾; der Kropf zeigt starke Falten, die sich beim Füllen glätten. Auch *Parmacella*³⁾ zeigt diesen Typus. — Unter den Opisthobranchiaten lernten wir zunächst *Pleurobranchaea* kennen: wie der sehr große Kropf gegen den Mitteldarm zu durch einen Sphincter geschlossen ist, wie die Arbeit des Magens gegen die des Kropfes zurücktritt (Fig. P—W). Von *Aplysia* ist bekannt, wie ihr großer Kropf nach hinten sogar durch eine Klappe abgeschlossen ist und so die Nahrung im Vorderdarm gestaut (und vielleicht auch elektiv zur Mitteldarmdrüse geleitet) wird.⁴⁾ — Auch bei *Tethys* hatte ich Verdacht auf Schlingen (S. 391); dem entspricht der Darmbau: „3 magenartige Erweiterungen hintereinander“ (Kropf), der letzte „Magen“ ist am größten und „gegen den Darm durch einen vorspringenden Rand abgegrenzt“.⁵⁾ Das wäre also auch ein dreifacher Kropf (oder Magen?) mit einem Stauwehr abgeschlossen. — Der Schlinger *Bulla* hat einen Kropf von fast $\frac{1}{2}$ des Körperraumes.⁶⁾ Der Kropf des Schlingers *Scaphander* scheint scharf gegen den Mitteldarm abgesetzt und ansehnlich groß zu sein.⁶⁾

Sehr interessant ist es, daß manche Schlinger die Nahrung nicht nur chemisch zertrümmern, sondern auch mechanisch:

1) BRONN-SIMROTH, Klassen u. Ordn., Vol. 3, Abt. 3, p. 357.

2) *ibid.*, p. 358.

3) *ibid.*, Textfigur 119.

4) ENRIQUES, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901.

5) BRONN-KEFERSTEIN, Klassen u. Ordn., Vol. 3, Abt. 2, p. 680.

6) *ibid.*, p. 682.

Aplysia hat im hinteren Abschnitt des Kropfes zwei Reihen Zahnleisten, welche die Nahrung verkneten.¹⁾ *Bulla* besitzt „drei Knochenplatten“²⁾, unregelmäßig, eiförmig, an beiden Enden spitz“³⁾; mit diesen soll sie Muscheln zertrümmern können.⁴⁾ *Scaphander* hat 2 solche Platten an den Seiten des Kropfes, eine unten am Boden, wahrscheinlich zu ähnlichem Zweck. Solche Bewaffnung des Kropfes findet sich auch bei den *Peltidae*, *Melibe*, *Bornella*, *Marionia*, von denen aber die Nahrungsaufnahme nicht bekannt ist. —

Dagegen brauchen die kleinen Stücke der Kratzer, welche die Radula draußen abschabt, nicht gestaut und zertrümmert zu werden; sie sind bereits klein genug, um breiartig zum Darm gebracht und leicht von den Fermenten verdaut zu werden. Deswegen zieht ein dünner Ösophagus unmittelbar zum Magen hin; seine Aufgabe ist einzig, die Nahrungsteile langsam zum Magen zu leiten, wahrscheinlich auch schon mit den Fermenten der Vorderdarmdrüsen etwas zu vermischen; während der vielstündigen Verdauung (S. 473) kommt langsam ein kleiner Nahrungsschub nach dem anderen durch den Ösophagus in den Magen gerutscht und kann hier mühelos schnell verdaut werden. Ein Verschuß gegen den Magen wäre ganz unnützlich: glatt läuft der Ösophagus in den Magen hinein; hohe Längsfalten leiten gut (*Murex*, *Natica*: Ösophagusklappe).

Die Kropfarbeit der Schlinger leisten bei den Kratzern Radula und Ösophagus zusammen. Wir können den Ösophagus geradezu mit dem Verschuß des Kropfes und dem Pylorus des Säugetiermagens vergleichen: alle drei lassen nur kleine Stücke hindurch und ermöglichen auf diese Weise eine langsame und gründliche Verdauung; das Sortierwerk der Schlinger ist bei den Kratzern nach außen verlegt, in die Radula. Was die Schlinger zunächst chemisch leisten, das arbeiten die Kratzer zunächst mechanisch. — So er-

1) ENRIQUES, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 365.

2) Wirklich „Knochen“?? (H.).

3) BRONN-KEFERSTEIN, Klassen u. Ordn., Vol. 3, Abt. 2, p. 682.

4) Diese Vorrichtung ist analog den Schlundzähnen von *Dasyplectis*, mit denen diese Schlange die verschlungenen Eier zertrümmert; die Zähne sind auf den Dornfortsätzen des 22.—26. Wirbels festgewachsen; der 27.—34. Wirbel ist nach vorn gerichtet und bildet so einen Abschluß des Vorderdarmes; auch die Speiseröhre ist vor dem Eintritt in den Magen stark verengt! (SIMROTH, Biologie, 1901, Vol. 2, p. 35).

reichen Kratzer und Schlinger dasselbe Ziel, die erste Oberflächenvergrößerung der Nahrung, auf ganz verschiedene Weisen.

C. Damit steht im engen Zusammenhang die verschiedene Ausbildung der Fermentdrüsen des Vorderdarmes. Die Schlinger besitzen entweder gar keine Verdauungsdrüsen am Vorderdarm, wie *Pleurobranchaea*, oder sehr kleine, wie *Pterotrachea*, oder solche ohne Ferment, wie bei *Aplysia*, wo ich die „Speicheldrüsen“ 6mal auf eine Protease untersuchte, ohne diese zu finden (es kann aber ein anderes Ferment darin sein). Ob das Fehlen einer Fermentdrüse am Vorderdarm zum Untertypus gehört, ist bei unseren geringen Arbeitskenntnissen der Vorderdarmdrüsen bei Raubpulmonaten und Opisthobranchiern ungewiß.

Als Grund für das Fehlen einer Drüse könnte man sich denken: der Weg bis zum Verdauungsort, dem Kropf, ist recht kurz; die Nahrung kommt in großen Stücken herein; da scheinen Drüsen am Vorderdarm ziemlich wirkungslos, da sie keinen Brei von Fermenten und Nahrung herstellen können. —

Dagegen sehen wir bei vielen Kratzern Fermentdrüsen am Vorderdarm: bei *Murex* eine protease- und eine amylasegebende Drüse, bei *Natica* eine proteasespendende. Von *Sycotypus caniculatus*¹⁾ kennen wir „Speicheldrüsen“ mit Protease, bei *Helix*²⁾ eine Vorderdarmdrüse mit Kohlehydratfermenten. — Als Grund dafür könnte man sich denken, daß das Ferment während des Raspelaktes und beim Heruntergleiten durch den Ösophagus in den Magen den kleinen Nahrungsteilen beigemischt wird; das hat Zweck, denn die kleinen abgeraspelten Stücke lassen sich leicht angreifen und zu einem Brei vermengen, bei den Nahrungsklötzen der Schlinger ist dies unmöglich: Vereinigung chemischer und mechanischer Lösung. So nützen die Kratzer den übermäßig langen Weg aus: die Nahrung kommt als Brei zum eigentlichen Verdauungsort. Man kann also definieren: die Kratzer haben eine Breiverdauung, die Schlinger eine Stückverdauung; darauf kommt viel an.

D. Die Verschiedenheit der Nahrungsaufnahme bedingt die Verschiedenheit des Vorderdarmes — die Unterschiede am Vorderdarm

1) MENDEL, LAFAYETTE, BRADLEY, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 13, 1905, p. 17.

2) Literatur s. bei JORDAN, Vergleichende Physiologie, Vol. 2, 1913, p. 275—279.

verursachen die des Mitteldarmes. Er ist bei Schlingern klein im Verhältnis zu dem großen Kropf, gegen den Vorderdarm, wie eben geschildert, abgeschlossen; er bildet den kleinen Magen, dem als große Ausstülpung die Mitteldarmdrüse ansitzt. Der Magen fehlt bei *Pterotrachea*, das Leitungsrohr geht unmittelbar aus dem Kropf in die Mitteldarmdrüse ohne Erweiterung über. Genau so scheint es bei den Raublungenschnecken zu sein: die beiden Ausstülpungen (Mitteldarmdrüse) münden in einen Mitteldarm mit ganz engem Lumen¹⁾, das Secret der Mitteldarmdrüse „ergießt sich ohne Aufspeicherung im Magen in den Vorderdarm, wo es unmittelbar die Lösung der Fleischnahrung übernimmt“.²⁾ — Mehr Gebrauch vom Magen macht *Pleurobranchaea* (Fig. P—W): hier hat er außer der Leitung noch die Aufgabe, die Nahrung zu feinsten Teilchen zu verdauen, nachdem der Kropf vor allem sie zu größeren Partikeln zertrümmert hat (rein makroskopisch gesprochen). Über die Magenarbeit anderer Opisthobranchier sind wir nicht unterrichtet.

Bei Kratzern dagegen findet die Verdauung vor allem im Magen statt, deswegen ist dieser stattlich ausgebildet.³⁾ Die Nahrung kann hier ebenfalls bei ihrem Eintritt in den Verdauungsort gestaut werden, also vom Magen gegen den Enddarm zu (*Natica*, *Helix*, *Paludina*⁴⁾), oder der Weg ist ganz frei (*Murex*): immer aber leiten deutliche Falten zu den Gängen der Mitteldarmdrüse.

Hierbei gleich einige Worte zu *Helix*: sie ist ihrer Nahrungsaufnahme nach sicher ein Kratzer (S. 392). Sie besitzt auch die bezeichnenden (?) Fermentdrüsen am Vorderdarm. Der Vorderdarm aber ist zu einem Kropf erweitert: diese Tatsache scheint aus dem Rahmen des Typus herauszufallen, aber nur scheinbar. Es ist hier nämlich ein Kropfmagen ausgebildet, d. h. Vorderdarm und Mitteldarm gehen ohne klare Scheidung ineinander über; der Magen hat sich gewissermaßen nach vorn zu kropfförmig ausgedehnt, vermutlich wegen der Pflanzennahrung. Vor allem führt der Vorderdarm scheinbar ohne irgendeine Stau- oder Schließvorrichtung in den Magen hinein!

1) BRONN-SIMROTH, Klassen u. Ordnungen, Vol. 3, Abt. 3, p. 357.

2) *ibid.*, p. 368.

3) Die Muscheln als Partikelfresser haben einen ganz reduzierten Vorderdarm, nur einen Magen. Das wäre ein Schritt weiter.

4) LEYDIG, in: Z. wiss. Zool., Vol. 2, 1850, p. 151.

E. Der Enddarm dient bei allen Formen zum Abführen der Nahrungsreste. Der Magen ist gewöhnlich gegen den Enddarm zu durch ein Stauwehr abgeschlossen, nur bei *Murex* fand ich kein solches; das hängt vielleicht mit der Ausbildung des Enddarmes bei dieser Form überhaupt zusammen. Die Schlinger besitzen einen kurzen geraden Enddarm (ich muß mich hierbei ganz auf die von mir untersuchten 4 Formen beschränken). Er dient allein zum Abführen der Nahrung. — Die Kratzer dagegen nehmen so kleine Stücke auf, daß diese überall verdaut werden können, denn die Teilchen können leicht verteilt werden. Vielleicht hängt damit die Tatsache zusammen, daß bei *Murex* der Magen und der bedeutend erweiterte Enddarm unmittelbar durch Falten verbunden sind, daß sich im ungespülten Enddarm Fermente finden.

F. Wir sahen in der Zusammenstellung S. 390, wie die Schlinger *Pleurobranchaea* und *Pterotrachea* die Nahrung in 5—20 Minuten aufnehmen, wie die Kratzer *Murex* und *Natica* dazu bis 20 Stunden brauchen. Der Grund dafür ist: die Schlinger zertrümmern die Nahrung innerhalb, die Kratzer außerhalb des Körpers; Zerkleinern braucht viel Zeit, Verschlingen wenig.

Damit steht in engem Zusammenhang die sehr verschiedene Zeit der Verdauung. Die Schlinger übergeben die Nahrung ihren Fermenten als schwerverdauliches Stück, die Kratzer als leichtverdaulichen Brei. Und wirklich zeigt uns die unmittelbare Beobachtung des Verdauungsablaufes, daß die Schlinger 20 Stunden, bis 7 Tage brauchen, die Kratzer dagegen nur 3—10 Stunden (S. 460). Die Schlinger übergeben eben eine sehr kleine Nahrungsoberfläche ihren Fermenten, die Kratzer eine sehr große.¹⁾ So gleicht die Verdauungszeit den Vorteil der Nahrungsaufnahme wieder aus.

Sehr interessant ist es, damit die beobachtete Fermentkraft im Reagenzglas zu vergleichen. Es zeigt sich S. 460, daß die Fermente der Schlinger fast ebenso lange im Reagenzglas verdauen wie die Kratzer. Wir können sagen: die absolute Fermentkraft ist schätzungsweise bei allen untersuchten Gastropoden gleich. Wenn nun solche gleiche Fermentkraft einmal auf einen festen Nahrungs-

1) Dasselbe ist bei Wirbeltieren beobachtet: ist die Nahrung nicht gekaut und mit Speichel und Ferment zum Brei vermischt, so ist sie für den Magen schwerverdaulich (SCHÜLE, in: Arch. Verdauungskrankheiten, Vol. 5, 1899; und C. FERMI, in: Arch. Anat. Physiol., Abt. Physiol., 1901, Suppl., p. 1).

klumpen, ein andermal auf einen Nahrungsbrei einwirkt, so muß natürlich der Nahrungsbrei schneller verdaut werden als der Klumpen. Und das zeigt sich. — Ferner ist zu bedenken, daß die Nahrungsteile bei den Kratzern in vielen einzelnen Schüben stundenlang hintereinander dem Magen zueilen: die ersten sind längst verdaut, wenn die letzten eintreffen. Das erleichtert die Verdauung sehr.

Das sind mit den Tatsachen und Gedanken von S. 389 zusammen einige Grundstriche zum Bilde der beiden herausgeschälten Typen. Wir sehen, wie die gleiche Art der Nahrungsaufnahme morphologisch denselben Darmtypus und physiologisch denselben Verdauungstypus in den systematisch verschiedensten Gastropodengruppen bedingt: unter den Pulmonaten, Heteropoden, Opisthobranchiern. Weitere Untersuchungen werden die Grundstriche zu festumrissenen Bildern formen, werden noch tiefere Zusammenhänge zwischen Bau und Arbeit aufdecken —: so entstehen physiologische Typen (S. 360), die bezeichnet werden durch bestimmte Erscheinungen der Form und Arbeit, durch die Gleichheit im Endziel (Umfang) der Handlung: Aneignen der Nahrung — und durch die Ähnlichkeit in der Art (Inhalt) der Handlung: Schlingen — Kratzen.

Jetzt können wir sagen: Gastropoden, die schlingen, müssen bestimmten Bau und Funktion des Darmes haben; aber leider können wir noch nicht genau wissen, in welcher Reihenfolge sich diese drei zusammenhängenden Tatsachen bedingen.

Reiche gedankliche Beziehungen ergeben sich, wenn man Schlinger und Kratzer aus verschiedenen Tierstämmen miteinander vergleicht.

4. Kapitel. Die Histologie der Secretion.

Die Secretion des verdauenden Saftes geht in dem Kreislauf der Ernährung der eigentlichen Verdauung voraus: die Secretion ist die Ursache der Verdauung. Trotzdem erscheint es praktischer, in derjenigen Reihenfolge vorzuschreiten, in der man beobachtet: zuerst also die offensichtliche Wirkung, dann ihre Ursache zu beschreiben.

Haben wir im vorigen Kapitel die Wirkung des Ferments an der Mündung des Saftstromes kennen gelernt, so sehen wir jetzt die Quelle und den Fluß des Ferments.

Bei den in Frage stehenden Gastropoden war mir, außer einer Angabe bei ENRIQUES¹⁾ über die Mitteldarmdrüse der *Pleurobranchaea*, nichts bekannt. Mit den Funden bei anderen Gastropoden vergleiche ich am Schluß (S. 489).

Meine Angaben über den Ort der Secretion habe ich S. 458 vergleichend zusammengestellt.

Ich betone nochmals (vgl. S. 395), daß die Secretion ein Fluß, eine fortlaufende Bewegung ist; wenn wir eine solche beschreiben wollen, müssen wir aus ihr einige willkürlich diskret gemachte Punkte herausgreifen, als besondere Stadien beschreiben und an ihnen den Ablauf des Vorganges darstellen. In natura gehen alle diese Stufen unmerklich ineinander über.

Bisher sind nur Secretionsvorgänge bekannt, die sich innerhalb einer Zelle abspielen. Wir werden auch solche kennen lernen, die außerhalb der Zelle abrollen.

I. Die Vorgänge innerhalb der Zelle.

Zunächst einiges Wesentliche über die Vorgänge, die sich in den Secretionszellen von *Pleurobranchaea* abspielen (Fermentzellen BARFURTH'S, Keulenzellen FRENZEL'S), damit wir ein morphologisches Verständnis für die physiologischen Beobachtungen des vorigen Kapitels gewinnen.

Ich halte auch für die Erforschung der Formvorgänge in den Secretzellen allein die Stufenuntersuchung (S. 396) für zweckmäßig. Nachdem ich schon stufenweis den Ablauf der Verdauung im Magen und der Fermentkraft im Reagenzglase (*Murex* und *Pleurobranchaea*) geprüft hatte, untersuchte ich auf denselben Stufen den Ablauf der Arbeit in den Drüsenzellen. Ich forsche auf diese Weise nach den Arbeitsbeziehungen zwischen der Secretion, der Fermentkraft und der Verdauung.

Von jeder Stufe habe ich 3 Tiere untersucht; das ist nötig, denn man kann nicht genau wissen, ob die Tiere in den 15—20 Tagen Hungern vor dem Fressen auch wirklich ihre vorherige freiwillige Nahrung ganz verdaut haben, und darauf kommt viel an. Ich halte es für wichtig, von jedem Tier die eine Hälfte der Mitteldarmdrüse zu Fermentuntersuchungen, die andere zu histologischen Beobachtungen zu verwenden. Durch Vergleichen der Nummern kann

1) In: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 365.

man so leicht Fermentkraft und histologisches Bild in Beziehung setzen.¹⁾

A. Allgemeiner Bau der Mitteldarmdrüse bei *Pleurobranchaea*.

Die Mitteldarmdrüse besteht — wie Fig. Z zeigt — aus Schläuchen, die sich gegenseitig dicht aneinanderlegen und sich dadurch abflachen. Jeder Schlauch ist von Bindegewebe umgeben (mit kleinen Kernen, die eiförmig bis langgestreckt sind). Dieses bildet die Grundlage für die Drüsenzellen, so daß wir sagen können: das Binde-

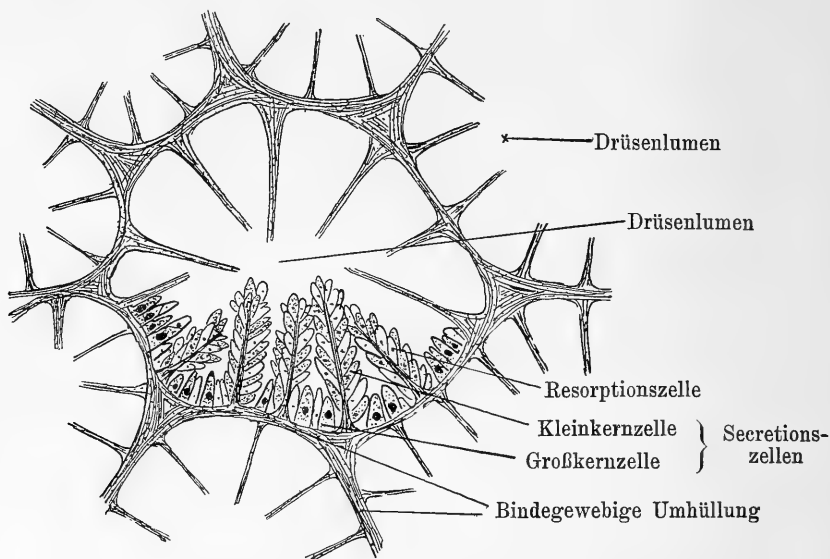


Fig. Z. *Pleurobranchaea meckelii*.

Halbschematisches Übersichtsbild über die Mitteldarmdrüsen-Histologie. Das Bindegewebe bildet Schläuche mit einspringenden Lamellen. 3 Arten Zellen.

gewebe bildet jene Schläuche und sendet zur Oberflächenvergrößerung noch Lamellen in das Innere des Schlauches hinein, die senkrecht zur Wand des Schlauches stehen (in Fig. Z sind größtenteils

1) Bisher sind nur 2 Stufen der Secretion unterschieden und histologisch verglichen worden: Hunger- u. Freßtiere. Auf diese wichtigen Arbeiten von ALTMANN, R. u. M. HEIDENHAIN, BIEDERMANN usw. möchte ich vergleichend erst in einer weiteren Veröffentlichung eingehen, wenn ich noch mehr Tiere auf vielen Verdauungsstufen untersucht habe.

nur diese Bindegewebsstränge gezeichnet: nur die untere Hälfte des mittleren Acinus ist mit Drüsenzellen besetzt dargestellt).

Wir können der Arbeit nach zwei Haupttypen von Zellen unterscheiden: 1. diejenigen, welche Secretkörner in sich tragen, die in den Stufenuntersuchungen bezeichnende Veränderungen erleiden: die Secretzellen (dargestellt in Fig. Z durch Punktierung des Plasmas), — 2. solche, welche verfüttertes Eisen oder Karmin resorbieren: die Resorptionszellen (dargestellt in Fig. Z durch ganz helles Plasma). — Andere Zellarten kommen nicht vor.

Die Secretionszellen können wieder ihrer Form nach in zwei Gruppen eingeteilt werden, ohne daß ich Aussagen über ihre verschiedene Arbeit machen könnte: a) die Kleinkernzellen, b) die Großkernzellen. Beides sind Secretzellen, wie ich unten beweisen werde; sie sind aber sehr verschieden in der Größe ihrer Kerne, in der Lage im Mitteldarmdrüsen Schlauch und in der Periode ihrer Arbeit. Dies zwingt zur Unterscheidung.

Die Kerne der Großkernzellen (Fig. A¹, S. 478) haben bei gleicher Zellgröße den doppelten bis dreifachen Durchmesser wie die Kerne der Kleinkernzellen; sie zeigen kompakte Chromatinmassen und sehr großen Nucleolus. Diese Zellen sitzen nur an der eigentlichen Wand des Schlauches, nicht an den vorspringenden Lamellen. Über die Einschlüsse und die Arbeitsperioden spreche ich später.

Die Kleinkernzellen Fig. B¹—K¹ haben kleinere Zellkerne. Sie sitzen mit den Resorptionszellen in bunter Reihe vor allem an den Lamellen; sie sind bedeutend zahlreicher als die Großkernzellen; an sie werden sich die Hauptuntersuchungen knüpfen.

B. Die Arbeit der Secretzellen.

Da Hungertiere die Erzeugnisse der Secretzellen, die Secretkörner, als Reserven fertig zum Ausstoßen in den Zellen liegen haben, so kann man das Werden dieses Secrets bis zu dem Reserveruhepunkte am Hungertiere selbst nicht feststellen. Um daher wirklich von vorn anzufangen, möchte ich zunächst die Bildung des Secrets in seinen Stufen schildern und erst später untersuchen, wie sich diese Stufen auf den einzelnen Verdauungsstadien verhalten. Ich nehme zwar damit die Ergebnisse voraus und schildere erst später den Weg, auf welchem ich zu ihnen kam, es ist aber praktischer so.

a) Der Auf- und Abbau der Sekretkörner

geht folgendermaßen vor sich. Ich unterscheide zwei verschiedene Vorgänge: 1. die Bildung der Sekretkörner bis zum Reserveruhepunkt, 2. die Lösung der Sekretkörner innerhalb der Zelle.

α) Der Aufbau der Sekretkörner läßt 3 verschiedene Stufen (Stufe a—c) erkennen, die ich in Fig. B¹ zeichne, wo sie zufällig alle in einer einzigen Zelle vorkamen.

Stufe a. Das fädige Plasma umgibt im Innern der Zelle hellere Höfe. In diesen liegen eingebettet unregelmäßig verstreute, feinste Körnchen, bei 780facher Vergrößerung an der Grenze der Sichtbarkeit, von schwachgelber Farbe. Der Hof ist nicht völlig

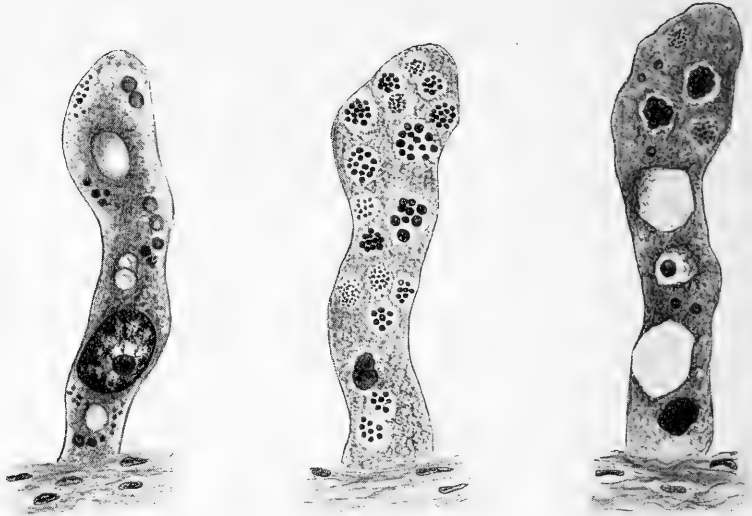
Fig. A¹.Fig. B¹.Fig. C¹.

Fig. A¹. *Pleurobranchaea meckelii*. Großkernzelle auf der 1.—2. Stufe der Auflösung der Sekretkörner. Sublimat, Eosin-Hämatoxylin. Paraffin. ZEISS Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. B¹. *Pleurobranchaea meckelii*. Kleinkernzelle mit allen 3 Bildungsstadien des Secrets. Sublimat, Eosin-Hämatoxylin. Paraffin. ZEISS Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. C¹. *Pleurobranchaea meckelii*. Kleinkernzelle. Alle 3 Auflösungsstadien innerhalb der Zelle. 2 Zellen hintereinanderliegend. Sublimat, Eosin-Hämatoxylin. Paraffin. ZEISS Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

rund, sondern scheint in unregelmäßiger Umrandung die Bildungsstätte jener kleinen Körner zu sein. Eine Membran um den hellen Hof ist nicht sichtbar; es handelt sich vielleicht aus diesem Grunde, und

nach dem ganzen Aussehen zu urteilen, um keine Vacuole. Es ist möglich, daß die Fädchen des Plasmas, die an dieser Stelle fehlen (wodurch der Hof gebildet wird), sich bei der Bildung der Körnchen beteiligen.

Stufe b. Die Zahl der Körnchen hat sich vermehrt; sie sind größer geworden. Sie liegen dicht zusammengedrängt und bilden oft einen deutlichen Klumpen. Ihre Farbe ist noch recht dunkelgelb, ohne das hellere Leuchten wie in späteren Stufen. Jeder einzelne Klumpen ist von solchem helleren Hof umgeben.

Stufe c. Wieder hat sich die Anzahl der Körnchen vermehrt, hat sich der Umfang der einzelnen vergrößert. Man sieht jetzt öfter zwischen den einzelnen Körnern keine Zwischenräume mehr, dann sind sie zusammengeballt wie zu einer Morula; doch ist dies nicht immer so, sie können auch vereinzelt in dem hellen Hof des Plasmakörpers liegen. Die Farbe der Körner erscheint ein wenig heller als bei a und b.

So bezeichne ich die 3 Stufen der Secretbildung mit Buchstaben, mit Zahlen dagegen die Stufen der Auflösung innerhalb der Zelle.

β) Die Auflösung der Secretkörner habe ich innerhalb einer Zelle ebenfalls in einer einzigen Figur dargestellt, in der sie zufällig alle drei vorkamen. Diese Fig. C¹ ist so gewonnen, daß zwei Zellen hintereinander getroffen wurden; von der oberen ist der Kern nicht mit geschnitten worden.

Stufe 1. Die einzelnen Körner liegen in einem morulaähnlichen Verbands oder vereinzelt — das ist gleich. Sie haben eine heller gelbe Farbe; ihr Umfang ist gewachsen, ihre Oberfläche ist ganz fein gekörnelt im Gegensatz zu der starken Körnelung in den Bildungsstadien. Vor allem ist jeder Haufen von einer rundlichen, deutlichen Vacuole umgeben, die sich als Blase zeigt, indem sie ziemlich scharf gegen das umgebende Plasma abgesetzt ist. Es ist schwer zu entscheiden, ob es sich um eine Blase mit eigener Wandung oder nur um einen kugligen Hohlraum im Protoplasma ohne Wandung handelt. Aber es spricht viel für die erste Vermutung, wie wir ja auch aus mannigfachen Erfahrungen wissen, daß apoplasmatische Gebilde von solchen feinsten Häutchen umgeben sind; auch von den Vacuolen der Protozoen ist dies neulich bewiesen worden.¹⁾ Es sind eben Oberflächenveränderungen, wie sie jede Zelle als Abschluß gegen ein anderes Medium hin bildet. — Aus

1) STEPELL, in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Physiol., 1914.

Erfahrungen an anderen Stufen, die ich unten ausführe (S. 495), muß ich auch annehmen, daß auch jedes einzelne Körnchen dieses Stadiums mit einer Membran umgeben ist, so skeptisch ich selbst zunächst gegen diese Vermutung war.

Stufe 2. Wir sehen nun, wie die Körner sich auffallend verändern: ihr Umfang hat sich bedeutend vergrößert, der Durchmesser ist doppelt so groß geworden; die feine Körnelung der einzelnen Körner, die bei der Bildung am stärksten war, auf Stufe 1 bereits fast schwand, ist nun gänzlich verschwunden; wie glatte leuchtende Öltropfen liegen die einzelnen Kugeln beieinander, so daß ich sie jetzt schon als Blasen bezeichnen kann. Ihre Farbe ist auffallend leuchtend gelb, ihre Ränder etwas heller als in der Mitte, was leicht zu erklären ist. Die Vacuole um sie herum zeigt keine Veränderungen. Ich denke mir den Vorgang der Lösung so: die Zelle scheidet eine Flüssigkeit in die Vacuole um die Körner herum aus; wir kennen solche Vorgänge von den Protozoen her. Die Vacuolenflüssigkeit wirkt nun auf die Körner ein. Diese besitzen eine Membran (ich muß hier das Ergebnis der Untersuchungen auf S. 495 schon vorausnehmen). Ich halte es nun für möglich, daß die Vacuolenflüssigkeit durch diese Membran hindurchdringt und so allmählich das Korn auflöst.

Stufe 3. Jedenfalls wird diese Kugel gelöst: bis auf wenige Überreste, die man als Reste der Membranen deuten könnte, ist von den Kugeln bald nichts mehr zu sehen. Es liegt im Plasma ein deutlicher großer Hohlraum, der ursprünglichen Lösungsvacuole entsprechend; er ist scharf abgegrenzt gegen das Plasma. Alle Körner sind in ihm gelöst, als große Blase liegt er, schon bei schwacher Vergrößerung sichtbar, in der Zelle. Die Flüssigkeit selbst wird durch die Nachbehandlung der Paraffinschnitte herausgeholt.

b) Der periodische Ablauf der Secretion.

Man sieht diese Gebilde gelegentlich zu dreien in einer Zelle vereinigt; da würde man sie ohne Kenntnis der Bewegung für ganz verschiedene Gebilde halten, ohne Zusammenhang. Durch die Stufenuntersuchungen erkennen wir den zeitlichen Verlauf jener eben geschilderten Bildung und Umbildung: den periodischen Ablauf der Secretion. Damit kann ich die Richtigkeit meiner Theorie vom Auf- und Abbau beweisen.

Da in den Großkernzellen und den Kleinkernzellen die zeitliche

Arbeitsweise verschieden ist, so muß ich sie beide getrennt beschreiben.

1. In den Kleinkernzellen, die der Zahl nach weit überwiegen, läuft die Arbeit so ab (ich habe diesen Ablauf halbschematisch in Fig. D¹—K¹ dargestellt):

Beim Hungertier. Die Zellen enthalten sehr viel Secretkörner, die sich allermeist auf dem c-Stadium befinden; dies ist also die Form, in der die Secretkörner in Reserve aufgespeichert werden. Man kann gelegentlich, aber selten, die 1. Stufe der Lösung erblicken, indem ein kleiner Hof sich um den Secrethaufen gebildet hat. — Oft liegen 5—7 solcher Secrethaufen in einer Zelle, jeder zeigt auffallend viele Körner: die Morulaform. Auch einzelne Körner kommen vor. Das Plasma erscheint fast homogen.

$\frac{1}{2}$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme sieht man schon bei schwacher Vergrößerung auffallende Unterschiede gegen das Hungertier: das ganze Gewebe scheint siebartig durchlöchert. Bei stärkerer Vergrößerung sah ich: die Stellen, wo früher die Secretkörner in der c-Stufe lagen, sind jetzt meist von größeren Vacuolenblasen (Stufe 3) eingenommen; das gibt das siebartige Aussehen. Sonst erblicken wir in vielen Zellen alle jene Lösungsstadien 1—3 (wie ja auch die Fig. C¹ aus der Stufe „ $\frac{1}{2}$ Stunde“ entnommen ist). Das Plasma ist auch verändert: es zeigt viele sehr kleine, verästelte Körnchen. Also: die Secretkörner sind meist aufgelöst oder in Auflösung begriffen. Aus unten (S. 500) näher angeführten Gründen muß ich annehmen, daß auch eine große Menge im festen Zustande ausgestoßen werden: die Mobilmachung ist erfolgt, der erste Ferment Schub ist heraus.

1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme: ich erblicke jetzt zum erstenmal die Bildungsstufen a—c, vor allem b. In den Bildungshöfen eingeschlossen liegen jene feinsten dunklen Körner. Es will mir scheinen, als sei das Plasma homogener, doch ist dies bei den vielen anderen Einschlüssen schwer zu entscheiden. Also: es werden sofort nach dem Ausstoßen des 1. Ferment Schubes neue Secretkörner gebildet.

2 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: das Bild ist dem des Hungertieres ähnlich; vollendete c-Stufen liegen haufenweise gelb in den Zellen; in einer Zelle konnte ich 8 solche Haufen zählen. Sie sind zumeist in Klumpen zusammengelegt: Morulaform.

Also: die 2. Bildung des neuen Secrets ist vorüber, die Körner liegen zum Ausmarsch oder zur Lösung in den Zellen bereit.

3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: wieder ist es schon bei schwacher Vergrößerung sehr auffallend, wie durchlöchert das Gewebe erscheint. Bei starker Vergrößerung sieht man das Plasma wieder sehr vacuolenreich, die Secretkörner meist geschwunden. Lösungsstadien konnte ich kaum finden. Dafür werden bereits neue Secretkörner gebildet; das a- und b-Stadium ist sehr häufig. Also: der 2. Fermentschub ist hinausbefördert, ein dritter wird soeben gebildet.

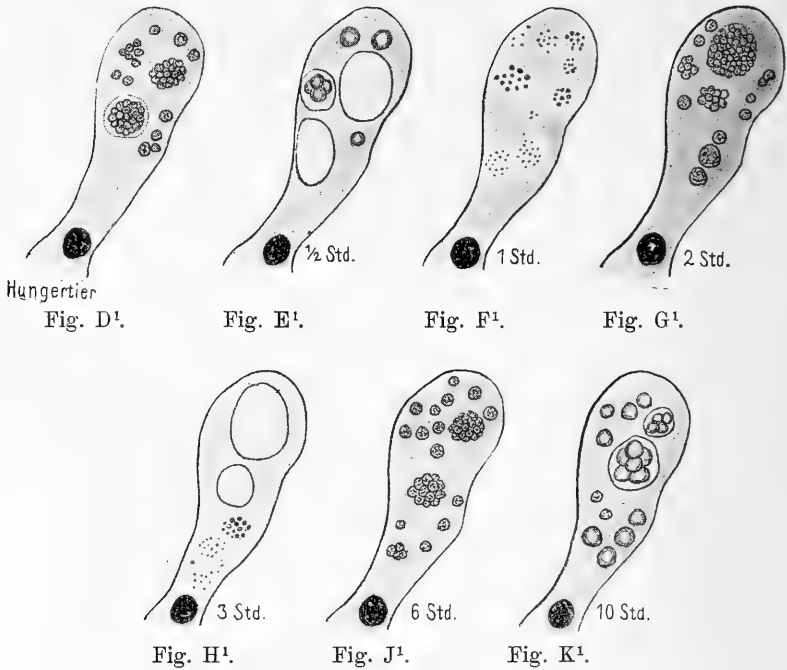


Fig. D¹—K¹. *Pleurobranchaea meckelii*.

6 Halbschemata zur Darstellung des Secretionsablaufes innerhalb der Zelle in der Zeit vom Hungertier bis 10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme.

6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: die Secretkörner haben an Menge zugenommen; es sind alles c-Stufen geworden, die dicht gedrängt, aber meist unregelmäßig zerstreut massenhaft in den Zellen liegen. Es sind fast nichts als c-Stufen zu erkennen, keine Bildungs- und keine Auflösungsstadien. Die Anzahl scheint

gegen die vorige Stufe vermehrt. Also: der 3. Secretdschub liegt zur Lösung bereit.

10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: man sieht einzelne c-Stufen, aber recht selten. Dagegen hat sich das 1. und 2. Stadium der Auflösung bedeutend vermehrt; sie sind sehr zahlreich. Zumeist sind diese deutlich abgerundeten Haufen von einer Vacuole umgeben. Also: nach 10 Stunden ist die Drüse gerade bereit, den 3. Secretdschub hinaus zu befördern.

Um diese regelmäßigen Perioden anschaulicher zu machen, zeichne ich mir eine kleine Kurve (Fig. L¹), wobei ich von rechts nach links die Zeiten nach der Nahrungsaufnahme, von oben nach unten die Stufen abtrage, auf denen ich diese Körner fand. Daraus ergibt sich, daß die Secretkörner

in der Zeit vom Hungern bis 10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme 3mal aus der Zelle entfernt und 2mal neugebildet werden. Ein Verbrauchen und Neubilden wechselt ab. Diese wichtige Tatsache werden wir gleich (S. 487) zur Verdauung in Beziehung setzen. Das Auflösen geht zuerst am schnellsten: in der ersten halben Stunde sind die Reserven mobil gemacht. Sofort treten neue Körner auf; deren Bildung dauert schon etwa $1\frac{1}{4}$ Stunde, die Auflösung wieder $\frac{1}{2}$ Stunde. Die 2. Neubildung verlangsamt sich wieder: sie braucht etwa 2 Stunden; die 3. Verarbeitung dauert, scheint's, ca. 4 Stunden (wenn sich nicht inzwischen noch andere Secretionen einschieben).

Ich beobachtete dabei noch eine Reihe anderer Erscheinungen in den Drüsenzellen, von denen ich aber noch keine genetische Kette aufstellen kann und deren Bedeutung mir noch unklar ist. Deswegen möchte ich mich noch nicht darüber auslassen (rote und blaue Plasmamassen bei Färbung mit Hämatoxylin und Eosin, Verhältnis des Kernes zur Secretion, Verhältnis der mit Hämatoxylin färbbaren Plasmateile zur Secretion usw.).

Aus diesen Stufenuntersuchungen habe ich also die Theorie über den Werdezusammenhang aller jener Körnchen, Körner, Ballen,

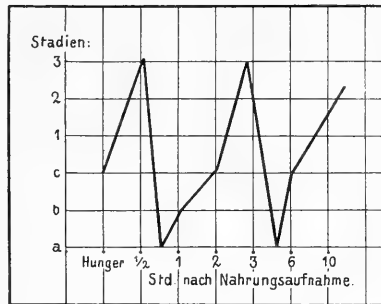


Fig. L¹. *Pleurobranchaea meckelii*.

Kurve zur Darstellung der Perioden im Secretionsablauf innerhalb der Zelle. Darstellung der Schemata D¹—K¹.

Blasen, Vacuolen usw. gewonnen; sind meine Beobachtungen auf den verschiedenen Stufen überhaupt einzeln richtig, dann muß auch die Theorie über den Zusammenhang dieser einzelnen Bilder richtig sein, denn wir ordnen ja die Veränderungen wirklich zeitlich hintereinander, nicht nur gedanklich. Das scheint mir der Wert der Stufenuntersuchungen an sich zu sein, im Gegensatz zu den rein hypothetischen Erörterungen über den Zusammenhang der Bildungen innerhalb einer einzigen Zelle auf beliebiger Verdauungsstufe, wo die Veränderungen nur gedanklich zeitlich hintereinander geordnet werden.

2. Noch einige Beobachtungen über die Arbeit der Großkernzellen (Fig. A¹):

Beim Hungertier ist der Kern dicht umlagert von Körnern auf der c-Stufe. Sie ähneln sehr den Körnern der Kleinkernzelle, sind nur etwas größer; sie haben dieselbe dunkelbraungelbe Farbe und sind ebenso fein gekörnelt. Andere Stufen sind nicht erkennbar (nur noch auffallende, mit Hämatoxylin stark färbbare Kugeln, die ich zunächst noch nicht genetisch deuten kann).

$\frac{1}{2}$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme kann ich eine Veränderung an den Sekretkörnern noch nicht wahrnehmen; nur vereinzelte scheinen in die 1. Stufe der Auflösung vorgerückt zu sein; sonst ist alles wie beim Hungertier.

1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme sind die Körner alle in hellgelbleuchtende Blasen der Stufe 2 aufgelöst; die Blasen sind größer als die der Kleinkernzellen, sie liegen vor und hinter dem Kern. Auf dieser Stufe ist Fig. A¹ aufgenommen.

2 Stunden nach der Nahrungsaufnahme sind die Auflösungsstadien verschwunden; ja, zumeist scheint von den Zellen nur ein Rest mit dem Kern übrig zu sein: es macht regelmäßig den Eindruck, als hätten sich hier Teile der Zelle losgeschnürt. Die Zellreste sind mit stark gefärbten Massen (Hämatoxylin) so erfüllt, daß irgendwelche feinen Körner nicht erkennbar sind. Ich möchte die Vermutung aussprechen, daß diese gefärbten Ballen vielleicht erste Bildungsstadien sind, wohl offenbar mit der Secretbildung in Zusammenhang stehen.

3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: sehr deutlich sind jetzt die c-Stufen zu erkennen. Mir scheinen die Zellen an Länge gewachsen. Basalwärts sehe ich keine Secrete, nur 3—7 einzelne

große Sekretkörner in einer Zelle distalwärts. Morulaformen kommen nicht vor.

6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: zumeist ist der Zellkern dicht umlagert von c-Stadien, selten sind diese bereits in jene hellleuchtenden 1. und 2. Stufen der Auflösung verwandelt.

10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: die c-Stadien sind sämtlich verändert zu leuchtenden Blasen; oft sind diese bereits gelöst.

Wir sehen also, daß die Arbeit der Kleinkern- und der Großkernzellen die gleiche ist: es sind Secretzellen, die (rein äußerlich betrachtet!) dasselbe abscheiden; vielleicht ist das Secret doch verschieden, das wird man schwer entscheiden können. — Der Unterschied zwischen ihnen ruht in der Größe von Plasma und Kern und vor allem in ihren Arbeitsperioden: die Großkernzellen beginnen erst 1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme zu secernieren und hinken so stets hinter den Kleinkernzellen her.

c) Sind die Zellen Fermentzellen?

Die in Frage stehenden Zellen sind sicher äußere Secretzellen, denn sie sondern einen erkennbaren Stoff in ein Lumen ab. Sind es aber Fermentzellen? Dafür erbringe ich jetzt den Beweis.

Mit chemischen Reagentien ist der Beweis nicht zu führen, wie frühere Autoren es gern wollten; höchstens kann man sagen, daß Zellgebilde mit gleicher Reaktion wie sicher bewiesene Fermentgebilde wahrscheinlich auch Fermentträger sind. Diese Voraussetzung muß aber erst bewiesen werden.

Im Anschluß an BIEDERMANN u. MORITZ¹⁾ prüfte ich die Zellkörner des Hungertieres mit 3^o/₁₀ KOH: sie lösten sich auf, wie B. es für die Sekretkörner von *Helix* beschreibt; sie zerfließen rasch innerhalb der umgebenden Vacuole, deren Wand zerstört wird, gehen also in die Auflösungsstadien 1 und 2 über, indem sie immer heller werden und einen 2. Konturring bekommen; ihr Umfang nimmt zu; viele lösen sich schon nach 1—2 Minuten durch Platzen auf. Auch dadurch ist die obige genetische Theorie noch wahrscheinlich gemacht. Von Säuren wurden die c-Stadien nicht angegriffen (wie bei BIEDERMANN). Diese beiden Proben machen es wahrscheinlich,

1) In: Arch. ges. Physiol., Vol. 75, 1899, p. 13.

daß es sich um ähnliche Gebilde handelt, wie sie BIEDERMANN als Fermentkugeln beschrieb.¹⁾

Den Beweis jedoch führen allein die Stufenuntersuchungen. Schon BIEDERMANN arbeitet mit Ansätzen zu solchen, indem er 2 Stufen: Hungertiere und Tiere viele Tage nach dem Fressen untersuchte; er drückt die Notwendigkeit einer Stufenuntersuchung vortrefflich folgendermaßen aus: „der Wechsel im Aussehen der Drüsenzelle, verursacht durch eine mit der Secretion Hand in Hand gehende quantitative Änderung eines sichtbaren und auffallenden Secretbestandteiles ist bisher das einzige sichere Kriterium für die Beurteilung und Deutung derartig geformter Inhaltmassen!“²⁾ Man muß praktisch nur noch einige Schritte weiter gehen. —

Sehen wir uns jene oben geschilderte Zellarbeit an, wie sie Fig. D¹—K¹ uns andeutet, so sehen wir: die Arbeit der Zelle setzt ein, sobald Nahrung aufgenommen wurde! Man kann noch so viele Hungertiere schneiden, man wird in 90% der Zellen solche Einschlüsse, wie Fig. D¹ (S. 482) sie angibt, sehen. Also muß die Zellarbeit in Zusammenhang mit der Verdauung stehen.

Das macht schon eine Fermentabsonderung wahrscheinlich, denn was soll noch außer Schleim groß abgeschieden werden? Den Hauptbeweis jedoch, daß das proteolytische Ferment an die Secretkörner gebunden ist, bietet uns folgender Vergleich:

d) Vergleich zwischen dem Secretionsablauf in der Zelle und dem Verdauungsverlauf.

Ich bitte, einerseits Fig. D¹—K¹ (S. 482) und L¹ (S. 483) und andererseits Fig. X (S. 453) und P—W (S. 446) zu vergleichen. Da zeigt sich:

Die beiden Kurven (Fig. X und L¹) sind aus denselben Mitteldarmdrüsen gewonnen: die chemische Kraft der Mitteldarmdrüse und der morphologische Ablauf in den Kleinkernzellen stimmen wesentlich überein. Die Fermentkurve vom Hungertier bis „1 Stunde“ zeigt die erste Absonderung; genau dasselbe zeigt die Morphologie: allmähliche Lösung der c-Stufen bis $\frac{3}{4}$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme. — Dann zeigt die Fermentkurve von „1 Stunde“ bis

1) Es ist möglich, daß weitere Untersuchungen hier Nucleoproteide beobachten, was in Hinblick auf Befunde der Pancreasfermente sehr interessant wäre.

2) In: WINTERSTEIN, Handb. d. vergl. Physiologie, Vol. 2, p. 944.

„3 Stunden“ eine Zunahme der Fermentkraft, die wir bereits früher als eine Neubildung bezeichneten; dasselbe zeigt die Morphologie: von „1 Stunde“ bis kurz vor „3 Stunden“ werden die Zellkörner durch alle Stadien neu gebildet. — Dann zeigt die Fermentkurve von „3 Stunden“ bis „6 Stunden“ einen neuen Fall der Kräfte; wir sehen an der morphologischen Kurve deutlich das Neubilden in der Zelle vom a- bis c-Stadium. — Nun schnellt die Fermentkurve wieder empor: die Fermentkraft steigt, gleichzeitig sehen wir die allmähliche Lösung der c-Stufen in der morphologischen Kurve.

Dasselbe ergibt sich natürlich, wenn wir statt Fig. L¹ die Fig. D¹—K¹ zum Vergleich heranziehen.

Ferner können wir die beiden genetischen Übersichten Fig. P—W (S. 446) und Fig. D¹—K¹ vergleichen. Zunächst wird sofort nach einer halben Stunde das Secret herausgeschoben, beide Schemata zeigen es. Nach 3 Stunden sind (Fig. T) die ersten kräftigen Verdauungswirkungen sichtbar; andererseits erkennen wir in Fig. H¹, daß eben der 2. Fermentschub hinausbefördert wurde. Nach 10 Stunden ist die Verdauungskraft am höchsten; der 3. Fermentschub ist hinausgeschoben.

Daraus ergibt sich:

1. Die Fermentkraft korrespondiert mit der Auflösung der „Körner“ (c-Stufe): die Stufe 3 entspricht der höchsten Fermentkraft.

2. Also ist das Ferment an diese „Körner“ gebunden, die wir füglich Fermentkörner¹) nennen dürfen.

So bestätigen sich klar jene früher aufgestellten Thesen vom Schwanken der Fermentkraft (S. 461); so wird hier der exakte Beweis geführt, daß das Ferment in der Zeit vom Hungertier (oder der Zeit der Nahrungsaufnahme) bis 10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme in 3 Schüben abgesondert wird. Was wir aus der Chemie des Verdauungssaftes gesehen haben (*Murex*, *Pleurobranchaea*, Hund, Mensch, S. 451), wird hier morphologisch bewiesen: die Drüsen arbeiten wie intermittierende Quellen; die herausgeworfenen Fermentreserven des Hungertieres reichen nicht aus, um allein zu

1) Damit fällt also endgültig die von CUÉNOT (in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 115, p. 256—258) verteidigte Ansicht, daß die „Leber eine reine Verdauungsdrüse ohne sekretorische Funktion sein soll“, eine Annahme, die schon von BARFURTH und BIEDERMANN angegriffen wurde, sich in neueren Lehrbüchern aber noch immer findet.

verdauen, es werden neue Fermentkräfte in den Zellfabriken hergestellt, die aufs neue hinausgetan die Kräfte draußen steigern; auch diese reichen noch nicht aus; ein 3. Fermentschub wird gebildet und entleert; das ist der Höhepunkt der Verdauung. Wir wissen, daß jede Zelle auf- und abbauende Kräfte in sich bergen muß; deutlich wird dies z. B. an den Leberzellen der Säugetiere: wir wissen, daß Aufbau und Abbau des Glykogens Arbeiten derselben Leberzellen sind.

Wir rücken mit diesen neuen Erfahrungen dem allgemeinen Verständnis der Drüsentätigkeit ein Stück näher. Es freut mich weniger, hier einige neue Tatsachen zu bringen und zu beweisen. Vielmehr liegt mir daran, durch diese Methodik die Morphologie chemisch und die Chemie morphologisch zu kontrollieren und zu ergänzen; so bekommen wir eine ahnende Vorstellung vom Wandern der Kräfte, indem wir ihrem sichtbaren Bildungs- und Arbeitswege nachschreiten und ihre Wirkung beobachten.

C. Die große Vorderdarmdrüse der *Natica*.

Kurz möchte ich einige Beobachtungen über die Veränderungen mitteilen, die sich in den Drüsenzellen der großen Vorderdarmdrüse bei *Natica* sehen lassen, wenn man Hunger- und Freßtiere vergleicht (gute Stufenuntersuchungen kann man leider nicht machen; vgl. S. 412).

Die Zellen der Querwände nannte ich Secretzellen (Fig. M¹—N¹). Sie sitzen den Querbalken des Bindegewebes auf; es sind längliche Zellen mit eiförmigen Kernen. — In einem Ruhestadium (Fig. M¹), d. h. bei einem Tier, das 6—10 Tage lang gehungert hatte, zeigen die Zellen ein feinkörniges Plasma, in der Mitte der Zelle eine eiförmige, etwas längliche „Vacuole“ (aber eine Abgrenzung, das eigentlich Bezeichnende für eine Vacuole, ist nicht zu sehen). Diese helle Stelle im Plasma ist erfüllt mit vielen traubenartig aneinanderliegenden Körnern von dunkelgelber Farbe. — Freßtiere dagegen (Fig. N¹, ca. 6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme) haben ein grobgekörntes Protoplasma, in der Mitte der Zelle mehrere längliche, helle Stellen (aber auch scheinbar ohne Membran), die allermeist ohne Secretkörner sind oder nur mit 1—3 Körnerballen erfüllt. Es erhellt, daß auch hier die Secretkörner in der Ruhe in den hellen Stellen des Plasma gebildet werden, bei der Nahrungsaufnahme jedenfalls verschwinden.

Beim Durchblick mehrerer geschnittener Drüsen von Freßtieren kann man verschiedene Bildungsstufen des Secrets deuten: zuerst feine dunkle Körner, die größer werden, deren Farbe heller wird; dann liegen sie zu Traubenklumpen zusammen und füllen bald in Mehrzahl die „Vacuole“ aus. Aber nur Stufenuntersuchungen könnten dies genau feststellen.

Stark eosinophile Körnchen und Schuppen finden sich viel im Plasma des Freßtieres (ca. 6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme). Beim Hungertier dagegen konnte ich nur eine feinste Körnelung (wie sie fast jedes Plasma zeigt) wahrnehmen. Ich halte es für möglich, daß sich diese eosinophilen Körner an der Bildung des Secrets beteiligen, um nach dieser Tätigkeit zu verschwinden. Jedenfalls sind sie nach fertigem Secret beim Hungertier nur noch wenig

Fig. M¹.Fig. N¹.

Fig. M¹. *Natica hebraea*. Große Vorderdarmdrüse, Sekretzellen. Hungertier. Sublimat-Eosin-Hämatoxylin. Paraffin. ZEISS Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

Fig. N¹. *Natica hebraea*. Große Vorderdarmdrüse, Sekretzellen. Freßtier. Sublimat-Eosin-Hämatoxylin. Paraffin. ZEISS Imm. $\frac{1}{12}$, Ok. 3.

zu erkennen. Es kann aber auch sein, daß es sich um irgendwelche Reserven handelt, die beim Hungertier verbraucht werden, was im Grunde dasselbe wäre (ähnlich wie bei *Helix* das Glykogen).

D. Frühere Secretionsbefunde bei Gastropoden.

Ähnliche Bildungs- und Lösungstheorien sind bereits für Gastropoden ausgesprochen worden, ohne daß man die Arbeit der Zelle

unmittelbar verfolgt oder die Beziehungen zwischen Verdauung und Secretion beobachtet hätte.

Vor allem an *Helix* ist viel gearbeitet worden: ich verweise hier auf die neueren Zusammenstellungen in WINTERSTEIN'S Handbuch, Vol. 2, 1¹⁾ (BIEDERMANN) und JORDAN'S Vergleichender Physiologie.²⁾ Darin ist die Literatur eingehend angeführt. Hier die wesentlichen Ergebnisse:

Es sind von BIEDERMANN u. MORITZ³⁾ vor allem Secretkörner mit Vacuolen (unser Stadium 1) gefunden worden. Durch Vergleich zwischen Hungertieren und Tieren 2—8 Tage nach der Nahrungsaufnahme wurde eine Abnahme der Secretkörner und Auftreten der „Secretblasen“ (unser Stadium 2—3) festgestellt; ein periodischer Ablauf ist nicht beobachtet. Auch BIEDERMANN ist der Ansicht, daß die Zellkörner (Stadium c) „während des Lebens innerhalb des sie umschließenden Bläschens in Lösung gehen“. So hat es BIEDERMANN sehr wahrscheinlich gemacht, daß jene Zellkörner Fermentträger sind, aber bewiesen würde es für *Helix* erst durch Vergleich des chemischen und morphologischen Bildes.

Über die Bildung der Zellbestandteile haben BIEDERMANN u. BARFURTH⁴⁾ Vermutungen geäußert. Nach dem Nachuntersucher BIEDERMANN wäre BARFURTH'S Theorie unrichtig. BIEDERMANN stellt eine neue auf⁵⁾: ein Secretkorn entsteht als ein gelber, sehr kleiner Tropfen, wie ein Pünktchen in einer Wabe; er färbt sich dunkler und wächst. Viele verschmelzen dann miteinander nach Auflösung der Wabenwände zu traubigen Massen. Über das Verhältnis vom Traubenklumpen zur Vacuole spricht BIEDERMANN sich nicht näher aus. Mit geringen Abweichungen (erste Bildung in feinsten Körnchen ohne Vacuole, unmittelbar im Plasma, nur in hellerem gemeinsamen Hof) stimmen diese Ansichten mit meinen Funden bei *Pleurobranchaea* überein.

Wir müssen alle beschriebenen Körner, Ballen, Tropfen, Kugeln usw. in einen genetischen Zusammenhang bringen. Sonst ist jede Diskussion zwecklos. So kann ich mich auch mit der Arbeit FRENZEL'S⁶⁾ nicht auseinandersetzen, weil jeder gemeinsame Boden

1) p. 941—948, Jena 1911.

2) Jena 1913, p. 306—310.

3) In: Arch. ges. Physiol., Vol. 75, 1899.

4) In: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 22, 1883, p. 473.

5) Handb. d. vergl. Physiologie, Vol. 2, 1, p. 947.

6) In: Nova Acta Leop.-Carol. Akad., Vol. 48, 1886, No. 2. Die

fehlt. Schon besser ist es bei ENRIQUES¹⁾: „Alle Leberzellen bei *Pleurobranchaea* sind secernierend, ohne auszuschließen, daß sie zu gleicher Zeit auch andere Arbeiten verrichten können . . . und vielleicht auch resorbieren“. Das ist mir unwahrscheinlich; seine Zellen ohne Einschlüsse (seine figg. 162 u. 164) sind wohl Resorptionszellen, wie ich im Kapitel Resorption durch Eisen- und Karminfütterung nachweisen werde; man kann dann sehen, wie die einen kornfreien Zellen die Stoffe aufnehmen, die anderen kornhaltigen nicht; nur Experimente können entscheiden, ob die Verhältnisse hier ebenso liegen wie bei Insecten oder nicht. — ENRIQUES sieht große Unterschiede in der Form der Einschlüsse. Stufenuntersuchungen wurden nicht gemacht, die Tiere wurden „getötet, nachdem sie aus dem Meere kamen“. — Er unterscheidet „2 Extreme“ von Zellen, die nach meiner Auffassung Secretions- und Resorptionszellen darstellen. — In den körnerführenden Zellen unterscheidet er hellglänzende Körner und kleine Tropfen (merkwürdigerweise gibt er von letzteren keine Zeichnung); das wären wohl meine Stadien c und 2. — Als Bildungshypothese wird angeführt, „daß die Zellen ohne zerstreutes Pigment (wohl Resorptionszellen?) ein weniger vorge-rücktes Stadium seien als die diffuspigmentierten Zellen“. — Er beschreibt außerdem Cilienzellen, Zellen mit gelbem und rosa Pigment, ohne etwas über ihre Arbeit aussagen zu können; ich möchte vermuten, daß es sich vielfach um phagocytierte Körper handelt: so etwas kann nur die unmittelbare Beobachtung der periodischen Zellarbeit erschließen.

Zu etwas klareren Ergebnissen kommt er bei *Aplysia*: Er untersuchte hier Hunger- und Freßtiere und schließt, daß die Secretmassen vom Protoplasma gebildet werden, daß sie entstehen aus feinsten Kügelchen, die sich dann zu einer einzigen Secretmasse vereinigen. Bei der Verdauung werden sie wieder von neuem aufgelöst und zerfallen in einzelne Tropfen. Mit diesem Ergebnisse stimme ich gern überein.

Ferner hat LEYDIG bei *Paludina* folgendes beschrieben²⁾: „Die zarten, farblosen Bläschen, die den Zellinhalt darstellen, färben sich gelb und verlieren mit zunehmender Intensität der Farbe ihr

Bildung wird umgekehrt angenommen: zuerst ist die Flüssigkeit in der Zelle ölartig klar, dann wird sie trübe, oder ganz fein staubartig, es bildet sich ein Klumpen, meist dunkel. Ohne Beweis.

1) In: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 365—373.

2) In: Z. wiss. Zool., Vol. 2, 1850, p. 168.

bläschenartiges Aussehen, indem sie zu gelb gefärbten Körnchen zusammenschrumpfen. In solcher Farbe und Gestalt ballen sie sich innerhalb der Zelle zu einem rundlichen Klumpen zusammen, der später durch Schwinden der ursprünglichen Zellmembran frei wird und als solcher einen Teil des fertigen Sekretes darstellt.“ Hier ist also (wie bei FRENZEL) der Bildungsvorgang gerade umgekehrt angenommen, als BIEDERMANN und ich ihn beschreiben. Ich glaube, den Beweis für die Richtigkeit der BIEDERMANN'schen und die Falschheit der Auffassung von LEYDIG und FRENZEL oben erbracht zu haben (wenn ich von *Pleurobranchaea* auf *Paludina* schließen darf).

So finde ich in den meisten der bisherigen Untersuchungen Tatsachen, die mit meinen Funden im wesentlichen übereinstimmen; ich halte es für sehr möglich, daß die Secretionsvorgänge bei allen Gastropoden gleich sind. So können weitere Forschungen hier einen festumrissenen Secretionsvorgang zeichnen und auf diese Weise den allgemeinen Zellarbeitsproblemen näher kommen. Dazu eignen sich Gastropoden besonders.

II. Die Vorgänge außerhalb der Zelle.

Es ist bisher angenommen worden, daß die bereits bei *Helix*, *Aplysia*, *Pleurobranchaea* usw. beobachteten Sekretkörner (Stad. c) in der Zelle sich lösen und daß diese Lösung als fermentführender Saft in die Verdauungshöhle abgesondert wird; als Beweis dafür bringt BIEDERMANN ¹⁾ die Beobachtung bei *Helix*, daß „die braunen Einschlüsse . . . als solche niemals in das Sekret übergehen und daher weder im Magensaft, noch auch in den Exkrementen gefunden wurden“.

Und dann hat ENRIQUES ²⁾ folgende bedeutungsvolle und wichtige Tatsache bei *Pleurobranchaea* berichtet: „Bei mikroskopischer Beobachtung zeigt sich das Secret der Leber im allgemeinen wäßrig, ohne suspendierte feste Körper. Doch einige Male — und das ist auch sichtbar in Paraffinpräparaten — sind dort ungewisse pigmentierte Tropfen; sie sind gleich den Tropfen, die sich in den Leberzellen finden, von denen sie also offensichtlich abstammen, bestimmt sich aufzulösen.“ Später heißt es von den „pigmentlosen Zellen“ (nach meiner Ansicht

1) In: WINTERSTEIN, Handb. d. vergl. Physiologie, Vol. 2, 1, p. 947.

2) In: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 368.

zumeist Resorptionszellen, S. 491): „sie haben die Tropfen verloren, nicht durch Auflösen, sondern durch Ausstoßen in den Verdauungskanal; dort findet man sie einigemale“. Das ist alles, was ENRIQUES schreibt.

Diese wichtigen und sonderbaren Bemerkungen sind weder von ENRIQUES in den langen französischen Auszug seiner Arbeit¹⁾ aufgenommen worden, noch hat er sie verfolgt oder betont. Ja, er scheint gar kein Gewicht auf sie zu legen, denn er erwähnt sie nur so als Nebensache. So sind sie auch nicht in die neuesten Zusammenstellungen von JORDAN und WINTERSTEIN-BIEDERMANN übergegangen, so daß ich sie selbst erst vor einigen Wochen fand.

Diese wenigen und versteckten Beobachtungen sagen uns etwas grundsätzlich Neues über die Art der Secretion (was offenbar ENRIQUES nicht beachtet hat): das Secret wird fest ausgestoßen!

Wir werden gleich sehen, daß ENRIQUES zum Teil recht hat. Ohne Kenntnis seiner versteckten Angaben fand ich folgendes:

Die Hauptuntersuchungen über die mikroskopische Zusammensetzung des Verdauungssaftes habe ich an *Pleurobranchaea* gemacht. Auf verschiedenen Verdauungsstufen sehen wir im Saft recht verschiedenartige Körner, Kugeln, Blasen, Tropfen usw., die nur das eine gemeinsam haben, daß sie alle mehr oder weniger im durchfallenden Lichte leuchten und eine gelblich-bräunliche Farbe besitzen.

Wie im vorigen Abschnitt beim Ablauf innerhalb der Zelle beschreibe ich auch hier zunächst nur den genetischen Zusammenhang dieser Gebilde außerhalb der Zelle, dann bringe ich den Beweis für ihn durch Beobachtungen eines periodischen Auftretens in Stufenuntersuchungen, dann gebe ich den Beweis ihrer Herkunft und Arbeit.

A. Der genetische Zusammenhang.

Wir unterscheiden beim Betrachten vieler Verdauungssäfte drei Arten von Gebilden. Mit Geduld kann man sehen, wie sie langsam ineinander übergehen. Im Gegensatz zu den Bildungsstadien a—c und den Lösungsstufen 1—3 nenne ich diese Stadien α — γ (Fig. O¹—S¹).

Stufe α . Im Kropfsaft schwimmen morulaartige Traubenhäufen von Kugeln herum (Fig. O¹); sie sind zu 5—20 Stück zusammengelagert und

1) In: Arch. ital. Biol., Vol. 37, 1902, p. 19.

sind meist durch eine ganz feine Membran umhüllt. Diese ist oft nicht genau zu sehen; nur an den Stellen, wo die Kugeln weniger dicht liegen, sieht man eine Linie das Ganze umhüllen. Der Traubenhaufen ist nicht vollkommen kugelförmig; es sind viele Kugeln im festen Aggregatzustand aneinander gelagert, die den Haufen meist etwas länglich oder mit stumpfen Ecken erscheinen lassen.

Die kleinen eingelagerten Kugeln sind das Wichtigste: ich bezeichne sie als das Stadium α . Sie sehen dunkelgelb aus, etwas bräunlich, zeigen auffallend dunkle Punktierung und Körnelung,

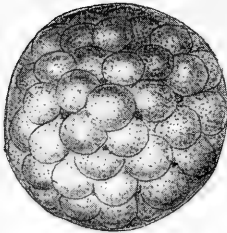
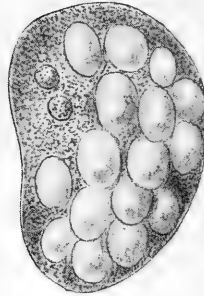
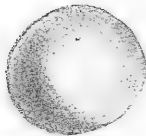
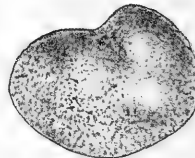
Fig. O¹.Fig. P¹.Fig. Q¹.Fig. R¹.Fig. S¹.

Fig. O¹—S¹. *Pleurobranchaea meckelii*. Secret im Kropf- und Magensaft. Fig. O¹. α -Stadium: Körner im Verbande. Fig. P¹. β -Stadium: Blasen im Verbande. Fig. Q¹. β -Stadium: Blasen fast außer dem Verbande, die meisten sind zerfallen. Fig. R¹. γ -Stadium: freischwimmende Blase. Fig. S¹. Zerfallene α -Stadien im Hungersaft. Nach frischen Präparaten. Sehr stark vergrößert.

etwas unregelmäßige Oberfläche. Ihre Gestalt ist kugelhähnlich, aber unregelmäßig. Sie machen den Eindruck, als bestünden sie aus zwei Substanzen, einer gelben, helleren und einer braungelben dunkleren, als bilde die erste die Grundlage und die zweite sei der ersten ein- und angelagert.

Stufe β . Es ist nun interessant, auch Hüllen zu finden, in denen nicht nur die kleinen dunklen Kugeln (Stufe α) eingeschlossen sind, sondern auch größere, hellere Gebilde (Fig. P¹). Wir können in einiger Zeit wahrnehmen, wie sich das Stadium α verändert: die dunklen

Körner werden heller, die ganze Kugel rundet sich ab, wird von den Rändern aus heller gelb, allmählich dringt die Helligkeit bis in das Innere der Kugel vor. Sie vergrößert ihr Volumen beträchtlich, ihr Durchmesser wächst um das Doppelte bis mehr; ihre Farbe wird immer heller gelb, bis zuletzt von einem Körnchen auf der Kugel nichts mehr zu sehen ist. Das Ganze ist nun eine leuchtende Blase: das Stadium β .

Es entsteht offenbar durch allmähliche Auflösung: es dringt Wasser in jene Kugel ein; die Kugel vergrößert ihr Volumen dabei und löst sich auf. Das läßt auf einen osmotischen Vorgang schließen; mir wird diese Vermutung wahrscheinlich, wenn ich die Ergebnisse an Kalkkugeln ansehe, die ich bald im Kapitel „Kalkreserven“ veröffentlichen werde; hierbei sah ich täuschend ähnliche Lösungsvorgänge und konnte Osmose nachweisen. Handelt es sich aber um eine osmotische Lösung, dann müssen wir eine Membran um jede Kugel annehmen; eine solche habe ich aber nicht sehen können, auch nicht nach Färbung mit Hämatoxylin oder Karmin. Es scheint aber nach vielen Erfahrungen oft vorzukommen, daß apoplasmatische Gebilde von einer nicht different färbbaren Membran umgeben sind (S. 479). Auch BIEDERMANN hat einen osmotischen Vorgang wenigstens für die Vergrößerung der alles umgebenden Hülle innerhalb der Zelle angenommen; dies habe ich nicht experimentell geprüft. Sicher ist jedenfalls: die Kugeln lösen sich nicht einfach innerhalb der sie alle umschließenden Hülle, sondern sie behalten beim Heller- und Flüssigwerden ihre kugelige Eigengestalt bei; ihre Ränder werden nicht zackig wie andere Körper bei der Lösung, sondern sie runden sich im Gegenteil immer mehr und mehr ab, so daß nach einiger Zeit eine Menge helleuchtender Kugeln (Stadium β) in der alten gemeinsamen Hülle liegt; dies alles läßt eigentlich nur die Erklärung einer osmotischen Auflösung innerhalb einer Membran zu. — Die gemeinsame Hülle dehnt sich mit, um nach einiger Zeit zu platzen.

Stufe γ . Wir sehen ferner, wie sich das β -Stadium weiter entwickelt. Sind 2—8 solcher Kugeln zu Blasen geworden, so sind eine ganze Reihe anderer Kugeln noch nicht soweit; sie sind noch immer auf dem α -Stadium. Durch das eindringende Wasser wird ein kleiner Teil innerhalb der gemeinsamen Hülle feinkörnig, als ob hier etwas gerinne (das beobachtete auch BIEDERMANN nach Zusatz von destilliertem Wasser innerhalb der Zelle). — Bald wird der Umriß der alles umgebenden Hülle unregelmäßiger; jetzt scheint die Hülle zu reißen, die Stufen β treten aus dem Verbande heraus,

es bleiben nur noch Stadien α , feine Körner und Reste der Membran übrig. Jetzt haben wir also freischwimmende Blasen vor uns: das Stadium γ (Fig. R¹). Sie haben eine schönleuchtende, hellgelbe Farbe; je weiter sie in der Entwicklung vorschreiten, desto heller werden sie. Ihr Volumen wächst nun rasch, ich habe Blasen gesehen, die einen 4—6mal so großen Durchmesser hatten wie der Durchmesser der Körner auf Stufe α . Diese Blasen platzen dann und ergießen ihren Inhalt in den Kropfsaft; das habe ich mehrere Male beobachten können. —

Um es nochmals kurz zusammenzufassen:

Stufe α . Dunkelbraungelbe, feste Kugeln, im Verbande.

Stufe β . Hellere Blasen mit flüssigem Inhalt, im Verbande.

Stufe γ . Noch hellere Blasen mit großem Durchmesser, freischwimmend.

B. Das periodische Auftreten.

Dieser genetische Zusammenhang läßt sich aus Bildern eines einzigen Verdauungssaftes nicht gewinnen; vielmehr waren eine Reihe von Stufenuntersuchungen notwendig, um diesen Zusammenhang all jener Gebilde herauszubekommen (Tabelle 8, S. 498).

Beim Hungertier sehen wir besondere, eben nicht beschriebene Erscheinungen (Fig. S¹): es finden sich in den schleimigen Saftresten des Magens nur wenige Kugeln (Stufe α); die meisten von ihnen zeigen merkwürdige Veränderungen; sie sind größtenteils in feine Körnchen zerfallen, statt sich zu Blasen zu lösen. Ihre Oberfläche sieht wie geschrumpft aus, wie geborsten; einige Male konnte ich Kugeln im Verbande nicht mehr unterscheiden, alles war in Körner zerfallen; dazwischen ganz kleine helle Stellen. Man sieht alle Übergangsstufen zwischen dem normalen Stadium α und diesem Hungerstadium. — Vielleicht kann man diese Erscheinung auch durch Osmose erklären: Wasserentziehung? Welche Beziehung diese Schrumpfung zu dem Hungersaft hat, weiß ich noch nicht.

$\frac{1}{2}$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme ist im Magensaft Stadium α selten, Stadium β recht häufig; es macht den Eindruck, als seien diese β -Stufen aus α -Stufen des Hungersaftes entstanden, soweit diese nicht zerfallen waren. Im Kropfsaft dagegen finden sich keine solchen Gebilde, da noch kein Saft in ihn gedrungen ist.

1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme sah ich im Magen sehr viele Stufen α , (die wahrscheinlich eben secerniert wurden). Im

Kropf dagegen überwiegen jetzt die Stufen β und γ (sie sind aus dem Magen herübergetreten).

2 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: im Magen überwiegen die β -Stufen und die Übergänge vom α - zum β -Stadium (!) Im Kropfsaft dagegen scheinen die γ -Stufen zu überwiegen, die sich lösen (gelöst als γ^+ bezeichnet).

3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: im Magen weiter α - und β -Stufen, im Kropf vor allem β - und γ -Stufen: es ist ersichtlich, wie die β -Stufen aus dem Magen in den Kropf gedrungen sind und sich als γ -Stufen hier lösen.

6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: im Magen β - und γ -Stufen, im Kropf alle 3 Stufen, am meisten β und γ .

10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: viel α -Stufen (!), fast ebensoviel γ -Stadien; β -Stufen fehlen gänzlich. Im Kropf nur γ -Stufen, die sich stark lösen (mit γ^+ bezeichnet).

1 Tag nach der Nahrungsaufnahme: überall gleichmäßig β - und γ -Stufen; vor allem γ .

3 Tage nach der Nahrungsaufnahme (keine Nahrung mehr im Kropf): im Kropfsaft nur γ -Stufen und viel Hungerstadien. Daraus ist zu schließen, daß die Secretballen, wenn keine Nahrung mehr im Kropf ist, nicht zu Blasen werden, sondern in jene feine Körnchen zerfallen (Hungerstadium). Unter dem Mikroskop zerfielen die α -Stufen nach 2 Stunden zu den Hungerstadien.

1. Übertragen wir zur Übersicht diese Beobachtungen am Kropfsaft auf eine Kurve (Fig. T¹), indem wir von oben nach unten die Stufen und von rechts nach links die Zeiten abtragen. Ich nehme nur die Funde am Kropfsaft, da sie am übersichtlichsten sind; dabei ist zu bedenken, daß sich α -Stufen im Kropf selten finden, da sie meist schon im Magen in β -Stufen übergeführt wurden; es läßt sich ferner beim Vorkommen von allen 3 Stufen schwer das Überwiegen eines besonderen Stadiums genau abschätzen; die Kurve diene zur ungefähren Versinnbildlichung.

Wir erkennen aus ihr deutlich eine zweimalige Auflösung der α -Stadien: einmal zwischen „ $\frac{1}{2}$ Stunde“ und „2 Stunden“, ein andermal zwischen „ $2\frac{1}{2}$ und 10 Stunden“. Wir sehen ferner, wie die Zeitpunkte der völligen Auflösung der γ -Stufen und ihr Zerplatzen bei „2 Stunden und 10 Stunden“ liegt. — Das weitere später.

2. Ferner füge ich zur Übersicht und zum besseren Vergleich

des Magen- und Kropfsaftes die Tabelle 8 an: sie dient zur Ergänzung der Tabelle 6 (S. 445).

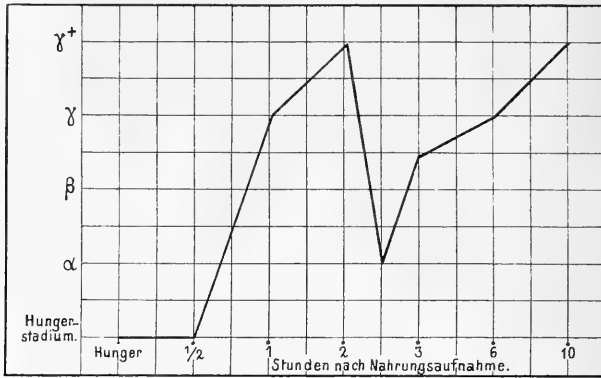


Fig. T¹. *Pleurobranchaca meckelii*.

Kurve zur Darstellung der Perioden der Secretauflösung außerhalb der Zelle. γ^+ bedeutet fertig aufgelöste Secretkugeln.

Tabelle 8. *Pleurobranchaea*, Stufenuntersuchung des Verdauungsaftes: Nahrungszustand und periodische Lösung der Secretkörner (α — γ) außerhalb der Zelle.

Zeit:	Hungertier	1/2 Stunde	1 Stunde	2 Stunden	3 Stunden	6 Stunden	10 Stunden
Nahrung	—	nicht angedaut	nicht angedaut	etwas angedaut	angedaut	abgedaut	stark abgedaut
Stufen	—	—	β u. γ	γ u. γ^+	β u. γ	β u. γ	γ^+
Saftfarbe	hellgelb	hellgelb	etwas dunkler	gelbbraun	gelbbraun	dunkelgelb	dunkelbraungelb
Stufen im Magen	alte α u. Hungerstadien	α selten β häufig	α 1. Absonderung	β	α u. β 2. Absonderung	β u. γ	α u. γ 3. Absonderung

Wir können aus ihr deutlich erkennen, wie die Stufen im Magen fast stets denen des nächsten Zeitpunktes im Kropfsaft entsprechen, wie also die Gebilde vom Magen zum Kropf wandern; und

ferner, wie im Magen 3mal die α -Stufen erscheinen, nach 1, 3, 10 Stunden: 3 Absonderungen. — Das Weitere später.

3. Auch ist hieraus der Zusammenhang zwischen Saftfarbe und jenen Gebilden ersichtlich: die Farbe ist zuerst hellgelb und wird dunkler nach Auflösung der ersten γ -Stufen, also ungefähr nach 2 Stunden; sie ist am dunkelsten bei 10 Stunden, wo die meisten γ -Stufen sich gelöst haben. Also ist die Saftfarbe abhängig von den aufgelösten Saftgebilden: je mehr gelöst sind, desto dunkler ist die Farbe.

C. Die Herkunft.

Wir haben bisher nur vorsichtig von Saftgebilden gesprochen. Woher stammen sie und was arbeiten sie?

Ihre Herkunft wird bewiesen durch verschiedene Beobachtungen:

1. Es stimmen die α -Stufen genau im Aussehen mit den c-Stufen des Bildungsvorganges in den Mitteldarmdrüsen überein, nur erscheinen sie besonders groß (vgl. Fig. B¹ S. 478 und Fig. O¹ S. 494).

2. Sie haben auch die gleiche chemische Reaktion: nach Zusatz von 10% Sodalösung erscheinen die Hüllen geringelt und geschrumpft. Es brechen kleine Protuberanzen hervor; das Ganze zerfließt nicht; dagegen 3% KOH: es zerfällt die gemeinsame Hülle der Ballen, die einzelnen Kugeln (Stufe α) liegen zerstreut umher; sie runden sich darauf deutlich, bekommen einen zweiten Konturring, ihr Umfang und die Helligkeit der Farbe nimmt zu. Sie enden durch Platzen: also alles der gleiche Vorgang, wie man ihn während längerer Zeit ohne Reagentien beobachten kann. Das gibt einen Fingerzeig für das Wesen der Lösung in natura. — Ammonium causticum bewirkt, daß in heilen Hüllen die Kugeln in feinen Detritus und eine helle Flüssigkeit zerfließen; die Hüllen schrumpfen. Dieser Prozeß hat mit der Wirkung des Hungersaftes einige Ähnlichkeit (Körnerzerfall zum Hungerstadium; s. S. 496), stellt wohl hier aber den natürlichen Vorgang der Lösung nicht dar, wie BIEDERMANN u. MORITZ für *Helix* meinten.¹⁾ —

3. Vergleichen wir den Arbeitsablauf innerhalb der Zelle (Fig. D¹—K¹ S. 482) mit den Funden außerhalb der Zelle (Tabelle 8): Fig. E¹ zeigt uns, daß zwischen der Nahrungsaufnahme und $\frac{1}{2}$ Stunde danach die c-Stufen verschwinden; wir finden in Tabelle 8 die ersten frischen α -Stadien zwischen $\frac{1}{2}$ und 1 Stunde im Magensaft —:

1) In: Arch. ges. Physiol., Vol. 75, 1899, p. 13.

1. Absonderung. — Es zeigt sich ferner, daß nach 3 Stunden (Fig. H¹) ebenfalls aus der Mitteldarmdrüse die c-Stufen verschwunden sind; wir finden im Magensaft wieder die α -Stufen: 2. Absonderung. — Und weiter dasselbe bei 10 Stunden: 3. Absonderung. — Wir beobachten also in der Mitteldarmdrüse eine 3malige Lösung, die Hand in Hand geht mit einem 3maligen Auftreten von α -Stufen zu derselben Zeit. Das muß zusammenhängen.

Also ist die Histologie der Secretion innig verbunden mit dem periodischen Auftreten der „Kugeln“ im Magen: die α -Stufen sind als a-, b-, c-Stufen in den Secretzellen der Mitteldarmdrüse gebildet und werden periodisch (binnen 10 Stunden 3mal) ausgestoßen; sobald wir in den Zellen Auflösung eines Teiles der c-Stadien erblicken, sehen wir im Magen den anderen ausgestoßenen Teil der c-Stufen als α -Stadien; dann ihre Lösung. Das ergeben die Stufenuntersuchungen mit klarem Beweis (dabei darf ich erwähnen, daß ich in Neapel die Beobachtungen des periodischen Auftretens der α — γ -Stufen machte und erst später in Deutschland die histologische Tatsache der periodischen Secretion in den Zellen feststellte).

Von den Großkernzellen können die α -Stufen nicht stammen, denn morulaähnliche Secretballen habe ich in ihnen nie gesehen. Bleiben also nur die Kleinkernzellen als Erzeuger übrig.

Wir sind also gezwungen, uns vorzustellen, daß ein Teil jener Secretkörner (c-Stufe) in den Zellen periodisch gebildet und gelöst wird: Stufe 1—3; daß ein anderer Teil im festen Zustande ausgestoßen wird, um sich draußen zu lösen (Stufe α — γ). Das ist bewiesen.

D. Die Arbeit.

Die Kugeln im Saft werden in der Mitteldarmdrüse gebildet und periodisch ausgestoßen. Welche Aufgaben haben sie draußen? Die Antwort ergibt sich aus folgenden Vergleichen:

1. Vergleichen wir innerhalb der Tabelle 8 (S. 498) den Nahrungszustand mit den Stufen im Kropf. Es zeigt sich: erst nachdem die γ -Stufen gelöst sind (γ^+) beginnt nach 2 Stunden die erste Verdauung. Eine starke Zertrümmerung ist nach 10 Stunden beobachtet, zur selben Zeit ist wieder das γ -Stadium gelöst (γ^+). Also ist die Verdauung da am stärksten, wo die meisten γ -Stufen gelöst sind. Schon daraus erhellt, daß die Gebilde wohl mit der Verdauung in Zusammenhang stehen.

2. Ich bitte, die Kurve der Mitteldarmdrüse in Fig. X (S. 453) mit der Tabelle 8 „Stufen im Magen“ (S. 498) zu vergleichen. Die Kurve der Mitteldarmdrüse lehrt: sie secerniert von der Nahrungsaufnahme bis 1 Stunde danach; Tabelle 8: 1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme findet man die eben frisch aufgetretenen α -Stufen —: 1. Absonderung.

Kurve Fig. X: das Ferment bildet sich neu von 1—3 Stunden; Tabelle 8: nach 3 Stunden finden sich die 2. α -Stufen —: 2. Absonderung.

Fig. X: Die Mitteldarmdrüse hat ihre 2. Fermentbildung von 6—10 Stunden; Tabelle 8: nach 10 Stunden finden sich die 3. α -Stufen —: 3. Absonderung. — So hängt die Fermentkraft in der Mitteldarmdrüse, die wir bereits früher (S. 486) zu den Absonderungen in Verbindung setzten, innig mit dem Erscheinen der α -Stufen im Verdauungssaft zusammen.

3. Ich bitte Fig. T¹ (Stadien im Kropfsaft) mit der Kurve des Kropfsaftes (Fig. X S. 453) zu vergleichen. Fig. X: in der Zeit vom Hungertier bis 1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme ist keine Verdauungskraft im Kropfsaft; Fig. T¹: in dieser Zeit treten die ersten α -Stadien im Kropf auf und entwickeln sich langsam bis γ .

Fig. X: in der Zeit von 1—3 Stunden schnellt die Verdauungskraft empor; Fig. T¹: in dieser Zeit wirken jetzt die (von 1—2 Stunden) gelösten γ -Stufen (γ^+); es kommt ein 2. Schub, der sich aber erst allmählich entwickelt und bei 3 Stunden eben zwischen β und γ steht.

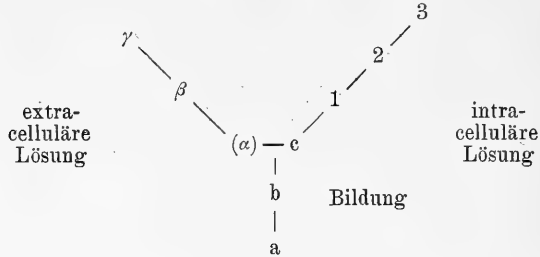
Fig. X: Die Kraft sinkt zwischen 3 und 6 Stunden, sie ist meist verbraucht; Fig. T¹: die Stadien entwickeln sich in der Zeit zwischen 3—6 Stunden bis zum γ -Stadium.

Fig. X: Die Kraft schnellt empor in der Zeit von 6—10 Stunden; Fig. T¹: die γ -Stufen haben sich gelöst (γ^+) und wirken.

Aus diesen 3 Vergleichen ergibt sich, daß die α -, β -, γ -Stufen Entwicklungsstadien von Fermentträgern sind: von ihrem Gelöstsein hängt die Fermentkraft ab. Wir haben also das Recht, sie als Fermentkugeln zu bezeichnen.

Es handelt sich also um eine besondere, bisher nicht beschriebene und bewiesene Art der Fermentsecretion: das Ferment wird im festen Zustand ausgeschieden und löst sich (vielleicht unter osmotischen Erscheinungen) in der Verdauungshöhle auf. Bisher ist nur die Erscheinung bekannt, daß das Ferment in bestimmten Gebilden in den Zellen abgelagert wird und sich hier löst; ich möchte diesen Ablauf als die intracelluläre Lösung des Secrets bezeichnen. Demgegenüber nenne ich die eben beschriebene Ausstoßung und Außenlösung die extracelluläre Lösung des Secrets.

Es ist mir wahrscheinlich, daß *Pleurobranchaea* sowohl intracellulär als auch extracellulär die Fermente löst. Die auf S. 479 mitgeteilte Lösung ist zweifellos intracellulär: das zeigt die siebartige Durchlöcherung des Plasmas mit den großen Restvacuolen, mit deutlicher Wand und hellgelb glänzendem Inhalt, der also dem γ -Stadium entsprechen würde. Die c-Stufen werden also entweder intracellulär gelöst (Stufe 1—3) oder als α -Stufen ausgestoßen. Somit wäre der „Stammbaum“ des Secrets in unserer Bezeichnung folgender:



Zwischen der intra- und extracellulären Lösung lassen sich viele Parallelen ziehen; ja, man kann sagen, daß sie im wesentlichen gleich verlaufen. Weitere Studien werden die osmotischen Verhältnisse hier aufklären; dazu eignet sich die extracelluläre Lösung besonders. Wir werden auf diese Weise vielleicht dem Problem der Kräftewirkung bei den Secretionsvorgängen und damit dem Zellleben etwas näher kommen.

E. Andere Gastropoden.

Es sei noch kurz erwähnt, daß ich auch bei anderen Gastropoden Fermentballen während der extracellulären Lösung im Magen fand. So sah ich bei *Natica* auch auf Paraffinschnitten in den Mitteldarmdrüsen­gängen Sekretkugeln, die dieselben Reaktionen gaben und dasselbe typische Morulaaussehen hatten wie bei *Pleurobranchaea*. Ebenso im Magensaft des frischen Tieres; leider können Stufenuntersuchungen nicht gemacht werden. Die α -Stufen erscheinen etwas feiner gekörnt und heller, wohl auch unregelmäßiger als bei *Pleurobranchaea*. Die γ -Stufen haben etwas oval-eirunde Form. Der Saft ist gelblich-braun. Durch Reaktion mit Alkalien und Säuren (S. 485) können die Sekretkugeln gut von den oft auftretenden Kalkkugeln unterschieden werden. Mit Osmiumsäure färben sich die Fermentkugeln nicht.¹⁾

1) Gegen NUSSBAUM (in: Arch. mikroskop. Anat., Vol. 13, 1877, p. 721), der meint, man könne Ferment mit Osmium schwärzen.

Auch bei *Pterotrachea* habe ich Fermentkugeln an der chemischen Reaktion und am Aussehen erkannt; die umgebende Hülle war hier auffallend groß; hierbei konnte ich deutlich sehen, wie die Kugel (α -Stufe) sich in ihrer eigenen Membran löste: der dunkle feste Kern wurde immer kleiner und schwamm als feinsten Punkt in der hellen Blase, die ihr Volumen im Vergleich gegen zu dem der ursprünglichen Kugel bedeutend vergrößert hatte; zuletzt verschwand er.

Genauere Paralleluntersuchungen zu *Pleurobranchaea* konnte ich bei *Murex* machen. Zunächst stellte ich durch die Reaktionen und das Aussehen der Gebilde im Saft fest, daß diese Gebilde mit den Fermentkugeln von *Pleurobranchaea* identisch sind und sich von den massenweise im Darm vorkommenden Kalkkugeln lebhaft unterscheiden. Die α - γ -Stufen haben dasselbe Aussehen wie bei *Pleurobranchaea*, sind aber kleiner; auch wollte es mir hier mehrere Male scheinen, als ob sich die α -Stufen (Kugeln) in der gemeinsamen Hülle lösen; als sei diese besonders widerstandsfähig.

Ich habe in Tabelle 4 (S. 429) eine vergleichende Übersicht über die makroskopischen Stufenbefunde im Magen usw. gegeben. Ich muß sie jetzt mikroskopisch ergänzen durch die beobachteten Funde von Fermentkugeln; ich habe hier nur die Menge annähernd in vielen Bildern geschätzt und auf diese Weise ein Schwanken der Secretion feststellen können.

Tabelle 9. *Murex*, Befunde im Magen.

Zeit	Hunger	$\frac{1}{2}$ Stunde	2 Stunden	3 Stunden	6 Stunden	10 Stunden	24 Stunden
Ferment- kugeln	—	zahlreich	wenig, da gelöst	zahlreich	zahlreich	wenig, da gelöst	—
Farbe	hell	gelblich	dunkler	dunkel- gelb	gelbbraun	dunkel- braungelb	gelbbraun

Zunächst ist aus dieser Tabelle 9 ersichtlich, daß (wie bei *Pleurobranchaea*) die Flüssigkeitsfarbe zusammenhängt mit der Anzahl der gelösten Fermentkugeln: die Farbe ist um so dunkler, je mehr Fermentkugeln gelöst sind.

Ich bitte ferner, Fig. F (S. 422) (Fermentkurve des Magensaftes: ---) mit dieser Tabelle 9 zu vergleichen:

1. Verdaut wird immer. Aber die Verdauung ist am stärksten nach 2 Stunden; Tabelle 9 gibt an, daß zu dieser Zeit die ersten Mengen der Sekretkugeln gelöst wurden. Wieder erreicht bei 10 Stunden die Verdauungskraft ihren Höhepunkt; wieder ist die 2. Menge der Sekretkugeln gelöst.

2. Die Verdauung ist dagegen verlangsamt, wenn die Fermentkugeln sehr zahlreich sind: bei 6 Stunden.

3. Die Secretion erfolgt in 2 Schüben: der erste dauert von der Nahrungsaufnahme an bis 2 Stunden danach — der zweite dauert von 6—10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme.

So decken sich auch hier das Bild des Schwankens der chemischen Verdauungskraft und das morphologische Bild des Secretionsvorganges. Damit ist auch für *Murex* dasselbe wie für *Pleurobranchaea* wahrscheinlich gemacht: die Verdauungskraft schwankt und ist abhängig von der Anzahl der gelösten Fermentkugeln.

Dies alles dient zum weiteren Beweis unserer Vorstellung: die Secretzellen der untersuchten Gastropoden arbeiten nach der Nahrungsaufnahme wie intermittierende Quellen. Diese periodische Secretion ist die Ursache der schwankenden Verdauungskraft.

Schluß.

Auf eine systematische Zusammenfassung aller Ergebnisse und ein Literaturverzeichnis hier am Schluß möchte ich verzichten: die wichtigen Resultate sind am Schluß der einzelnen Abschnitte übersichtlich zusammengetragen und in der Darstellung durch Sperrdruck gekennzeichnet; die früheren Arbeiten sind als Fußnoten wiederholt angegeben.

Ich habe mich bemüht, eine Kette zusammenhängender Tatsachen darzustellen: wie die Umwelt und das Verhalten die Nahrung bedingt, wie die Art der Nahrungsaufnahme mit je einem bestimmten physiologischen Darm- und Verdauungstypus in Verbindung steht, wie dann die Nahrung in dem Darne wandert, wie sie verschieden verarbeitet wird, wie die Secretzellen periodisch tätig sind und damit die Verdauungsperioden verursachen. So war ich bestrebt, die ersten natürlichen Zusammenhänge des Verdauungsablaufes darzustellen und zugleich Beiträge zur Lösung allgemeiner physiologischer Fragen zu bieten.

Alles dies sind nur Erscheinungen; über die sie bewirkenden Regulationskräfte wissen wir bei Gastropoden noch nichts.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Schwimmblasen von *Corethra*.

Biologische und morphologische Studien über ihre
Funktion und Beiträge zur Physiologie des
geschlossenen Tracheensystems.

Von

Gerhard v. Frankenberg.

Mit 16 Abbildungen im Text.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	506
I. Die Probleme	508
II. Die ausgewachsene Larve	510
a) Allgemeines	510
b) Morphologie des Tracheensystems	513
c) Chemisch-physikalische Eigenschaften der Blasenwand	522
d) Verhalten der Tracheenblasen bei Druckänderung	528
e) Verhalten der Larven bei Luftmangel	533
f) Gasblasenbildung bei Unterdruck	539
g) Widerstandskraft gegen Gifte, Hunger u. a.	541
III. Die Füllung und das Wachstum der Blasen	543
a) Entwicklung bis zum Verlassen des Eies	543
b) Erste Füllung der Blasen	544
c) Anzahl der Häutungen	550
d) Wachstum der Blasen	553
e) Neufüllung künstlich geleerter Blasen	568
IV. Die Puppe	572
a) Morphologisches	572
b) Experimente mit Puppen	577

	Seite
V. <i>Mochlonyx</i>	583
VI. Versuch einer Theorie der Atmung bei geschlossenem Tracheensystem	586
VII. Ergebnisse	590
Literaturverzeichnis	592

Abkürzungen im Text.

<i>Tb.</i> Tracheenblase	<i>lv.</i> linke Vorderblase
<i>Vb.</i> Vorderblase	<i>rh.</i> rechte Hinterblase
<i>Hb.</i> Hinterblase	<i>lh.</i> linke Hinterblase
<i>rv.</i> rechte Vorderblase	

Einleitung.

Die Larve der Büschelmücke (*Corethra*, neuerdings *Sayomyia*) gehört zu den eigenartigsten Vertretern der Insectenwelt im deutschen Süßwasser. Ihre wundervolle Durchsichtigkeit, ihr massenhaftes Auftreten und eine offenbar nicht genug bekannte Widerstandskraft gegen Hunger, Luftmangel und Gifte machen sie zu einem „klassischen Objekt“ für biologische Untersuchungen. Woran es liegt, daß man ihr so wenig Beachtung geschenkt hat, kann ich nicht sagen.

Ich erinnere kurz an Bau und Lebensweise des Tieres. Offenbar von mehr *Culex*-artigen Vorfahren abstammend, hat die *Corethra*-Larve in dem Maße, wie sie sich an eine hauptsächlich aus Daphnien und *Cyclops* bestehende Nahrung gewöhnte, auffallende Veränderungen in Form und Funktion ihrer meisten Organe erfahren. Der Kopf ist nach vorn zu einem schmalen Stirnfortsatz verlängert, welcher die beiden kräftigen, zu Greifhaken umgewandelten Fühler trägt. Das Atemrohr, das dem 11. Segment dorsal aufsitzt, ist zu einer kurzen Schuppe zurückgebildet, denn das Tier hat sich von der Luftatmung unabhängig gemacht. Im Zusammenhang damit steht die weitgehende Rückbildung der bei *Culex* so mächtigen Tracheen, von denen fast nichts geblieben ist als 2 Paar luftefüllte Säcke, eins in der Brust und eins im 10. Segment.

Mit Hilfe dieser Luftsäcke schwebt das Tier wagrecht und regungslos im Wasser. Sein spezifisches Gewicht ist gleich dem der Umgebung, und es ist daher in der Lage, mit Muskelbewegungen ungemein sparsam umzugehen, wodurch sicherlich erst die ungewöhnlich starke Verminderung des Tracheensystems ermöglicht wurde.

Während die übrigen pelagischen Tiere rhythmische Aufwärtsbewegungen machen müssen (*Daphnia*) oder sich bestenfalls durch fallschirmartige Einrichtungen gegen zu schnelles Sinken schützen können (*Leptodora*), kommt hier also ein ganz anderes Prinzip zur Anwendung.

Dieses Insect, das es nach WESENBERG'S Untersuchungen fertig bringt, 30—40 m tief unter dem Wasserspiegel dänischer Seen sein Leben zu führen, hat sich Teile des charakteristischsten Insectenorgans, der Tracheen, bewahrt und schwebt mit ihrer Hilfe mühelos über der Tiefe.

Wie alle pelagischen Tiere, ist auch die *Corethra*-Larve ungewein durchsichtig geworden, und besonders die jüngeren Tiere würde man kaum entdecken, wenn nicht ihre Luftsäcke bei seitlicher Beleuchtung silbern aufglänzten.

In der erwähnten wagerechten Stellung im Wasser liegend, lauert die *Corethra* auf Beute. Außer Herz und Darm bewegt sich keins ihrer Organe. Kommt aber ein Futtertier in die Nähe ihrer offenbar sehr kurzsichtigen Augen, so hackt sie sofort mit einem seitlichen Schlag ihres muskulösen Körpers nach ihm. Die übliche Darstellung, wonach sie „wie ein Hecht auf ihre Beute stößt“, ist unrichtig. Die Nahrung gelangt in den Vorderdarm (Pharynx) und wird hier, soweit möglich, durch das Secret der Speicheldrüsen verflüssigt. Nur dieser flüssige Nährsaft wird in den Darm aufgenommen, während die unverdaulichen Chitinteile des Beutetieres, ähnlich dem Gewölle der Raubvögel, wieder ausgestoßen werden, und zwar geschieht dies, indem der Pharynx durch den Druck der Körpermuskulatur ausgestülpt wird.

Gliedmaßen fehlen, außer am Kopf, völlig. Zur Fortbewegung dient ein vertikales Ruder, das ventral am 12. (letzten) Segment sitzt und aus rund 20 starken, langen Fiederborsten besteht, die mit je zwei kurzen Schenkeln in der Haut verankert sind. Außerdem trägt das letzte Segment 4 Analanhänge, über deren Zweck, soviel ich weiß, nichts bekannt ist.

Auch die Puppe schwebt frei im Wasser, indes nicht wagrecht, sondern wie alle Culicidenpuppen senkrecht. Sie ist ebenfalls ungewein durchsichtig. Auf ihre komplizierten Schwebeinrichtungen und ihre Atmung gehe ich später noch ein.

Corethra überwintert nicht, wie viele andere Mücken, als Imago, sondern als Larve, was bei den weitgehenden Anpassungen an das Wasserleben nicht wundernehmen kann. Die Geschlechtsdrüsen

bilden sich schon auffallend früh in der Larve aus, in der Puppe erreichen die Eier bereits fast ihre volle Größe, und das Leben der Imago ist demgemäß äußerst kurz.

Die Larven, welche den Winter unter dem Eise zubrachten, verpuppen sich in unseren Breiten etwa im März und April. Anfang Mai fand ich eierlegende Imagines, und die von ihnen abstammende Generation verließ gegen Ende Juni die Puppenhülle und laichte dann alsbald. Ob auch die Anfang Juli auskriechenden Larven sich noch im selben Jahre verpuppen, kann ich nicht angeben.

Mein Material stammte aus einem Tümpel in der Nähe des Fregeteichs (Leipzig), und die Imagines gehörten, soweit sie bestimmt wurden, der Species *plumicornis* an.

Es war schon lange mein Wunsch, zur Lösung der Fragen, von denen ich im nächsten Abschnitt sprechen werde, beizutragen, und ich war daher meinem verehrten Lehrer, dem Herrn Geheimrat Prof. Dr. CHUN, sehr dankbar, daß er mich darin bestärkte, diese Untersuchungen aufzunehmen, die ich von Oktober 1913 bis Juli 1914 im Leipziger Zoologischen Institut ausführte. Nach seinem mir sehr schmerzlichen Tode war es besonders Herr Privatdozent Dr. STECHE, der mir bei den mannigfach auftauchenden Schwierigkeiten theoretischer und praktischer Natur mit Rat und Tat zur Seite stand. Ihm sowie Herrn Prof. Dr. WOLTERECK und Herrn Privatdozent Dr. HEMPELMANN, die mich mehrmals mit Literatur versorgten, möchte ich auch öffentlich dafür herzlich danken. Auch meinem Freunde GÜNTHER BOCK bin ich für tatkräftige Unterstützung zu Dank verpflichtet.

I. Die Probleme.

Der Bau und die Lebensweise der *Corethra*, wie ich sie in der Einleitung kurz schilderte, geben mancherlei Rätsel auf. Die wunderbarste Eigenschaft des Tieres schien mir zu sein, daß sein spezifisches Gewicht sich immer gleich bleibt, trotz Wachstum, Häutungen, Nahrungsaufnahme und -abgabe. Die Nahrung der Larven, mit Ausnahme der ganz jungen, besteht hauptsächlich aus Daphnien und *Cyclops*, welche bekanntlich schwerer als Wasser sind. Infolgedessen werden die Corethren, wenn sie gefressen haben, merklich schwerer und sinken in schräger Lage, mit dem Vorderende nach unten. Nach kurzer Zeit indessen, während der sie sich bemühen, durch Körperbewegungen in der alten Höhe zu bleiben, ist die Gewichtszunahme wieder ausgeglichen, und die Larven schweben

wie zuvor. Ich nahm mir vor, zu ermitteln, auf welchem Wege diese Regulierung vor sich geht.

Noch merkwürdiger fast schien mir die Fähigkeit der Tiere, sich bei verändertem Luftdruck wieder ins Gleichgewicht zu bringen. Läßt man nämlich auf das Gefäß, in dem die Larven sich befinden, einen stärkeren Druck als eine Atmosphäre wirken, so wird die Luft in den Tracheenblasen zusammengepreßt, die Blasen verkleinern sich meßbar, und die Tiere sinken. Umgekehrt dehnen sich die Blasen, und die Tiere werden zu leicht, wenn man den Druck verringert. Die *Corethra*-Larve zeigt also hierin völlig dasselbe Verhalten wie ein Cartesianischer Taucher. Das Auffallende ist nun, daß die Tiere nach einiger Zeit sowohl bei Über- wie bei Unterdruck ihr normales spezifisches Gewicht wieder erlangen und trotz des veränderten Druckes schweben, also in diesem Punkte durchaus wie Fische zu reagieren scheinen.

KROGH hat diese Verhältnisse untersucht und ist zu dem Schlusse gekommen, daß es sich nicht wie bei den Fischen um Gassecretion handle, sondern daß die Tracheenblasen den „ballast tanks of a submarine boat“ vergleichbar seien: „If the animal becomes too heavy, water is pumped out of them and if it becomes too light, it is pumped in, until equilibrium with the water is restored.“

Als mir die KROGH'sche Arbeit zu Händen kam, hatte ich bereits eine große Anzahl von Versuchen mit Druckänderung vorgenommen und wußte, daß die Tb. der Tiere sich in Unterdruck, nachdem die Dehnung einige Stunden gedauert hat, wieder verkleinern. Deshalb und weil sich normalerweise, was übrigens auch KROGH zugibt, nie Wasser in den Tb. findet, hielt ich die von dem trefflichen dänischen Forscher gegebene Erklärung dieser Regulation nicht für befriedigend und hoffe, daß es mir gelungen ist, eine bessere zu finden.

Ferner stellte ich mir die Frage, auf welche Weise die erste Füllung der Tb. erfolge, die im Ei bekanntlich noch mit Flüssigkeit gefüllt sind. MEINERT, der Einzige, der meines Wissens die jungen Larven genauer beobachtete, hat die Füllung der Luftsäcke nie zu sehen bekommen und gibt nur an, sie müsse ziemlich schnell erfolgen, denn sie sei vor sich gegangen, während ihm das Tier auf einen Augenblick aus dem Gesichtsfelde gekommen sei (p. 415).

Auch wünschte ich zu wissen, in welcher Weise die Luft in den Tb. sich vermehrt und wie überhaupt die Wand der Tb. zu wachsen imstande ist. Zugleich hielt ich es für nötig, zu unter-

suchen, wie es komme, daß das Blut die Luft in den Blasen nicht aufzehrt.

Noch unentschieden war auch die Frage, woher die Luft stammt, mit deren Hilfe die Puppe von *Corethra* sich schwebend hält. Es lagen hierüber die widersprechendsten Angaben vor. Nach WEISMANN erfolgt die Füllung des Tracheensystems der Puppe direkt aus der Luft, und zwar läßt er sie durch die beiden Stigmenkiemen (Nackenziegen) geschehen, von denen bei Besprechung der Puppe noch die Rede sein wird. MEINERT dagegen, um nur diesen einen Namen zu nennen, ist der Ansicht, daß zur Füllung der Luftbehälter der Puppe nur die in den Tb. der Larve enthaltene Luft diene. Beide Hypothesen schienen mir zu früher gemachten Beobachtungen nicht zu passen, denn erstens erfolgt die Verpuppung und Füllung sämtlicher Luftbehälter unter Wasser und bei Abschluß von der Oberfläche, und zweitens ist die in den Tb. enthaltene Luftmenge zu gering, um das gesamte Tracheensystem der Puppe zu füllen.

Endlich interessierten mich allgemein die Atmungsvorgänge bei den Insecten mit geschlossenem Tracheensystem. Ich sagte mir, daß die bisherige Erklärung, wonach in den Tracheen ein Austausch von O_2 gegen CO_2 stattfinden soll, nicht genügen würde, da es sich bei den Tracheen dieser Tiere fast durchweg um ungemein enge Röhren handelt, in denen man sich allenfalls einen Strom in einer Richtung, z. B. von außen nach innen, nicht aber eine hinreichend rasche Diffusion zweier Gase denken kann.

Meine Untersuchungen über die Atmung der Wasserinsecten können freilich kaum beanspruchen, mehr als eine Anregung zu sein, denn sie erstrecken sich hauptsächlich auf die Larve und Puppe von *Corethra*, und ich habe nur wenige andere Larven zu Experimenten herangezogen.

Es zeigte sich dabei übrigens, daß die Frage nach der Art der Atmung bei *Corethra* aufs engste mit einigen der anderen oben skizzierten Probleme zusammenhängt.

II. Die ausgewachsene Larve.

a) Allgemeines.

Aus Gründen der Übersichtlichkeit beginne ich nicht mit der Schilderung des Verhaltens frisch aus dem Ei geschlüpfter Tiere,

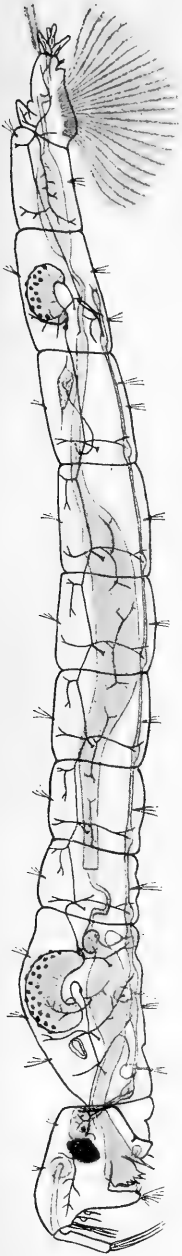


Fig. A. *Corethra*-Larve in der letzten Haut. ♂. Habitusbild. Zugleich Übersicht des Tracheensystems. 16:1.

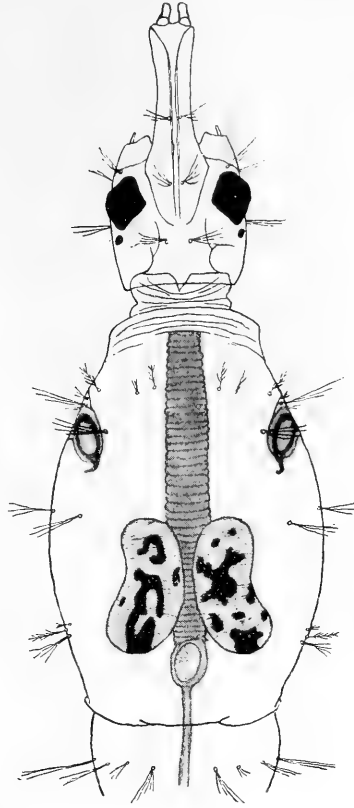


Fig. B.
Corethra, letzte Haut, Vorderende von oben.
Zeichenokular. 28,2:1.

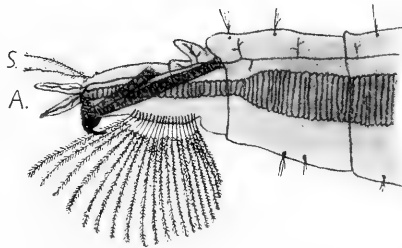


Fig. C.
Hinterende einer Larve in der letzten Haut
(von rechts). Zeichenokular. 26:1.
A Analanhänge. S Schwanzborsten.

sondern mit der Beschreibung der ausgewachsenen Larven (Fig. A). Das entspricht auch besser dem tatsächlichen Gang meiner Untersuchungen, denn ich habe mich von Oktober 1913 bis April 1914 fast ausschließlich mit Tieren beschäftigt, die sich in der letzten Larvenhaut befanden.

Auf diesem Stadium überwintern sie. Ich stellte im Keller des Instituts einige große Aquarien auf, in denen sich die Larven bei ca. 10° vorzüglich hielten, ohne sich zu verpuppen, und so war ich den ganzen Winter hindurch mit Material sehr reichlich versorgt.

Es kann nicht meine Aufgabe sein, hier eine ausführliche Morphologie der Larve zu liefern. Ich verweise auf die immer noch unübertroffene Arbeit WEISMANN'S und beschränke mich im wesentlichen darauf, kurz diejenigen Organe zu beschreiben, welche ich im Folgenden noch des öfteren erwähnen muß.

Corethra ist im Vergleich zu *Culex* sehr schlank. Besonders ist der Kopf auffallend schmal (Fig. B) und, wie erwähnt, in einen Stirnfortsatz mit starken Raubfühlern ausgezogen. Unmittelbar hinter den Fühlern trägt die verlängerte Stirn ventral ein unpaares Bündel „schilfblattähnlicher Borsten“ (WEISMANN) und 2 gezähnelte Plättchen, die offenbar als verbreiterte Borsten aufzufassen sind. Über den Zweck dieser Anhänge, die übrigens den jungen Larven fehlen (Näheres Abschnitt IIIc), habe ich nichts ermitteln können.

Weiter hinten folgt die muskulöse Oberlippe, die beim Freßakt sehr stark beteiligt ist, und die kräftigen, dornentragenden Mandibeln. Die beiden Maxillenpaare erscheinen als kleine, spitze Dornen.

Die Nebenaugen liegen getrennt von den großen zusammengesetzten Augen, die viel stärker und besser entwickelt sind, als es sonst bei Larven der Fall zu sein pflegt.

Der Darmkanal sondert sich scharf in Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm. Das hintere Drittel des Vorderdarmes trägt innen viele nach vorn gerichtete gelbe Chitinzähnechen, und da, wo er in die ungemein enge Speiseröhre übergeht, sperrt eine Art von Reuse größeren Nahrungsteilchen den Weg. Sie mengt außerdem die Nahrung im Vordarm durcheinander, indem sie von Zeit zu Zeit plötzlich wie ein Blasebalg zusammenklappt. Am Eingang in den Mitteldarm fand ich einen wohlausgebildeten Proventrikel mit 4 langen bedornen Fortsätzen, die sich in den Darm hinein erstrecken und zwischen denen die Nahrung hindurch muß. Ich vermute, daß dieser Einrichtung eine Ventilwirkung zukommt.

Wie die Nahrung verarbeitet wird, habe ich schon in der Einleitung erwähnt. Daß *Corethra* unter Umständen auch pflanzliche Nahrung zu sich nimmt, halte ich nicht für so unwahrscheinlich wie MEINERT. Wenigstens sah ich nicht selten den Darm mit grünem Inhalt erfüllt, und einmal fand ich eine Larve, deren Vordarm mit grünen Fadenalgen vollgestopft war, die ihr aus dem Munde herausgingen. Doch da das Tier außerdem einen kleinen *Cyclops* gefressen hatte und nach kurzer Zeit den gesamten Inhalt des Vordarms unverdaut ausspie, so könnte es sein, daß ihm die Algen aus Versehen in den Schlund geraten waren.

Kannibalismus ist bei *Corethra* häufig, doch möchte ich glauben, daß sie meist nur die kranken Artgenossen frißt. Auffallend ist jedenfalls, wie gut sich sowohl im Freien als in Aquarien ganz junge Larven zwischen den alten halten können, ohne gefressen zu werden.

In Fig. C bilde ich das Hinterende ab, um zu zeigen, wie das Steuerruder und die „Schwanzborsten“ bei der ausgewachsenen Larve aussehen, und ferner des paarigen Hakens wegen, der, soviel ich weiß, noch nicht beschrieben ist. Er ist dadurch merkwürdig, daß er den jüngsten Larven fehlt und daß er mit Hilfe der in der Figur angegebenen Muskeln fast völlig zurückgezogen werden kann und auch normalerweise stets zurückgezogen getragen wird. Leiser Druck auf den Körper des Tieres bringt ihn zur Ausstülpung. Ich erwähne das, weil es ein Mittel ist, zu erkennen, ob in der Leibeshöhle erhöhter Druck herrscht.

Über den Haken befindet sich ein ganzes System feiner Kämme von kompliziertem Bau, die in 10 Reihen übereinander angeordnet sind. Zweifellos liegt hier ein Analogon zu den Hakenkranzfüßen der *Chironomus*-Larve vor, wozu aber das Tier diese Einrichtung und die Haken besitzt, habe ich nicht untersucht.

Die Geschlechter differieren etwas in der Größe. Von 30 am 18. Mai 1914 untersuchten Larven, die im Keller überwintert hatten und kurz vor der Verpuppung standen, waren 16 ♀ und 14 ♂. Ihre Durchschnittslänge (ohne Analanhänge) betrug: ♂ 10,2 mm, ♀ 11,5 mm.

b) Morphologie des Tracheensystems.

Von dem Einfluß der ungewöhnlich stillen Lebensweise von *Corethra* auf die Ausbildung ihrer Atmungsorgane habe ich schon

gesprochen. Das Tracheensystem ist geschlossen, denn funktionsfähige Stigmen fehlen der Larve völlig.

Der ganze Körper wird von zwei ungemein feinen Tracheenlängsstämmen durchzogen, die für gewöhnlich nicht mit Luft gefüllt sind und daher von vielen Autoren übersehen oder als solide Stränge beschrieben wurden. Sie werden bedeutend dicker, und ihr Lumen wird vollkommen deutlich, wenn der Augenblick der Verpuppung heranrückt. Daß aber die Längsstämme tatsächlich schon am Tage des Ausschlüpfens vorhanden und sogar funktionsfähig sind, werde ich in Abschnitt IIIb noch zu zeigen haben.

In diese Längsstämme sind die Tb. (Tracheenblasen) eingeschaltet, eine Tatsache, die von WEISMANN übersehen, indes von MEINERT, PALMÉN und anderen richtig erkannt wurde. Auch diese Verhältnisse werden kurz vor der Verpuppung viel deutlicher.

Die Tb. sind wurstähnliche pralle Schläuche, die vollkommen mit Luft erfüllt sind. Sie liegen ungefähr parallel der Längsachse des Körpers und sind in stets gleicher Weise nach unten eingerollt. Während nämlich die nach innen zu gerichteten Enden, also die Hinterenden der Vb. und die Vorderenden der Hb., ziemlich wenig gekrümmt sind, zeigen die äußeren Enden aller Blasen eine kräftige Einrollung (Fig. A). Die Entdeckung dieser Gesetzmäßigkeit gab mir ein bequemes Mittel, bei verlagerten oder durch Präparation isolierten Tb. die beiden Enden auf den ersten Blick zu unterscheiden.

Der einfachste Weg, die Größe der Tb. ungefähr anzugeben, ist die Messung ihrer Längsachse in Dorsalansicht. Diese wächst zwar nicht genau in demselben Verhältnis wie der Inhalt, indes dürfte die Annäherung recht gut sein, da die Dicke der Tb. keinen großen Schwankungen unterworfen ist. Je mehr freilich der Tag der Verpuppung heranrückt, um so ungenauer wird die Messung, denn die Blasen rollen sich ein, und der durch die Messung gewonnene Wert für die Längsachse fällt natürlich zu klein aus. Diese Fehlerquelle ist nicht zu vermeiden, kann aber die Resultate natürlich nur quantitativ, nicht qualitativ beeinflussen.

Die vorderen Tb. sind beträchtlich größer als die hinteren, was sich daraus erklärt, daß sie den breiten Thorax und den schweren Kopf zu tragen haben.

Ebenso haben die ♂ wegen ihrer geringeren Größe kleinere Tb. als die ♀. Außer der Größe dürfte hier auch das bedeutendere Gewicht der weiblichen Gonaden eine Rolle spielen. Die fol-

genden Angaben sind das Mittel aus den Messungen an je 10 Tieren beider Geschlechter:

	♂	♀
Vorderblasen	633 μ	869 μ
Hinterblasen	501	671

Die Messungen wurden am 16. Juni 1914 an Tieren der 1. Sommergeneration (Anfang Mai geschlüpft) vorgenommen, die sich alle auf einem gewissen Stadium kurz vor der Verpuppung befanden. Die Durchschnittszahlen für die Körperlänge ergaben: ♂ 9,88 mm, ♀ 11,46 mm.

Folgende Eigentümlichkeit der Tb. finde ich zwar von einigen Autoren kurz gestreift, aber in ihrer Regelmäßigkeit nie erkannt. Am Hinterende der Vb. und am Vorderende der Hb., also nach innen zu, besitzen die Tracheencapillaren, welche von den Blasen ausgehen und als die Längsstämme anzusehen sind, je eine zwiebelförmige Anschwellung, die beim lebenden Tier stets luftgefüllt und nach oben umgeklappt ist (Fig. D). Zugleich ist die Tracheenmatrix hier verdickt. Ich nenne diese Anschwellungen Bulbi. Außer den 4 hier erwähnten, deren Lumen unmittelbar in das der Tb. übergeht, gibt es noch einen Bulbus jederseits, der in regelmäßigem Abstand in eine vom Vorderende der Vb. ausgehende luftgefüllte Capillare eingeschaltet ist. Die Spitze des Bulbus ist, wie in den anderen Fällen so auch hier, von der Blase, zu der er gehört, abgekehrt.

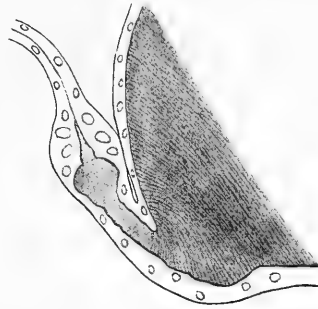


Fig. D. Bulbus am Vorderende einer Hinterblase. Luftinhalt dunkel. Zeichenokular. 300:1.

Ich hielt die Bulbi zuerst für eine Art Ventile, aber da sich nie Belege für ihre Ventilfunktion finden ließen, so lasse ich diese Deutung fallen. Immerhin scheint es, daß sie mit dem Abschluß der Tb. etwas zu tun haben, denn die Capillaren, in die ihre Spitze sich fortsetzt, sind regelmäßig luftleer, mit Ausnahme der Capillaren am Vorderende der Vb., die sowohl vor als hinter dem Bulbus mit Luft gefüllt sind. Ferner ist auffällig, daß diejenigen Blasenausläufer, welche keine Bulbi besitzen, sich unter der Haut verästeln.

Vielleicht empfiehlt es sich, im Anschluß hieran zu erwähnen, daß man Tb., die aus dem Körper des Tieres herausgenommen sind, nicht als offen ansehen darf, obwohl ihre Ausläufer durchgerissen

sind. Dehnt sich nämlich die in solcher Tb. eingeschlossene Luft, so bringt sie die Blase eher zum Platzen, als daß sie durch die feinen Capillaren austritt. Ich nehme an, daß die zarten Wände der Capillaren beim Zerreißen zusammenschnurren und dadurch einen Verschuß herstellen. —

Besonders die Hb. liegen nicht immer so regelmäßig im Körper, wie es oben beschrieben wurde, sondern man findet manchmal Larven, bei denen eine oder auch beide Hb. um 90° gedreht sind und auf der Seite liegen, so daß man in Dorsalansicht ihre nierenförmige Gestalt sieht. Auch kommt es vor, daß eine Hb. fast doppelt so groß wie die andere ist. Das Schwebvermögen war jedoch in allen diesen Fällen nicht gestört.

Nicht unerwähnt lassen möchte ich den „Fettkörper“ unter den Vb., eine Anzahl sehr großer Öltropfen, die in ein lockeres Gewebe eingeschlossen sind, welches mit der Matrix der Vb. stets eng verbunden ist und vielleicht auch genetisch zusammenhängt. Ich bin ebensowenig wie WEISMANN (p. 111) und WIELOWIEJSKI über den Zweck dieser Fettkugeln ins klare gekommen. Sie fehlen den jungen Larven.

Die Intima der Tb. zeigt die übliche Struktur starker Tracheen, sie ist mit den als „Spiralfäden“ bekannten Verdickungen versehen. Nur besteht eine interessante Abweichung vom Typus darin, daß der konvexe Rücken der Tb. weit mehr Spiralfäden besitzt als die kürzere Innenseite. Denn längst nicht alle Fäden reichen ganz um die Blase herum, sehr viele laufen auf ihren Flanken in eine Spitze aus oder entspringen aus dem Nachbarfaden.

Am Rücken der Blase kommen auf 100μ etwa 25 Spiralfäden, indes bei sehr alten Tieren liegen die Spiralfäden oft noch weiter auseinander, so daß auf 100μ manchmal nur 17 von ihnen kommen. Bemerkenswert ist, daß die Spiralen nur in der Mitte der Blasen diese Zahlen ergeben; an den beiden Enden liegen sie ganz bedeutend enger.

Schnitte durch die Tb. zeigen, daß die Blasenwand ungemein dick und jeder Spiralfaden fast doppelt so hoch wie breit ist (Fig. E). Die Schicht, in der die Spiralfäden liegen, ist auf den Schnitten gar nicht erhalten oder wenigstens absolut nicht gefärbt. Ob die Spiralfäden, wie MACLOSKEY meint, durch einen Faltungs- und Verdickungsprozeß entstehen, konnte ich nicht direkt entscheiden, glaube aber, daß sie mehr sind als bloß verdickte Falten, da Verschiedenes darauf hindeutet, daß die Zwischenschicht, welche sie verbindet, in

Hinsicht auf Struktur und chemische Zusammensetzung von ihnen verschieden ist. Doch werde ich hierauf erst im nächsten Abschnitt eingehen.

Die Lage der Tb. im Körper trägt sehr zur Erhöhung seiner Stabilität bei, denn, wie Fig. A wohl zu zeigen geeignet ist, liegen sie infolge einer leichten Durchbiegung des Abdomens oberhalb seines Schwerpunkts. Besonders die Vb. liegen so hoch, daß sie den Thorax dorsal etwas vorwölben. Diese freie Lage ermöglicht recht genaue Messungen und Beobachtungen der Tb.

Die erwähnte ventrale Einrollung der Tb. sieht man von oben her nicht, indes zeigen besonders die Vb. alter Tiere in Dorsalansicht eine schwach halbmondförmige, nach außen offene Krümmung. Ein Bild hiervon gibt Fig. B.

Die Tb. sind in ihrer Umgebung durch zarte und schwer zu beobachtende Zellenstränge verankert, die POUCHET „tractus“ nennt. Dieser Forscher beschreibt auch gewisse Bewegungen der Vb. um eine Achse, die quer unter ihnen hindurchgehen würde. Sie werden,



Fig. E.

Wand einer Vorderblase. Längsschnitt, 10 μ . Gefärbt mit ZELOF. Hämatoxylin und Eosin. Zeichenokular 494:1.

soweit man sehen kann, durch Bewegungen der benachbarten Organe, besonders des Pharynx, hervorgerufen und sind wohl ohne Bedeutung für die Physiologie der Tb., zumal sie an den Hb. nie zu beobachten waren.

Etwas wichtiger mag die Rolle des Pigments sein, das sich stets auf der Dorsalseite der Tb., und nur dort, aufgelagert findet. Es besteht aus ziemlich groben, dunkelbraunen Körnchen, die in einer Schicht von polygonalen Zellen liegen. Diese Zellschicht, die wohl den Namen eines Peritoneums verdient, bedeckt die Matrix der Tb. und ist für gewöhnlich schlecht zu erkennen. Das Pigment ist meist in der Mitte jeder Zelle zu einem schwarzbraunen Fleck vereint, so daß die Tb. gesprenkelt erscheinen (Fig. A), kann aber auch zu netzförmigen Figuren zusammenfließen, wie es Fig. B zeigt, und ist dann tiefschwarz. Andererseits vermag es sich so sehr auszu dehnen, daß es die Zellen des Peritoneums völlig erfüllt und nun

deren Zellgrenzen als feine weiße Striche hervortreten. In diesem Falle ist es bräunlich. Werden viele Tiere eng zusammengehalten oder ist das Wasser faulig, so dehnt sich ihr Pigment aus und wird ganz hell.

Ferner ist das Pigment sicher lichtempfindlich. Im allgemeinen dehnt es sich bei Belichtung aus und kontrahiert sich im Dunkeln. Da seine Ausbreitung aber auch noch von anderen Faktoren, so z. B. der Temperatur, abzuhängen scheint, so war der Einfluß des Lichts nicht immer gleich deutlich.

Da das Pigment nur auf der Oberseite der Tb. liegt, so soll es vielleicht ihren durch totale Reflexion erzeugten Silberglanz verdecken und das Tier dadurch weniger auffallend machen. Tatsächlich sieht man Tiere, deren Pigment durch künstlichen Eingriff zerstört ist (vgl. Abschnitt III e), leichter als andere, ob sie aber ihren Feinden schneller zum Opfer fallen, habe ich nicht untersucht. An einen Schutz der Matrix vor schädlichen Strahlen hat man wohl kaum zu denken.

Gegen Ende der Larvenzeit wandert ein Teil der Pigmentzellen, wie es scheint, amöbenartig kriechend, auf die um diese Zeit sehr in die Dicke wachsenden Längsstämme aus, und bei der Puppe sind die Haupttracheen auf ihrem ganzen Laufe von Pigment begleitet.

Fig. A soll zugleich auch einen Überblick über das gesamte Tracheensystem der ausgewachsenen Larve geben. Die beiden Längsstämme, von denen die Figur nur einen darstellt, verlaufen, seitlich gesehen, zickzackförmig. In jedem Segment liegt ein tiefster Punkt ziemlich weit vorn, und zwar gerade an der Stelle, wo die hauptsächlichsten Tracheenäste sich abzweigen. Ein Ast wendet sich dorsal und verästelt sich unter der Haut, ein anderer verläuft senkrecht nach unten, gibt einen starken Zweig an den Darm und einen schwachen an das Ganglion des betroffenen Segments ab und endet ebenfalls unter der Haut. Ferner mündet an dieser Stelle der Seitenstrang oder „Funiculus“ (PALMÉN) des Segments ein, ein leicht zu übersehender dünner Schlauch, der zum rudimentären Stigma führt.

Nahe dem Hinterrande jedes Segments hat der Längsstamm einen höchsten Punkt, und auch hier zweigen Tracheen ab, allerdings nur ein dünnes Stämmchen, das sich zwischen den Muskeln und unter der Hypodermis verliert. Diese Stämmchen vermisse ich im 9. und 10. Segment.

Es fragt sich nun, an welcher Stelle die Tb. in den Längsstamm eingeschaltet sind. Bei den Hb. ist das nicht schwer zu entscheiden. Sie liegen offenbar im 10. Segment vor dem vorderen Verzweigungspunkt. Man entdeckt den Funiculus und den dorsalen Tracheenast, der sich von außen über die Hb. erstreckt; auch der ventrale Zweig mit den Ästen für den Darm und das 10. Ganglion ist vollkommen unverkennbar. Der Hauptstamm zieht also vom Hinterende der Hb. nach vorn bis zum Verzweigungspunkt und dann in einem scharfen Knick schräg aufwärts nach hinten weiter.

Etwas komplizierter liegen die Verhältnisse in der Brust. Man hat die Vb. bislang, ohne Angabe von Gründen, als Erweiterung der Längsstämme in der Mittelbrust angesehen. Dieser Auffassung widerspricht aber, wie ich glaube, ein Teil meiner Befunde. Ich sehe die Vb. als Bildungen der Hinterbrust an. Die Vb. sind gewissermaßen noch näher als die Hb. an den zugehörigen Funiculus (es ist der des 3. Segments) herangerückt, ja sie sind gleichsam in die Verzweigungsstelle hinein verlagert, und der Längsstamm zieht infolgedessen direkt von ihrem Hinterende nach hinten. Der dorsale Tracheenast entspringt an ihrem Vorderende, wächst auf der Innenseite über sie hinweg und verästelt sich über ihnen; auf Fig. A ist er nur an seiner Mündungsstelle zu sehen, da die Iv. ihn zum größten Teile verdeckt.

Eine festere Grundlage würde diese Auffassung erhalten, wenn es sich herausstellte, daß die Bulbi Stellen sind, wo die Längsstämme zweier Segmente aneinanderstoßen und verschmolzen sind. Den Beweis dafür muß ich leider schuldig bleiben. Ich erinnere mich aber, bei gewissen Fliegenmaden (*Lonchaea*), bei *Culex* und bei den pädogenetischen Larven von *Miastor* da, wo die Tracheen der beiden Körperhälften median zusammenstoßen, knopfförmige Anschwellungen gesehen zu haben, die den Bulbi von *Corethra* sehr ähnelten.

Läßt man diese Deutung gelten, so endet der Längsstamm des 3. Brustsegments nach vorn zu mit dem Bulbus vor den Vb., und die dicht vor dem Bulbus befindliche Verzweigung ist der hintere Tracheenast der Mittelbrust. Der vordere Verzweigungspunkt des 2. Segments, unverkennbar durch die Entsendung eines Astes zum 2. Brustganglion, gibt zugleich die Trachee ab, welche später in die Bildung des Nackenrohres der Puppe eingeht.

Ich glaube daher, daß das Nackenrohr eine Bildung der Mittelbrust ist.

Die Zeichnung des Tracheensystems in der Vorderbrust gebe ich mit Vorbehalt, wenigstens was den Funiculus betrifft. Denn trotzdem ich ihn oft deutlich zu erkennen glaubte, habe ich ihn ebenso oft durchaus nicht finden können. Er ist jedenfalls sehr schwach ausgebildet. Trotzdem glaube ich mich berechtigt, diese Region des Tracheensystems dem 1. Segment zuzuzählen, denn der ventrale Ast, welcher das 1. Brustganglion versorgt, ist stets vollkommen deutlich, und ich halte es bei der Segmenttreue der Insecten nicht für angebracht, anzunehmen, daß die Versorgung der Ganglien anders als vom zugehörigen Segment aus geschehen könne.

Weiter nach vorn erstreckt sich der Längsstamm in den Kopf und gibt dort Äste für das Ober- und Unterschlundganglion ab. Seine letzten Ausläufer liegen im Stirnfortsatz unter der Anlage der Imago-Antenne.

Im letzten Segment reichen feine Äste des Längsstammes bis in die Spitzen der Analanhänge.

Allgemein kann man sagen, daß die Tracheen außerordentlich schwach entwickelt sind. Hirn, Gonaden, Mittel- und Enddarm sind noch am besten versorgt.

Das Tracheensystem ist keineswegs in seiner ganzen Ausdehnung mit Luft gefüllt, sondern der größte Teil der Längsstämme und alle Funiculi sind leer. Gefüllt sind dagegen sämtliche Nebenäste (mit Ausnahme des Astes, der sich ins Nackenrohr erstreckt). Ihre Füllung reicht von den feinsten Endigungen bis zum Längsstamm und erfüllt auch diesen manchmal noch nach beiden Seiten auf eine kurze Strecke hin. Von den Ästen des 4.—6. Segments findet man manchmal einige nicht gefüllt.

Die Längsstämme sind in der Nähe der Tb. auf eine Strecke weit luftgefüllt, nämlich im 10. Segment vom Bulbus bis zur Abzweigungsstelle des Funiculus und in der Brust von der Funiculismündung im 2. bis zu der im 3. Segment. Außerdem sind sie im Kopf und im letzten Segment mehr oder weniger weit gefüllt.

Es muß nun noch kurz von den Veränderungen gesprochen werden, die gegen die Verpuppung hin im Tracheensystem auftreten. Auf die zahlreichen Anlagen neuer Äste, die sich an den verschiedensten Stellen ausbilden und bis zur Verpuppung sämtlich luftleer bleiben, will ich nicht näher eingehen. Dagegen muß ich erwähnen, wie das Nackenrohr der Puppe sich um diese Zeit ausbildet (Fig. F).

Die Trachee, welche seine Innenwand auskleidet, hat sich in

2 scharf voneinander abgesetzte und durch einen Knick getrennte Teile gesondert. Der distale Teil bildet das eigentliche Nackenrohr (*N*) und ist von einer Ausstülpung der Hypodermis (*H*) umkleidet, wie ein Finger von einem Handschuh. An der Spitze des Nackenrohres sind Hypodermis und Matrix miteinander verwachsen.

Der proximale Teil, den ich die Wurzel (*W*) nenne, mündet direkt in den Verzweigungspunkt des 2. Brustsegments, von dem auch der Funiculus (*F*) seinen Ursprung nimmt. Die Wurzel sowohl wie das eigentliche Nackenrohr, das sich späterhin noch sehr

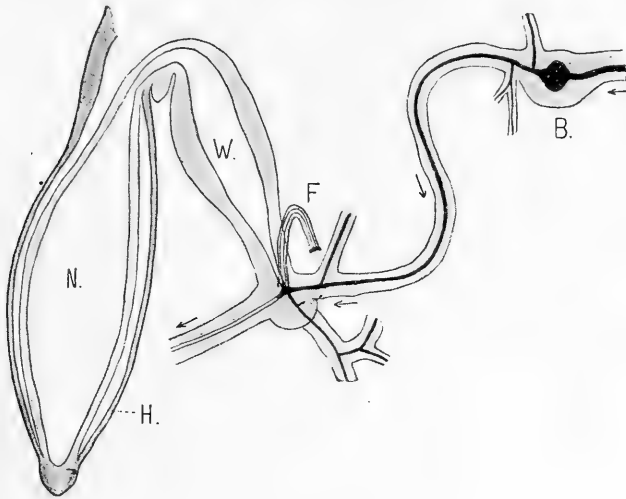


Fig. F.

Anlage des Nackenrohres der Puppe. Zeichenokular. 300:1.

Luftinhalt dunkel. *B* Bulbus. *F* Funiculus. *H* Hypodermis. *N* Nackenrohr, *W* seine Wurzel. Die Pfeile geben den Verlauf des Längsstammes an.

stark in die Länge streckt, sind nicht etwa mit Luft, sondern mit Flüssigkeit erfüllt.

Zugleich hat sich nun die Matrix der Längsstämme stark abgehoben und eine neue, viel weitere Intima gebildet, die an ihrer Spiralstruktur leicht zu erkennen ist. Die Funiculi werden dagegen nur wenig dicker, mit Ausnahme der im 4. Segment befindlichen, die den Längsstämmen an Dicke völlig gleichkommen und auch ebenso wie sie geringelt sind.

c) Chemisch-physikalische Eigenschaften der
Blasenwand.

Die Tb. bestehen aus einer kolloidalen Substanz, über deren Verhalten ich einige Erfahrungen sammeln mußte, um die Physiologie der Schwimmblasen zu verstehen.

Diese Arbeit wurde mir sehr erschwert durch das quantitativ höchst verschiedene Verhalten der Individuen sowie durch die nach dem Tode an den Blasen auftretenden Veränderungen.

Mißt man aus dem Körper eines frisch getöteten Tieres stammende Tb. (über die Technik s. u.), so findet man, daß sie binnen kürzerer oder längerer Zeit deutlich an Größe zunehmen:

Versuch 1.

1 h 45' lh.	im lebenden Tier	463 μ ,	Tier getötet,	lh. isoliert.
2 h 30' lh.		491 μ		
4 h 10' lh.		520 μ		
5 h 5' lh.		535 μ		

Im folgenden Versuch wurde die Beobachtung über mehrere Tage ausgedehnt, und dabei zeigte es sich, daß die Vergrößerung allmählich wieder zurückging.

Versuch 2.

4. März.	12 h Tier getötet, Blasen isoliert.		
		lv.	lh.
	12 h 50'	855 μ	721 μ
	2 h 20'	884	738
	4 h 25'	906	766
	6 h 10'	917	781
5. März.	9 h 15'	918	783
	11 h 50'	917	783
	1 h 50'	895	765
	2 h 50'	884	749
	4 h 50'	870	738
6. März.	8 h 20'	861	735

Daß es sich tatsächlich um eine Eigenschaft der Blasenwand und nicht um eine passive Dehnung derselben handelt, geht daraus hervor, daß die Vergrößerung auch dann stattfindet, wenn die Blase angestochen oder die Luft herausgedrückt ist:

Versuch 3.

3. März. 4 h 30' Tier getötet, rv. isoliert und Luft mittels Deckglas vorsichtig herausgedrückt. rv. = 833 μ

4. März. 1 h rv. 850 μ

In allen diesen Fällen handelte es sich um Blasen, die durch Zerzupfen des Tieres isoliert wurden und deren Quellung (denn nur um einen Quellungsvorgang kann es sich handeln) in der hierbei entstehenden Mischung von Blut und Wasser erfolgte. Es überraschte mich sehr, als ich sah, daß die Quellung ausblieb oder wenigstens kaum meßbar ward, sobald die Blasen in anderes Wasser gebracht wurden. Das ließ in der Körperflüssigkeit einen Stoff vermuten, der die Blasenwand zur Quellung bringt. Und die folgenden Versuche scheinen diese Annahme zu bestätigen.

Versuch 4.

2 h 5'. Tier getötet, rv. isoliert, in Leitungswasser

2 h 25'. rv. 725 μ

3 h. rv. ebenso, keine Quellung erfolgt. Nun das Blut des Tieres zugesetzt.

3 h 50'. rv. 738 μ

4 h 25'. rv. 749 μ

5 h. rv. 752 μ

5 h 57'. rv. 761 μ

Versuch 5.

3 h Tier getötet, rv. isoliert, in Leitungswasser.

3 h 10'. rv. 749 μ . Das Blut des Tieres unterm Deckglas zugesetzt.

3 h 23'. rv. 760 μ

4 h 10'. rv. 765 μ

5 h 55'. rv. 772 μ

Als Kontrolle diente die lv. desselben Tieres, sie befand sich in Leitungswasser und maß 3 h 10' 742 μ , 5 h 55' 744 μ , d. h. ihr Wachstum blieb innerhalb der Fehlergrenze und war auf jeden Fall ganz bedeutend schwächer als das von rv.

Solange das Tier lebt, kommt das Blut offenbar nie, wenigstens nie unbeschränkt, in Berührung mit der Blasenwand, denn sonst müßte diese quellen. Wenn der Stoff, der die Quellung bewirkt, an die Tb. gelangen soll, so ist die Vermittlung der Matrixzellen dazu nötig.

In Zusammenhang damit machte ich folgende merkwürdige Beobachtung. Zerquetscht man einem lebenden Tiere eine Tb., was

ohne große Schädigung des Organismus geschehen kann (ich bespreche diese Versuche in Abschnitt III e), so vergrößert sich die verletzte Blase im Laufe weniger Tage derart, daß es meist ohne Messung, durch bloßen Vergleich mit der danebenliegenden unverletzten, deutlich wird. Das muß darauf beruhen, daß die Matrixzellen durch das Quetschen absterben, bzw. daß das Blut, wie es regelmäßig geschieht, die Tb. von innen erfüllt und ihre Wand zum Quellen bringt.

Übrigens ist darauf hinzuweisen, daß kranke Corethren stets und betäubte meist leichter als Wasser werden und an der Oberfläche treiben. Versuche sind hier schwer anzustellen, weil man es nicht so in der Hand hat, die Tiere krank zu machen. Immerhin gelang es mir einigemal, wenn ein Tier erkrankte, das ich unter ständiger Beobachtung hielt, eine starke Vergrößerung seiner Tb. festzustellen, die mit jenem unnatürlichen Leichterwerden Hand in Hand ging.

Versuch 6.

11. Dez. Tier gesund und im Gleichgewicht, rv. 760 μ , rh. 601 μ
 13. Dez. Tier zu leicht. Krankheitssymptome vorhanden, rv. 775 μ ,
 rh. 642 μ
 17. Dez. Tier viel zu leicht. rv. 823 μ , rh. 671 μ .

Sehr deutlich zeigte sich diese pathologische Quellung auch bei den Tieren, die ich bei Luftabschluß hielt. Näheres hierüber bringt Abschnitt e.

Der Beweis, daß die Blasenwände oder Teile von ihnen sehr stark hygroskopisch sind und durch Wasseraufnahme erheblich aufquellen, ist nicht schwer zu führen. Läßt man nämlich eine isolierte Tb. auf dem Objektträger eintrocknen, so schrumpft sie zu sehends auf fast $\frac{2}{3}$ ihrer Länge zusammen. Zurück in Wasser gebracht, quillt sie in wenigen Augenblicken wieder zu ihrer alten Größe auf.

Versuch 7.

Blase isoliert und mit feiner Nadel an einer Spitze angestoßen (um etwaigen Widerstand der eingeschlossenen Luft gegen die Verkleinerung aufzuheben! Der feine Riß beeinträchtigt die Messung nicht). Länge in Wasser 677 μ .

Blase austrocknen lassen: Länge 487 μ .

Zurück in Wasser: Länge 677 μ .

Gleichen Erfolg wie Austrocknen, nur in geringerem Grade, hat Behandlung der Tb. mit Alkohol oder Kochsalzlösung, also wasseranziehenden Mitteln:

Versuch 8.

Blase isoliert, angestochen (vgl. Versuch 7)
 Länge in Wasser 742 μ
 In 95 % Alkohol gebracht: Länge 647 μ
 Zurück in Wasser: Länge 749 μ

Schon hier sieht man, daß die Blase beim Zurückbringen in Wasser auf etwas mehr als ihre ursprüngliche Größe anwächst. Viel stärker zeigte sich das nach der Behandlung mit Kochsalzlösung:

Versuch 9.

Blase isoliert, angestochen. In Aqua destill. Länge 826 μ
 In konz. NaCl-Lösung: Länge 783 μ
 Zurück in Aqua destill. Länge 873 μ (!)
 Nach 15 Minuten: Länge 895 μ .

Die Wirkung der Salzlösung besteht also darin, daß sie Schrumpfung hervorruft, aber die Quellfähigkeit steigert. Eine ähnliche Rolle spielt möglicherweise der im Blut gelöste Stoff im normalen Leben des Tieres. —

Da alle diese Fälle von Schrumpfen und Wiederaufquellen sich in derselben Weise vollziehen, wie sämtliche noch zu besprechenden Formänderungen der Tb., sowohl die normalerweise erfolgenden als die künstlich hervorgerufenen, empfiehlt es sich, den Vorgang gleich hier zu schildern.

Kurz gesagt beruht jede Größenänderung der Tb. auf einer Streckung oder Verkürzung senkrecht zur Ebene der Spiralfäden. D. h. die Dicke der Blasen bleibt sich gleich, nur Krümmung und Länge ändern sich. Der Krümmungsradius wächst, wenn die Blase sich zusammenzieht (s. Fig. G), und z. B. die durch Trocknen geschrumpften Tb. zeigen überhaupt keine Krümmung mehr.

Eine geringe Dickenabnahme findet übrigens doch statt. Man

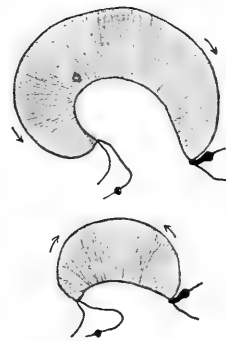


Fig. G.

Schema des Wachstumes der Schwimmblasen. Dehnen und Schrumpfen erfolgt in der Pfeilrichtung.

kann sie nicht direkt, sondern nur durch einen Kunstgriff messen. Zerrißt man eine Tb. mit zwei Nadeln, so bekommt man lange, schmale Streifen, die aus einigen parallel laufenden Spiralfäden bestehen. Diese zeigen beim Eintrocknen eine deutliche Verkürzung:

Versuch 10.

Streifen von 1049 μ Länge.

Derselbe trocken: 1018 μ

Zurück in Wasser gebracht, nahm er sehr langsam die alte Länge wieder an.

Jedenfalls ist diese Schrumpfung ungemein gering im Vergleich zu der senkrecht dazu stattfindenden.

Ich suche mir das so zu erklären, daß die Spiralfäden aus einem weniger stark quellenden Stoff bestehen als die Schicht, welche sie verbindet; es ist aber natürlich auch möglich, daß die Blasenwand nach Art einer Ziehharmonika gefaltet ist und daß die Falten durch das Quellen flacher werden. Ohne die Annahme einer verschieden starken Quellbarkeit käme man indes auch hierbei nicht aus. Ich nenne jedenfalls die stark quellende Substanz, welche die Zwischenschicht der Blasenwand bildet, „Trachein“ und lasse die Frage, ob auch die Spiralfäden aus Trachein bestehen, vorläufig offen.

Scharf zu scheiden von der bisher besprochenen Quellfähigkeit der Tb. ist ihre Dehnbarkeit, d. h. die passive Formänderung, die die Wand z. B. dann erleidet, wenn die in den Tb. eingeschlossene Luft durch irgendwelche physikalischen Einflüsse ausgedehnt wird.

Das geschieht am bequemsten durch Verminderung des Luftdrucks. Die Dehnung ist nicht sehr stark, aber an isolierten Tb. recht gut meßbar. Sie geht fast sofort zurück, wenn der normale Luftdruck wiederhergestellt wird. Erhöhter Druck verkleinert umgekehrt die Tb.

Versuch 11.

Normaler Druck	Blasenlänge	657 μ
Unterdruck (— 19 cm Quecksilber)	„	677 μ
Überdruck (+ 42 „ „)	„	646 μ

Erfolgt die Erhöhung des Drucks zu plötzlich, so stülpt sich manchmal die Blase vom einen Ende her ein, durch Unterdruck läßt sich die Einstülpung rückgängig machen.

Da der folgende Abschnitt von den anderen bei Druckänderung

auftretenden Erscheinungen handelt, so kann ich sie hier übergehen. Sogleich erwähnen will ich aber, daß die Dehnbarkeit des Tracheins kürzere oder längere Zeit nach dem Tode, gewöhnlich binnen 24 Stunden, erlischt, so daß die Tracheenwand dann entweder dem auf sie ausgeübten Druck Widerstand leistet oder durch ihn zum Platzen gebracht wird. Die Quellungsfähigkeit solcher Tb. ist indes keineswegs erloschen, und auch das deutet darauf hin, daß wir es hier mit zwei ganz verschiedenen Eigenschaften zu tun haben.

Wichtig schien es mir, zu prüfen, ob die Blasenwand für Luft durchlässig sei. Der folgende Versuch spricht dafür.

Versuch 12.

12 h 25'. rv. in Leitungswasser 815 μ
 12 h 55'. Ebenso. In ausgekochtes, sehr luftarmes Wasser gebracht.
 1 h 2'. rv. 810 μ
 1 h 7'. rv. 807 μ
 1 h 13'. rv. 805 μ . Versuch abgebrochen, da nun von den Enden her allmählich Wasser eindrang. Zur Kontrolle diente lv., die die ganze Zeit in Leitungswasser lag und 805 μ maß.

Der Vorgang ist natürlich so zu verstehen, daß das luftarme Wasser der Blase durch die Wand hindurch Luft entzog und diese dadurch kleiner wurde. Der Wert ist zwar sehr gering, aber ich konnte hier sehr genaue Messungen machen, weil ich die Pigmentschicht der Tb. entfernt hatte. Der Versuch wurde mit gleichem Erfolg wiederholt.

Ob freilich auch die lebende Matrix Luft durchläßt, wird durch diesen Versuch nicht entschieden. Daß sie es tut, werde ich in Abschnitt e darlegen.

Endlich muß ich hier eine Erscheinung besprechen, der ich wenig nachgeforscht habe, weil ich sie an den Tb. lebender Tiere nie auftreten sah. Setzt man die isolierten Tb. ungleichmäßiger Erwärmung aus, indem man sie z. B. in der Sonne stehen läßt, so bilden sich an ihrer Innenwand Flüssigkeitströpfchen, die sichtlich wachsen und zusammenfließen. Noch besser lassen sie sich erzeugen, wenn man mit einem heißen Gegenstand über das Deckglas fährt, unter dem die Tb. liegt. Die Tröpfchen bilden sich dann auf der kühleren Seite in sehr großer Menge, und die erhitzte Seite zieht sich leicht zusammen. Es scheint demnach, als entstünden sie dadurch, daß die erhitzte Stelle Wasser in Dampfform abgibt, das

sich auf der anderen Seite niederschlägt. Haben sich erst einmal Tröpfchen gebildet, so verschwinden sie nur sehr langsam.

d) Verhalten der Tracheenblasen bei Druckänderung.

Vorausgeschickt sei eine kurze Besprechung der zu diesen Versuchen verwandten Apparate. Für Vorversuche und zur Beobachtung des spezifischen Gewichts (der Sinkgeschwindigkeit) der Tiere benutzte ich mit Vorteil die sogenannten Bakteriengläser nach *СОВКА*, schnapsflaschenähnliche Gefäße mit zwei parallel geschliffenen Wänden und langem Hals, der sich durch einen durchbohrten Gummistopfen sehr fest schließen läßt.

Zur Beobachtung mit starken Objektiven und zu Messungen, bei denen das Objekt festliegen mußte, diente mir eine „Druckkammer“, die ich kurz beschreiben möchte, da sie sich gut bewährt hat. Sie besteht aus 2 starken Messingplatten von 8 cm Durchmesser und 3 mm Dicke. Die obere Platte trägt ein rundes Loch von 2 cm Durchmesser, auf das von unten eine 2 mm starke Glasscheibe von 4 cm Durchmesser fest aufgekittet ist. Unter dieser Glasplatte befindet sich das Objekt, entweder durch ein Deckglas in seiner Lage gehalten oder in eine sogenannte feuchte Kammer eingeschlossen, einen flachen Glasring mit aufgelegtem Deckglas. In letzterem Falle muß der Glasring an einer Stelle der Peripherie unterbrochen sein, damit die Druckänderungen sich ungehindert ins Innere der feuchten Kammer fortpflanzen können.

In die untere Messingplatte ist ein Loch von 3,4 cm Weite geschnitten und mit einer Glasscheibe von 3 mm Dicke und 6 cm Durchmesser bedeckt. Diese braucht nicht aufgekittet zu werden, sondern bildet selbst den unteren Abschluß der Druckkammer. Ein Gummiring von 4,6 cm lichter Weite stellt die Verbindung zwischen dieser Glasscheibe und der oberen Messingplatte her, und 3 starke Schrauben, von denen Fig. H nur eine zeigt, pressen die beiden Platten gegeneinander.

Das Absaugen bzw. Einpressen von Luft in die Kammer geschieht durch einen engen Kanal, der die obere Platte horizontal durchbohrt und sich in ein Ansatzrohr fortsetzt, wie es die Figur zeigt. Um den Druck plötzlich aufheben zu können u. dgl., ist noch ein zweiter derartiger Kanal vorhanden, der natürlich für gewöhnlich geschlossen ist.

Wenn es darauf ankam, den angewandten Druck zu messen, so erzeugte ich ihn durch einen Gummischlauch und zwei Glaskugeln voll

Quecksilber, von denen die eine an der Wand befestigt war und die andere mit dem Schlauch zugleich gehoben und gesenkt werden konnte. Von der festen Glaskugel führte ein starker Gummischlauch zur Druckkammer.

Die Differenz der beiden Quecksilberniveaus zeigte mir dann direkt, um wieviel ich den Druck in der Kammer erhöht oder verringert hatte.

Um ganz schwache Druckänderungen zu erzeugen, benutzte ich einen Apparat, der dem beschriebenen völlig gleich, nur befand sich im Schlauch und in den Kugeln nicht Quecksilber, sondern Wasser. —

Ich habe bereits bei Besprechung der Probleme geschildert, daß die *Corethra*-Larve (nicht die Puppe, wie KROGH meint) einem cartesianischen Taucher gleicht, da infolge der Dehnbarkeit der Blasenwände jede Druckschwankung ihr spezifisches Gewicht ändert.

Die Ähnlichkeit mit dem erwähnten physikalischen Spielzeug



Fig. H.

Druckkammer. Radialschnitt. 1:1.

Schwarz: Gummi. Punktiert: Metall. Weiß: Glas.

A Ansatzrohr für den Druckschlauch.

geht noch weiter: bekanntlich gelingt es nicht, den cartesianischen Taucher so auszubalancieren, daß er in einer homogenen Flüssigkeit wirklich bewegungslos schwebt, sondern stets steigt oder sinkt er mit wachsender Geschwindigkeit.

Das gilt auch für die *Corethra*-Larve. Sie steht nur scheinbar vollständig unbewegt im Wasser. Genaue Beobachtung lehrt, daß sie stets, obwohl kaum meßbar, fällt oder steigt und sich nur dadurch in einer bestimmten Wasserschicht halten kann, daß sie von Zeit zu Zeit einen kleinen „Sprung“ nach oben oder unten macht.

Die Geschwindigkeit, mit der Larven, die man auf den ersten Blick als schwebend bezeichnen würde, steigen oder sinken, ist allerdings sehr gering, sie beträgt im Mittel vielleicht 0,5—1 cm pro Minute. Zur Messung dieser Geschwindigkeiten benutzte ich einen Glasmaßstab mit eingezätzter Skala. Um die an den Wänden von

Glasgefäßen durch Strahlung entstehenden Strömungen möglichst zu vermeiden, setzte ich das Glas mit den Versuchstieren in ein anderes, das etwas weiter war und Wasser von gleicher Temperatur enthielt.

Um eine Larve aus dem Gleichgewicht zu bringen, genügen ziemlich geringe Druckänderungen. Vermindert man den Druck um den einer Quecksilbersäule von 10 cm, so ist das Schwebvermögen bereits deutlich gestört. Das Tier steigt in etwa 25 Sekunden 1 cm und versucht durch Körperbewegungen dagegen anzukämpfen.

Diese Bewegungen, mit denen das Tier sich in seiner Lage halten will, sind so bezeichnend und treten mit solcher Regelmäßigkeit auf, daß sie geradezu ein Merkmal für Störungen des spezifischen Gewichts abgeben. Man könnte denken, daß das Tier etwa die Dehnung seiner Tb. direkt empfinde, aber genau dieselben Bewegungen traten auch dann auf, wenn auf anderem Wege, also ohne das Volum der Tb. zu beeinflussen, eine Änderung seines spezifischen Gewichts hervorgerufen wurde, so z. B. beim Fressen. Ferner erhält man sie, wenn man das Tier in eine Flüssigkeit von anderem spezifischen Gewicht setzt. Ich glaube nicht, daß ihm die Größe oder der Füllungszustand seiner Tb. direkt durch Nervenleitung vermittelt wird, sondern meines Erachtens nimmt das Tier mit Hilfe seiner großen und zahlreichen Sinnesborsten die Art und Stärke seiner Vertikalbewegungen wahr. —

Am Vorhandensein der Regulation bei verändertem Druck (siehe Teil I) ist nicht zu zweifeln. Sie wirkt vor allem deshalb so verblüffend, weil die Tiere, nachdem sie sich z. B. an erhöhten Druck gewöhnt haben, bei Wiederherstellung normalen Druckes viel zu leicht werden und sich nun erst wieder an diesen gewöhnen müssen. Das läßt den Vorgang wie eine echte Anpassung oder Regulation erscheinen.

Nach meinen Erfahrungen erfolgt die Regulation, besonders bei Unterdruck, langsamer als KROGH angibt, doch spielt auch hier wieder die Verschiedenheit der Individuen eine große Rolle. Zur Orientierung gebe ich nachstehend einen Versuch wieder, der nach dem Muster des KROGH'schen ausgeführt wurde.

Versuch 13.

14. Febr. 12 h. 3 Tiere unter 40 cm Hg Überdruck. Sie sinken in etwa 15 Sek. 1 cm.

1 h 35'. Tiere nur noch wenig zu schwer, sinken in etwa 35 Sek. 1 cm.

15. Febr. 1 h. Alle schweben. Normaldruck hergestellt: alle werden viel zu leicht, steigen in ca. 8 Sek. 1 cm.

16. Febr. 11 h. Alle schweben.

12 h. Unterdruck von — 30 cm Hg hergestellt: Alle viel zu leicht, steigen in ca. 10 Sek. 1 cm.

17. Febr. 11 h. 1 Tier schwebt, 2 noch zu leicht.

5 h 50'. 2 Tiere schweben, eins steigt in 30 Sek. 1 cm.

18. Febr. 9 h 15'. Alle praktisch im Gleichgewicht. Normaldruck hergestellt: Alle werden etwas zu schwer.

KROGH erwähnt eine Larve, die nicht imstande war, bei Unterdruck zu regulieren. Zweifellos war das Tier krank und wäre auch ohne Anwendung von Unterdruck zu leicht geworden (vgl. den vor. Abschnitt).

Die Vergrößerung der Tb. bei Unterdruck kann im lebenden Tier gemessen werden, und es ergibt sich dann, daß die Regulation darin besteht, daß diese Dehnung der Tb. allmählich zurückgeht:

Versuch 14.

12. Dez. 3 h 30'. Normaldruck, Tier schwebt, rh. 535 μ , lh. 504 μ .

3 h 38'. Unterdruck hergestellt (ca. — 40 cm Hg): Tier zu leicht, rh. 567 μ , lh. 534 μ .

5 h 30'. rh. 541 μ , lh. 510 μ .

6 h 30'. rh. 535 μ , lh. 504 μ , also normale Größe; Tier schwebt. Normaldruck hergestellt: Tier zu schwer, rh. 505 μ , lh. 491 μ .

Sobald ich das wußte, ging ich dazu über, isolierte Tb. unter veränderten Druck zu setzen, denn hierbei mußte es sich zeigen, ob die Regulation organisches Geschehen oder ein bloßer mechanischer Vorgang sei.

Ich führe hier aus einer Reihe von Versuchen den am besten gelungenen an, der das Verhalten einer Blase bei Unter- und Überdruck zeigt. Die Messungen sind recht genau (1 Teilstrich = 11,2 μ), hier aber nur teilweise wiedergegeben, um das Protokoll nicht unnötig in die Länge zu ziehen. Jeder Wert ist das Mittel aus 2 Messungen.

Versuch 15.

6. März. 8 h 35'. Tier getötet, rh. isoliert, in Leitungswasser, Peritoneum entfernt.

9 h. rh. 682 μ . Unterdruck von — 40 cm Hg. Darauf: rh. 718 μ .

9 h 10'. 716 μ

9 h 15'. 705 μ

9 h 20'. 701 μ

9 h 25'.	699 μ	
9 h 30'.	693 μ	
9 h 35'.	689 μ	
9 h 40'.	686 μ	
9 h 45'.	683 μ	
9 h 50'.	682 μ	
9 h 55'.	682 μ	
10 h.	682 μ .	Langsam Normaldruck wiederhergestellt. rh. ging zurück auf 671 μ (!)
10 h 5'.	672 μ	
10 h 40'.	675 μ	
11 h.	679 μ	
12 h.	681 μ	
1 h 45'.	682 μ ,	also die normale Länge
1 h 55'.	Druck um 40 cm Hg erhöht:	rh. 669 μ
2 h.	671 μ	
2 h 55'.	671 μ .	Normaldruck hergestellt. rh. stieg sofort auf 694 μ (!) und dann allmählich bis auf 705 μ (Elastische Nachwirkung?)
7. März. 8 h 15'.	rh. 682 μ ,	also wieder normale Länge. Dehnbarkeit erloschen, die Blase platzte, als der Druck um 40 cm Hg verringert wurde.

Zur Kontrolle diente die lh. desselben Tieres, die während der ganzen Dauer des Versuchs gemessen wurde und ihre Länge von 626 μ unverändert beibehielt.

Dieser Versuch enthält alles, was zur Erklärung des Regulationsphänomens nötig ist, denn er zeigt, daß auch tote Tb. eine Änderung ihres Volums regulieren. Die Tb. in Versuch 15 verhielt sich nicht anders, als wenn sie im lebenden Tier gedehnt und zusammengepreßt wäre, d. h. die Regulation ist ein völlig mechanischer Vorgang, der ohne Willen und Zutun des Tieres erfolgt.

Die richtige Deutung ist vielleicht folgende. Bei Verringerung des Drucks dehnt sich das Gas in den Tb. aus, findet aber, da die Blasenwand nicht unbegrenzt dehnbar ist, bald einen Widerstand. Der Gasdruck in den Tb. sinkt daher zwar, kann aber nicht so tief sinken wie im umgebenden Wasser und im Blut. Nun hatten wir bereits im vorigen Abschnitt die Durchlässigkeit der Blasenwand für Luft erkannt. Die Folge wird sein, daß so lange Gas aus den Tb. ins Blut diffundiert, bis wieder Gleichgewicht besteht, d. h. bis die Dehnung der Blasenwand völlig zurückgegangen ist, die Blase also ihr normales Volum wiedererlangt hat und das Tier schwebt.

Nun ist aber die Luftmasse in den Tb. kleiner geworden, und demnach müssen die Tb. bei Wiederherstellen normalen Druckes unter ihre Normalgröße sinken, und das Tier wird zu schwer.

Infolge der Elastizität der Blasenwand besteht jetzt in den Tb. ein geringerer Druck als eine Atmosphäre, und deshalb diffundiert nun Gas in die Blasen hinein, bis sie ihr normales Volumen wiedererlangt haben.

Die Wirkung von Überdruck ist völlig entsprechend: wegen der geringen Nachgiebigkeit der Blasenwand herrscht im Innern der Tb. zunächst ein tieferer Druck als in ihrer Umgebung, und erst durch Diffusion von Luft durch die Blasenwand nach innen stellt sich hier Gleichgewicht her. Und da die Tb. nun eine größere Luftmenge als vorher umschließen, so müssen sie sich über die Normalgröße dehnen oder platzen, wenn Normaldruck wiederhergestellt wird.

In Versuch 15 ist die Regulation bei Überdruck an sich wenig deutlich, aber daraus, daß nachher bei Aufheben des Überdruckes eine so starke Größenzunahme erfolgte, geht ja klar hervor, daß der starke Druck Luft in die Blase hineingepreßt hatte. Außerdem sah ich in einem anderen Versuche eine isolierte Tb. bei Überdruck ihre normale Größe allmählich wiedererlangen. Diese Blase platzte, als der Normaldruck wiederhergestellt wurde.

Damit scheint mir das КНООН'sche Phänomen theoretisch erklärt. Indes halte ich es für mindestens denkbar, daß dieser diffusionelle Ausgleich, wie ich ihn eben geschildert habe, nicht der einzige Vorgang ist, der die Regulation zustande bringt. Wahrscheinlich tritt wenigstens bei Überdruck zugleich jener echte Regulationsmechanismus in Tätigkeit, von welchem das Tier stets Gebrauch macht, wenn es zu schwer wird. Von dieser Art der Regulation werde ich in Abschnitt III d noch ausführlich zu sprechen haben.

Da aber den Larven nach meinen Erfahrungen die Fähigkeit, Gewichtsverminderungen zu kompensieren, fehlt (auch hierüber vgl. Abschnitt III d), so erfolgt die Regulation bei Unterdruck wohl ausschließlich in der Weise, wie ich es oben angegeben habe.

Wird der Unterdruck so stark, daß die Tb. platzen, so tritt eine Reihe von Erscheinungen auf, die ich nicht hier, sondern erst in Abschnitt f schildern möchte.

e) Verhalten der Larven bei Luftmangel.

Das Sauerstoffbedürfnis der *Corethra*-Larven ist im Vergleich zu dem anderer Insecten ungewöhnlich gering, wie denn überhaupt ihr Stoffwechsel infolge der Seltenheit von Körperbewegungen recht stark herabgesetzt ist. Während bei mittlerer Temperatur *Culex*

rund 80 und *Mochlonyx* immerhin ca. 40 Herzschläge pro Minute hat, zuckt das Herz von *Corethra* nur etwa 15—20 mal in der Minute (nach LEYDIG sogar nur 12mal).

So läßt sich vielleicht die auffallende Tatsache erklären, daß man Corethren in frisch ausgekochtes, also sehr luftarmes Wasser setzen und das Gefäß durch einen luftdicht aufgeklebten Deckel mehrere Tage lang abschließen kann, ohne daß der Tod eintritt, ja fast ohne daß die Tiere betäubt werden. Bei recht niedriger Temperatur ist diese Widerstandskraft gegen Luftmangel geradezu verblüffend.

Versuch 16.

1. Dez. 1913. 2 Larven, die zur Gewöhnung seit einigen Tagen in kaltem Wasser gehalten wurden, in 5 cm ausgekochtem Sumpfwasser von der Luft völlig abgeschlossen (Eingeschliffener Deckel mit Vaseline). Das Gefäß völlig dunkel in einen Eisschrank von etwa 4° gestellt.

13. Dez. Beide unbetäubt, auf Reiz lebhaft bewegt. Etwas leichter als Wasser.

12. Jan. 1914. Beide betäubt, bewegungslos, schwerer als Wasser. Herz und Darm völlig unbewegt, Muskeln zeigen weißliche Trübung.

12 h 40'. Tiere in gut durchlüftetes Wasser von 20°.

3 h 30' Ein Tier (A) schlägt bei Reizung mit einem Glasstäbchen mit dem Körper aus. Herzschlag 8—9 pro Minute. Leichter als Wasser. — Das andere (B) völlig unbewegt, Herz still.

14. Jan. 11 h 45'. A spontan bewegt, Trübung der Muskeln verschwunden, Darm bewegt. — B unbewegt, aber binnen mehrerer Minuten einige Herzschläge.

A erholte sich vollständig und lebte noch über einen Monat, B war am 20. Jan. zweifellos tot. Übrigens war A ♀, B ♂.

Freilich kann ich nicht angeben, wieviel Sauerstoff das Wasser in diesem und den folgenden Fällen trotz aller Vorsicht noch enthielt, aber selbst wenn man annimmt, daß es sich nur um eine erhebliche Herabsetzung des normalen O₂-Gehalts handelte, bleibt doch die Tatsache auffallend genug, daß die Tiere in so engem Raum ohne Luftzutritt so lange am Leben blieben. Hier möchte ich den folgenden Versuch anführen, bei dem die völlige Betäubung erst am 20. Tage eintrat, trotzdem jedem Tier nur 1 cm ausgekochten Wassers zur Verfügung stand.

Versuch 17.

22. Jan. 5 Tiere in ein Glasröhrchen mit 5 cm entlufteten Sumpfwassers. Mit einem Gummikork luftdicht verschlossen. Temperatur während der ganzen Versuchsdauer 10°.

24. Jan. Tiere lebhaft, im Gleichgewicht oder etwas zu schwer.

29. Jan. Tiere leichter als Wasser. Bewegungen etwas träger als bei den 5 Kontrolltieren, die am 22. Jan. in 5 ccm lufthaltigen Wassers abgeschlossen worden waren.

2. Febr. Auf Reiz bewegt. Muskeln leicht getrübt. Pigment etwas heller als normal.

10. Febr. Auf Reiz bewegt. (Als praktisches Reizmittel erwies sich das Reiben des nassen Fingers am Glase.)

11. Febr. Keine Bewegung mehr erzielt. Trübung ziemlich stark.

Die Kontrolltiere bewegten sich noch am 16. Febr. Wiederbelebungsversuche wurden nicht angestellt.

Die Widerstandskraft der Larven gegen Sauerstoffmangel ist so außergewöhnlich, daß man diese Eigenschaft geradezu benutzen kann, um die Corethren von dem übrigen Plancton zu trennen. Man braucht nur das ganze Gefäß von der Luft abzuschließen, worauf alle anderen Planctonten absterben und zu Boden sinken. Dann dekantiert man durch ein Netz und erhält so die Corethren gesondert, ohne daß ihnen der Vorgang irgendwie geschadet hätte.

Ich gehe nun zu dem Verhalten der Tb. in luftarmem Wasser über. Es ist individuell sehr verschieden. Sperrt man viele gleichaltrige Larven zusammen in luftarmes Wasser, so werden die Tb. bei einem Teil der Tiere nur kleiner, während sie bei den anderen wie durch starken Druck zerquetscht werden. Diese Deformierung beruht sicher darauf, daß die Blasenwand für Wasser so gut wie undurchlässig ist, und, da innen ein luftverdünnter Raum entsteht, durch den äußeren Luftdruck eingebeult wird. Ist die Blasenwand stark genug, diesen Druck auszuhalten, so kommt es wie in Versuch 12 (Abschnitt II c) nur zu einer Verkleinerung der Tb.

Wenn die Tb. eingebeult werden, scheint die Wand in der Regel zu zerreißen, jedenfalls schwindet durchweg alle Luft aus solchen Blasen und die Tiere liegen am Boden.

Auch die anderen Tiere, deren Tb. sich nur verkleinern, werden dadurch natürlich schwerer. Setzte ich aber die Versuche lange genug fort, so sah ich zu meinem Erstaunen, daß die Tiere wieder ins Gleichgewicht kamen und schließlich sogar zu leicht wurden; Hand in Hand damit ging eine meßbare starke Vergrößerung der Tb.

Die langwierigen Versuche ergaben bei allen 9 Tieren, mit denen sie angestellt wurden, dasselbe Resultat. Die Anordnung war folgende. Eine Glasplatte von 5 mm Dicke, in die ein Loch von 27 mm Durchmesser gebohrt war, wurde mit Wachs luftdicht auf

eine gewöhnliche Glasplatte aufge kittet. So entstand eine flache Glasdose, deren Deckel eine dünne Glasplatte bildete, die mit Vaseline luftdicht auf die durchbohrte Platte aufgeklebt werden konnte. In diese Dose goß ich frisch entlüftetes Wasser und setzte 3 Larven mit der Pinzette hinein.

Zur Unterscheidung der 3 Individuen dienten die Peritrichenkolonien, von denen sich fast auf jeder *Corethra* einige finden; sie starben zwar alsbald ab, aber die Stiele blieben am Körper der Larven hängen.

Da die Tiere, wie zu erwarten war, verschieden schnell und stark reagierten, empfiehlt es sich, die Einzelkurven zu betrachten, bei denen immerhin noch jeder Punkt das Mittel aus 4 Messungen darstellt.

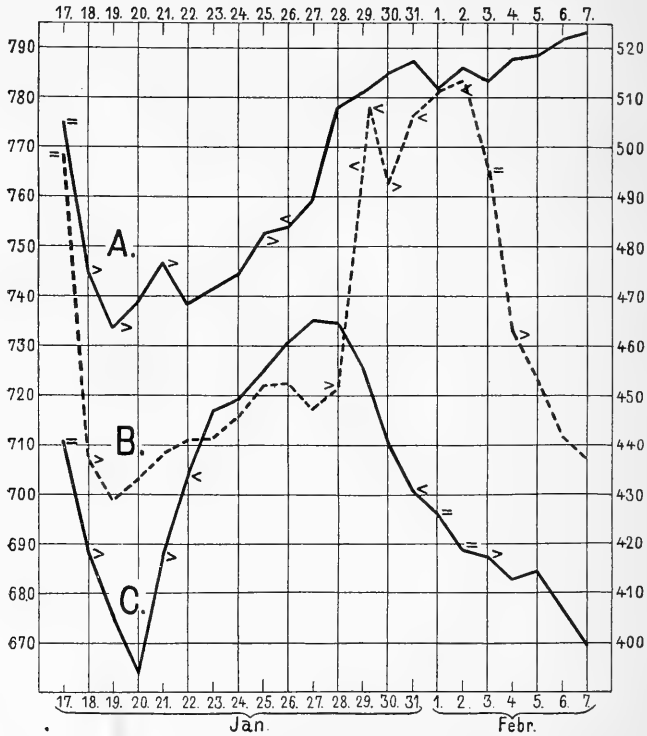


Fig. J.

Kurven der Blasenlänge in entlüftetem Wasser (Versuch 11).
Näheres im Text.

Versuch 18 (siehe Fig. J.)

Jede der 3 Kurven zeigt den täglichen Durchschnitt der 4 Blasen des betreffenden Tieres. Die Abszisse gibt die Zeit, die Ordinate die durchschnittliche Blasenlänge in μ an. Die Zahlen an der Ordinate rechts gelten für Tier A, die links für B und C.

Die Kurven zeigen, daß nach 2—3 Tagen das Minimum erreicht war und nun die Vergrößerung einsetzte. Tier A hörte nicht wieder auf, seine Tb. zu vergrößern, während die Größe bei B und C nach längerer Zeit wieder zurückging.

In der Figur ist zugleich das spezifische Gewicht der Tiere angegeben, es bedeutet nämlich $>$ schwerer, $<$ leichter als Wasser und $=$ Gleichgewicht.

Man sieht, daß die Tiere, wenn sie ihre normale Blasengröße wiedererlangt haben, wohl infolge der Abgabe von Stoffwechselprodukten, bereits leichter als Wasser sind, so z. B. Tier A am 26. Jan. und Tier C am 29. Jan. In bezug auf Tier B sind am 29. Jan. 2 Werte angegeben, es zeigte sich nämlich, daß die Tb. sich $3\frac{1}{2}$ Stunden nach der ersten Messung stark vergrößert hatten. Am nächsten Tage war die Vergrößerung zurückgegangen und das Tier auch wirklich wieder schwerer geworden. Auch sonst lassen die Kurven vermuten, daß das Wachstum plötzlich und ruckweise erfolgt ist.

Am 7. Febr. schienen mir alle 3 Tiere tot zu sein. B zeigte am längsten Bewegungen, nämlich noch am 4. Febr. Bei C sah ich zum letztenmal eine Bewegung am 30. Jan., bei A trat die Betäubung schon viel früher ein, ich erhielt zum letztenmal eine spontane Bewegung von ihm am 26. Jan.

Als weitere Bestätigung und um zu zeigen, daß die Kurven für die Vb. und Hb. gut zusammenstimmen, gebe ich noch einen gleichen Versuch wieder, der leider nicht lange genug fortgesetzt wurde, um auch die spätere Wiederverkleinerung der Tb. zu zeigen. Die Zahlen bedeuten μ .

Versuch 19.

	Mittel der Vb.	Mittel der Hb.	Gesamt- mittel	
8. Dez.	665	502	583,5	Tiere im Gleichgewicht. In ausgekochtes Wasser.
9. Dez.	621	467	544	„ zu schwer
10. Dez.	588	454	521	„ „ „
11. Dez.	575	438	506,5	„ „ „
12. Dez.	565	428	496,5	Minimum
13. Dez.	565	438	501,5	} Tiere werden allmählich leichter.
14. Dez.	570	440	505	
15. Dez.	597	456	526,5	
16. Dez.	601	464	532,5	

Ich habe auf diese Versuche zuerst sehr viel Wert gelegt, weil sie mir zu beweisen schienen, daß die Tiere die Fähigkeit hätten, Luft in ihre Blasen abzuscheiden, trotzdem ihnen von außen sicher keine geliefert wurde. Man braucht dabei nicht gerade an intramolekulare Atmung zu denken, aber allenfalls könnte es sich um Erzeugung gasförmiger Stoffwechselprodukte handeln.

Indes je mehr ich mich von der sonderbaren Quellungsfähigkeit der Tb. überzeugte, kam ich von dieser Annahme ab, und jetzt glaube ich, daß das Wiederanwachsen der Tb. in entlüftetem Wasser auf einem (vielleicht rein pathologischen) Quellungs Vorgang beruht, oder mit anderen Worten, daß die Abscheidung von Luft nicht Ursache, sondern Folge des Größerwerdens der Tb. ist. Es läge hier dann dieselbe Erscheinung zugrunde, die ich schon in Abschnitt c als ein Merkmal kranker Tiere beschrieb, ein Durchlässigwerden der Matrix für die Stoffe, welche die Quellung der Blasenwand veranlassen.

Trotz dieser so ganz anderen Deutung halte ich an der Wichtigkeit der vorstehenden Versuche fest, denn sie zeigen deutlich, daß die Quellung des Tracheins imstande war, die Tb. trotz des starken osmotischen Druckes, der auf ihnen lastete, zu vergrößern. Zweifellos hat ein recht erheblicher Unterdruck in den Tb. bestanden, aber die Quellungskraft der Wände hielt ihm das Gleichgewicht. Erst diese Erkenntnis machte mir später die Wachstumsvorgänge an den Tb. recht verständlich.

Worin die nachträgliche (zweite) Verkleinerung der Tb. bei Tier B und C des Versuches 18 ihren Grund hat, ist schwer zu sagen. Dieser Vorgang würde ja sehr leicht zu verstehen sein, wenn man die Vergrößerung der Tb. auf Luftsecretion zurückgeführt hätte, denn dann bedeutete er einfach, daß die Gasdrüsen erschöpft wären.

Doch auch auf Grund der Quellungshypothese läßt sich vielleicht eine Erklärung finden. In Abschnitt c erwähnte ich bei der Schilderung des Quellens isolierter Blasen, daß deren Quellung nach längerer Zeit wieder erheblich zurückgeht (vgl. Versuch 2), und um einen Vorgang dieser Art wird es sich wohl auch hier handeln. Weitere Fälle solcher Wiederverkleinerung bringt Abschnitt III d.

Wenn ich im Vorhergehenden vom umgebenden Wasser sprach, das den Tb. Luft entziehe, so war das natürlich so gemeint, daß das Blut als Vermittler dient. Aber auch normalerweise, in durchaus lufthaltigem Wasser, nimmt das Blut äußerst lebhaft das in

den Tb. enthaltene Gas auf, wenn es darankommen kann. Das sieht man daran, daß eine zerquetschte Blase in ganz kurzer Zeit ihres gasförmigen Inhalts beraubt wird. Und da die Versuche 18 und 19 zeigen, daß die Matrix auch im lebenden Tiere für Luft durchlässig ist, so ist es klar, daß den Tb. durch das Blut fortwährend Luft entzogen wird. Man muß also annehmen, daß in den Tb. dauernd Unterdruck herrscht oder daß ein fortwährender Strom von Luft etwa aus den Tracheencapillaren in die Blasen und aus den Blasen ins Blut fließt.

Im letzten Falle würden die Tb. nebenher als eine Art von Lungen wirken, aber sicher könnte diese Wirkung nur recht schwach sein.

f) Gasblasenbildung bei Unterdruck.

Unter diesem Titel will ich eine Erscheinung besprechen, die zwar nur durch das Experiment sichtbar wird, der aber wahrscheinlich doch ein normaler Vorgang zugrunde liegt.

Läßt man den Unterdruck einer kräftigen Wasserstrahlpumpe auf die Tiere wirken, so sieht man bei einem Teil von ihnen plötzlich große Blasen im Körper auftreten. Es ist offenbar, daß es sich hier um ein Leckwerden des Tracheensystems infolge der Ausdehnung des Gases in den Tb. handelt, denn die „Gasblasen“ treten stets in der Nähe der Tb. auf, und zwar gewöhnlich zuerst bei den Vb., später häufig auch an den Hb. In vielen Fällen läßt sich nachweisen, daß es die Blasen selbst waren, welche platzten, doch scheint es ebenso oft vorzukommen, daß die Wand der Bulbi zerreißt.

Dieser Vorgang hat natürlich an sich gar nichts Auffallendes. Läßt man aber denselben Unterdruck weiter bestehen, so wachsen die Gasblasen sehr stark, und zwar oft so schnell, daß man das Wachsen direkt unterm Mikroskop sehen kann, und schließlich erfüllen sie buchstäblich den gesamten Körper des Tieres, der dadurch ganz prall und starr wird. Die im Körper eingeschlossenen Gasmengen pressen alle Organe zur Seite, und ihr Druck bringt stets die Haken am Hinterende, häufig auch den Pharynx zur Ausstülpung.

Noch mehr Wert möchte ich auf folgende Beobachtung legen. In der Regel bilden die Tiere nicht augenblicklich, wie es eben geschildert wurde, Gasblasen, sondern der Unterdruck bewirkt zunächst nichts als die bekannte Dehnung der Tb. Schließt man aber

das ausgepumpte Gefäß, worin sich die Tiere befinden, mit einem Quetschhahn ab (um sicher zu sein, daß der Druck sich gleich bleibt), so treten nach längerer Zeit, manchmal erst nach Stunden, doch noch typische Gasblasen auf. Hierdurch fällt meines Erachtens der Einwand, daß das Gas unmittelbar vom Blute abgeschieden wird. Es muß hier vielmehr der Druck in den Tb. allmählich immer mehr angestiegen sein, bis sie endlich platzten.

Das Gas wird also zunächst ins Tracheensystem abgeschieden, und zwar, da es sich um so erhebliche Gasmassen handelt, wohl nicht aus dem Blute, sondern aus dem umgebenden Wasser. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß es in entlüftetem Wasser gewöhnlich nicht zur Bildung von Gasblasen kommt. Setzt man aber die Tiere, welche in luftarmem Wasser kein Gas bildeten, in luftreiches und stellt wiederum denselben Unterdruck her, so treten die Gasblasen nach kürzerer oder längerer Zeit auf.

Auch in entlüftetes Wasser gesetzte Tiere bilden manchmal noch Gasblasen, wenn man sogleich Unterdruck herstellt. Es handelt sich aber in diesem Falle zweifellos um ein einfaches Platzen der Tb., nicht etwa um die Abscheidung aufgespeicherter Gase, was schon daraus hervorgeht, daß die vorhandene Gasmenge sich nicht mehr vergrößert.

Die Gasabscheidung scheint von den Ausläufern der Tb. her zu geschehen:

Versuch 20.

Einer Larve wurde die rh. mit einer Pinzette im Körper zerquetscht. rh. blieb plattgedrückt.

Nun Unterdruck: rh. schwoh vom Hinterende her auf und gab dann eine Luftblase nach der andern in die Leibeshöhle ab.

Nach Wiederherstellen des Normaldruckes sind die Gasblasen immer noch von ansehnlicher Größe und werden vom Blute erst im Laufe der nächsten Tage aufgezehrt. Tiere, die einmal Gasblasen gebildet haben, d. h. deren Tb. leck sind, bilden sie das nächste Mal viel schneller, da jetzt der Widerstand der Tb.-Wände nicht mehr überwunden zu werden braucht.

Auch mit Urethan betäubte Tiere bilden in Unterdruck Gasblasen, ja sogar Larven, die durch Hitze getötet sind, tun es noch. Also ist diese Gasabscheidung offenbar nicht an die lebende Zelle gebunden, sondern wohl einfach als ein physikalischer Vorgang aufzufassen. Nichtsdestoweniger könnte sie im Leben des Tieres eine

Rolle spielen. Doch möchte ich hierauf nicht eher eingehen, als bis ich gewisse analoge Erscheinungen bei den ganz jungen Larven und den Puppen besprochen habe.

g) Widerstandskraft gegen Gifte, Hunger u. a.

Auf das Verhalten gegen Gifte, das mit der Atmung weniger zu tun hat, würde ich kaum näher eingehen, wenn es mir nicht darauf ankäme, zu zeigen, daß die scheinbar so zarte Körperwand von *Corethra* wider Erwarten recht undurchlässig ist. Selbst für Wasser kann sie nicht besonders durchlässig sein, denn Tiere, die man in reines Glycerin bringt, schrumpfen erst nach einigen Stunden.

Auch die Durchlässigkeit für Luft kann nicht so groß sein, wie man immer gedacht hat, denn sonst müßten die im vorigen Abschnitt besprochenen Gasblasen, die im Körper des Tieres so starken Überdruck erzeugen, vom umgebenden Wasser nach Wiederherstellen des Normaldruckes schneller wieder aufgelöst werden.

Recht auffallend ist ferner die geringe Wirkung der üblichen Betäubungsmittel, wie Orthoform, Äthylurethan u. a., auf die Larven, und ebenso bemerkenswert ist die Tatsache, daß *Corethren* es in fauligem, verschmutztem Wasser aushalten, nachdem alles andere Plankton längst abgestorben ist.

Den Einfluß solchen Wassers auf das Pigment habe ich schon in Abschnitt b erwähnt. Übrigens beweist dieser Fall, daß obendrein die Gewebe, wenn endlich doch Giftstoffe eindringen, eine starke Widerstandskraft entfalten; denn es dauert lange, bis die Larven, deren verblaßtes Pigment vom Eindringen schädlicher Stoffe zeugt¹⁾, wirkliche Krankheitssymptome zeigen.

Über den geringen Einfluß von Alkohol kann ich folgenden Versuch anführen:

Versuch 21.

14. Nov. 1913. 3 h 50'. Eine Larve in 50% Alkohol, sie sinkt zu Boden und bewegt sich lebhaft.

4 h 30'. Krampfartige Zuckungen.

5 h. Regungslos. Herz und Darm unbewegt. Tier nun in Wasser gebracht: es treibt an der Oberfläche.

1) In bloß entlüftetem Wasser bleibt nämlich die Pigmentfarbe unverändert.

15. Nov. 9 h 20'. Lebhaftes Muskelzucken. Darm ganz schwach bewegt. Tier noch zu leicht.

17. Nov. Vollständig erholt.

Das Tier lebte noch Jan. 1914.

Im Zusammenhang mit dieser außerordentlichen Widerstandskraft steht sicher, daß Vitalfärbungen bei *Corethra* so schlecht angreifen. Von allen Farben, die ich anwandte, rief eigentlich nur Methylenblau in ziemlich starker Lösung eine Färbung hervor. Es färbte den mittleren Teil des Darmes und die Öocyten.

Das Verhalten der *Corethra* gegen Hunger muß ich schon deshalb schildern, damit es nicht scheint, als ob ich diesen Punkt in den vorhergehenden Abschnitten aus Versehen unberücksichtigt gelassen hätte. Tatsächlich können die Tiere es so lange ohne Nahrung aushalten, daß ich berechtigt war, den Nahrungsmangel z. B. bei den von der Luft abgeschlossenen Tieren zu vernachlässigen. Ich führe den folgenden Fall an, der auch sonst nicht ohne Interesse sein dürfte.

Versuch 22.

4. Dez. 1913. Der Pharynx war infolge von Gasblasenbildung bei Unterdruck ausgestülpt worden und blieb dauernd so, wohl durch Zerreißen der Rückziehmuskeln.

20. Dez. Tier wohl auf. Tb. sämtlich luftgefüllt, obwohl sie am 4. Dez. geplatzt waren. Tier etwas schwerer als Wasser.

18. Jan. 1914. Tier gesund, leichter als Wasser. Der noch immer ausgestülpte Pharynx macht peristaltische Bewegungen.

Das Tier starb in der 2. Hälfte des Januar.

Bemerkenswert ist, daß das Tier schließlich zu leicht wurde. Das war nach sehr langem Hungern stets der Fall, ohne daß deshalb Krankheit vorzuliegen brauchte. Offenbar ist es der *Corethra* nicht möglich, ihre Tb. so weit zu verkleinern, daß sie den durch Hungern abgemagerten Körper im Gleichgewicht halten. Da aber, wie ich später in Abschnitt III d zeigen werde, bei hungernden Tieren zunächst eine gewisse Verkleinerung der Tb. stattfindet, so spielt Leichterwerden durch Hunger im normalen Leben wohl kaum eine Rolle.

Gegen Verletzungen ist die *Corethra* ebenso empfindlich wie andere Insectenlarven. Da das Blut schwerer als Wasser ist, steigt eine verwundete *Corethra* sofort an die Oberfläche. Die Gewichtsverminderung hierbei ist so groß, daß ich zuerst glaubte, es handele

sich um eine Vergrößerung der Tb., aber Messungen zeigten mir, daß das nicht der Fall ist.

III. Die Füllung und das Wachstum der Blasen.

a) Entwicklung bis zum Verlassen des Eies.

Es ist nicht schwer, die Corethren in der Gefangenschaft zur Eiablage zu bringen. Setzt man eine reichliche Menge Puppen in ein bedecktes, warm stehendes Aquarium, das nur zur Hälfte voll ist, so sind alle Bedingungen erfüllt: die Imagines schlüpfen aus, und nach nicht langer Zeit legen die Weibchen runde, scheibenförmige Gelege mitten aufs Wasser.

Einige Male hatte ich Gelegenheit, die Eiablage zu beobachten. Das ♀ sitzt auf dem Wasser, ohne dessen Oberfläche mit dem Hinterende zu berühren, und läßt alle 2 Sekunden ein Ei fallen. Auf dem Wasser ordnen sich die Eier von selbst zu einer rund-

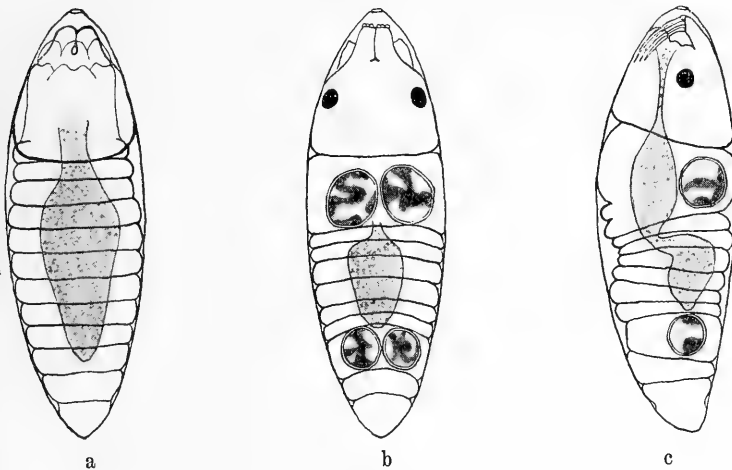


Fig. K.

Embryonen. Zeichenokular. 100:1.

a früheres Stadium, dorsal. b spätes Stadium, kurz vor dem Schlüpfen, dorsal.
c dasselbe, von links.

lichen Scheibe an. Manchmal, wenn die schon gelegten Eier nicht ordentlich auseinanderweichen, bilden die zuletzt geborenen einen kleinen Knopf auf der Mitte der Scheibe.

Kurz nach der Ablage sind die Eier schneeweiß, die Farbe

geht aber noch am 1. Tage in Braun über und wird schließlich tiefschwarz.

Legen unbefruchtete ♀♀ ihre Eier ab, so bleiben diese meist weiß und sinken zu Boden, doch kommen auch schwarze, schwimmende Gelege zustande, die von den befruchteten mit bloßem Auge nicht zu unterscheiden sind. Aber trotzdem es recht häufig zur Ablage unbefruchteter Eier kommt (von 20 isolierten ♀ laichten 8), sah ich diese sich nie entwickeln.

Die Entwicklung der Eier dauert 3—4 Tage. Fig. Ka zeigt ein frühes Stadium, auf dem weder von den Augen, noch von den Tb. etwas zu sehen ist. Die Tb. erscheinen nicht viel später als längliche Säckchen und werden im weiteren Verlauf des Embryonallebens kugelförmig, wie es Fig. Kb u. c zeigen. Auf diesem Stadium sind sie bekanntlich noch nicht mit Luft gefüllt, sondern enthalten eine Flüssigkeit, die etwas stärker lichtbrechend ist als Wasser. MEINERT bezeichnet sie als Serum. Dorsal auf den Tb. sind bereits einige Pigmentzellen zu sehen, welche aber noch nicht sehr dunkel sind.

Fig. Kc zeigt ferner, daß die junge Larve im Ei stark zusammengedrückt ist und daß das 10. Segment die benachbarten an Dicke weit übertrifft.

In der Schale der Eier müssen starke Spannungen bestehen, denn wenn man ein Ei mit dem Deckglas zerdrückt, so zerspringt die Schale in viele Stücke, und jedes Bruchstück rollt sich sofort zu einem engen Röhrchen ein.

b) Erste Füllung der Blasen.

Das Aufspringen der Eier geschieht in der Weise, daß die Schale der ganzen Länge nach ventral aufreißt und beide Ränder des Risses sich einrollen. So entsteht ein ziemlich schmaler Spalt, durch den das Tier sich hindurchzwängen muß. Die Eier an der Peripherie des Geleges bersten zuerst, die in der Mitte liegenden zuletzt.

Die jungen Corethren schlüpfen mit dem Hinterende voran, und es bereitet ihnen sichtlich große Mühe, den dicken Kopf aus der Schale zu befreien, die sich jetzt nach Form und Lage am besten mit einem gekenterten Boot vergleichen läßt. Ich lege Wert darauf, festzustellen, daß das Auskriechen gelegentlich eine halbe Stunde dauert und daß die Tiere, um freizukommen, mit dem Körper fortwährend heftige Bewegungen machen müssen.

Zunächst sind nun die jungen Tiere schwerer als Wasser, weil ihre Tb. noch nicht gefüllt sind, aber da sie fortwährend lebhaft schlängelnde Körperbewegungen ausführen, welche sehr an die der Chironomuslarven erinnern, so fällt dem Beschauer der Mangel des Schwebvermögens kaum auf.

Die Füllung der Tb. mit Luft erfolgt meist binnen 5 Minuten nach dem Schlüpfen, kann aber gelegentlich viel länger auf sich warten lassen. Hat man indes eine genügende Anzahl schlüpfender Tiere im Gesichtsfeld, so gelingt es bei einiger Geduld nicht schwer, die Füllung selbst zu beobachten.

Sie geschieht in völlig anderer Weise, als ich erwartet hatte. Das Tracheensystem nämlich, welches nach einigen Autoren auf diesem Stadium aus zwei soliden Strängen besteht und nach den Angaben anderer überhaupt erst viel später angelegt wird, ist nicht nur schon vorhanden, sondern auch bereits funktionsfähig, und, um es kurz zu sagen, mit Hilfe des Tracheensystems erfolgt die Füllung der Tb.

Der ganze Vorgang spielt sich so rasch ab, daß ihm das Auge kaum folgen kann. Der caudal von den Hb. liegende Teil der Tracheenlängsstämme füllt sich plötzlich von hinten her mit Luft, und unmittelbar darauf tritt auch schon in beide Hb. durch die Mündungsstelle der Längsstämme eine winzige Luftblase ein. 2 bis 3 weitere Bläschen füllen die Hb., und nun sieht man 2 feine Luftsäulen in den Tracheenlängsstämmen des 10. bis 3. Segments nach vorn schießen und die Vb. in gleicher Weise füllen (Fig. L).

Kaum sind die Tb. voll, dann verschwinden die Luftsäulen aus den Tracheen wieder so schnell, wie sie auftraten, und zwar gewöhnlich auch in gleicher Richtung, nämlich von hinten nach vorn. Zu ihrem Verschwinden trägt sicher das Blut bei, welches zurückgebliebene Reste von ihnen in kürzester Zeit auflöst.

In dieser vorübergehenden Weise füllen sich nicht nur die Längsstämme selbst, sondern auch Querverbindungen im 4.—8. Segment und außerdem die Abzweigungsstellen der Seitenäste (Funiculi) in den gleichen Segmenten. Fig. L zeigt, daß die Tb. etwas schräg

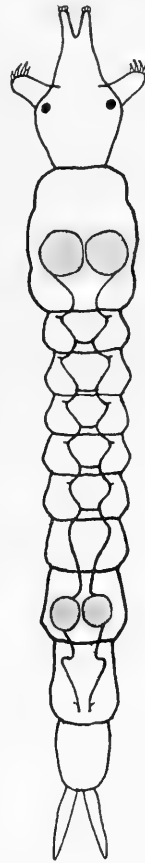


Fig. L.

Schema des Tracheensystems in der 1. Haut. soweit es sich bei der Füllung der Tb. mit Luft füllt.

in den Verlauf der Längsstämme eingeschaltet sind, und diese schräge Lage hat vielleicht WEISMANN veranlaßt zu glauben, sie hingen nicht mit ihnen zusammen.

Die Füllung geht also von der Stelle aus, die dem Atemrohr der anderen Culicidenlarven (*Culex*, *Mochlonyx* etc.) entspricht, und das legt den Gedanken nahe, daß etwa auch das Stigma hier gar nicht rudimentär sei, sondern sich an der Wasseroberfläche öffne und so die Luft in die Tracheen gelangen lasse. Es ist aber leicht zu zeigen, daß von einem mit der atmosphärischen Luft in Verbindung tretenden Stigma hier nicht die Rede sein kann, denn die Füllung der Tb. erfolgt in genau gleicher Weise unter dem Deckglas und tief unter der Wasseroberfläche. Wichtig scheint mir, daß die Luftsäulen sich im 11. Segment am längsten halten, trotzdem das Blut sie doch sicher ebenso schnell aufzulösen bemüht ist wie die in den anderen Segmenten, welche sofort merklich kürzer werden, wenn sie nicht mehr in Verbindung miteinander stehen.

Um jedoch in betreff des Ortes, wo die zur Füllung dienende Luft erzeugt wird, ganz sicher zu gehen, habe ich noch einige einfache Experimente mit Larven angestellt, die kurz vor der Füllung standen.

Versuch 23.

Kopf kurz vor der Füllung abgeschnitten. Gleich danach füllten sich die Hb. und kurz darauf auch die Vb. in durchaus normaler Weise.

Versuch 24.

Larve mitten durchgeschnitten. Kurz darauf regelrechte Füllung der Hb., während die Vb. leer blieben.

Der Versuch wurde an einem andern Tier mit gleichem Erfolge wiederholt.

Versuch 25.

Körper im 11. Segment, dicht hinter den Hb., durchgeschnitten. Tier verhältnismäßig wenig geschädigt, bewegt sich lebhaft.

Weder Hb. noch Vb. füllten sich.

Man kann demnach nicht wohl umhin, eine Art von Gasdrüsen anzunehmen, welche in der Nähe des rudimentären Stigmas im 11. Segment liegen müssen. Die morphologische Untersuchung zeigt leider nichts weiter als einen Haufen großer kugliger Zellen, der wie eine Verdickung der Hypodermis aussieht und die Tracheenlängsstämme eine kurze Strecke weit begleitet.

Jedenfalls ist an einer aktiven Ausscheidung von Gas nach den Versuchen 23—25 nicht zu zweifeln. Es scheint sich um den plötzlichen Zerfall einer chemischen Verbindung zu handeln, denn das Wachsen der Gasmenge erfolgt zu rasch, als daß es auf das bloße Vorhandensein einer semipermeablen Membran zurückgeführt werden könnte. Auch werde ich nachher einen Versuch anführen, der beweist, daß das Gas vor der Abscheidung bereits in irgendeiner Form, sei es nun physikalisch oder chemisch, gespeichert sein muß, um sich dann so plötzlich abscheiden zu können.

Einigermaßen rätselhaft ist der Verbleib des in den Tb. befindlichen Serums. Wiederholte Messungen ergaben, daß bei der Füllung keine Größenzunahme der Tb. erfolgt. So bleibt nur die Annahme, das Serum werde durch irgendeine Öffnung des Tracheensystems, etwa die Bruststigmen, aus dem Körper abgeschieden oder diffundiere durch die Blasenwand ins Blut. Letzte Behauptung scheint zwar bei der gar nicht genug hervorzuhebenden Schnelligkeit, mit der die Füllung verläuft, etwas seltsam, hat aber fast ebenso viel für sich wie die Annahme excretorisch tätiger Stigmen. Übrigens ist hier zu erwähnen, daß das Serum wenigstens aus den Vb. nicht sofort völlig verschwindet, sondern daß außen hinten an jeder Vb. zunächst eine kleine Flüssigkeitskalotte zurückbleibt.

Da mir sehr viel daran lag, zu wissen, ob das Tier die Luft aus dem umgebenden Wasser bezieht oder im eigenen Körper erzeugt, so stellte ich über diesen Punkt einige Versuche größeren Maßstabes mit luftfreiem Wasser an.

Versuch 26.

10 h. 40—50 schlüpfende Larven und Eier in frisch entluftetes Wasser. Tb. aller Tiere noch ohne Luft.

10 h 2'. Die Tb. eines Tieres (A) füllen sich mit Luft. A war etwas früher geschlüpft und daher länger als die andern mit dem lufthaltigen Wasser in Berührung gewesen.

10 h 8'. A und 2 andere Tiere schwimmen frei im Wasser umher.

10 h. 20'. Viele Tiere schwimmen frei umher, aber außer A hat keins Luft in den Tb. Die Tiere des Kontrollversuchs (vom selben Gelege stammend, in lufthaltigem Wasser) hatten um diese Zeit größtenteils schon gefüllte Tb.

11 h. Fast alle geschlüpft. Außer A alle ohne Luft und infolgedessen zu schwer, sinken mit dem Kopf voran. Alle Tiere sehr lebhaft und trotz des luftarmen Wassers in keiner Weise geschädigt. Auffallend ist die stark positive Phototaxis der „ungefüllten“ Larven.

11 h 45'. Alle geschlüpft, äußerst lebhaft, positiv phototaktisch.

Tb. nur bei A gefüllt, während die Kontrolltiere nunmehr sämtlich gefüllte Tb. haben.

12 h. In lufthaltiges Wasser: binnen einer Minute füllen fast alle Tiere ihre Tb. mit Luft; Leichterwerden mit bloßem Auge zu erkennen.

12 h 5'. Alle Tiere haben luftgefüllte Tb., schweben im Wasser, sind durchaus nicht mehr phototaktisch.

Versuch 27.

30 Tiere desselben Geleges, die zu verschiedener Zeit geschlüpft waren, aber sämtlich noch ungefüllte Tb. hatten, in luftfreies Wasser. 2 Tiere, die nachweislich schon seit längerer Zeit geschlüpft waren, füllten ihre Tb. einige Minuten, nachdem sie von der Luft abgeschlossen wurden. Die Füllung erfolgte in durchaus normaler Weise.

Im übrigen verlief dieser Versuch durchaus wie der vorhergehende.

Aus diesen Versuchen geht einerseits klar hervor, daß die ins Tracheensystem abgeschiedene Luft aus dem umgebenden Wasser stammt, andererseits zeigen sie aber auch, daß der Füllung der Tb. eine Aufspeicherung von Luft in den Gasdrüsen vorangeht, denn sonst hätte es unmöglich bei einigen Tieren im entlüfteten Wasser zur Füllung kommen können.

Bemerkenswert ist auch, daß die anderen Tiere ihre Blasen nicht wenigstens teilweise füllten, obwohl sie doch vorher gewiß Gelegenheit gehabt hatten, mit lufthaltigem Wasser in Berührung zu kommen und etwa soviel Luft aufzuspeichern, wie zur Füllung der Hb. nötig ist. Offenbar beginnen die Tiere nicht eher, Gas nach innen abzuscheiden, als bis sie genug davon beisammen haben.

Nach alledem dürfte es sich wohl weniger um einen physikalischen Prozeß als um einen chemischen Vorgang innerhalb der lebenden Zelle handeln. Die Speicherung besteht offenbar im Aufbau jener labilen Verbindung, von der ich vorhin sprach, und sicher ist Sauerstoff zu ihrer Synthese nötig. Es ist anzunehmen, daß die lebhaften Körperbewegungen beim Auskriechen eine ziemlich wesentliche Rolle bei der Füllung der Tb. spielen, indem sie die Gasdrüsen in innige Berührung mit dem Wasser bringen. Das Tier wird merklich ruhiger, sobald seine Tb. gefüllt sind.

Es wäre interessant, zu untersuchen, ob die Füllung auch bei Larven vor sich geht, die in einer reinen Stickstoffatmosphäre geschlüpft sind. KROGH hat (1911) in den Tb. erwachsener Tiere ein Gasmisch nachgewiesen, das der atmosphärischen Luft an Zusammensetzung sehr ähnlich ist und nur etwas mehr Stickstoff (83,5 % im Mittel) enthält. Er hat aber zugleich auch gezeigt, daß

die Partialdrucke der im umgebenden Wasser gelösten Gase sich alsbald in den Tb. ebenfalls herstellten. Es ist daher sicher, daß sich auch in den Tb. junger Tiere nach einiger Zeit atmosphärische Luft befinden muß. Trotzdem wird zur ersten Füllung vermutlich ein einziges Gas verwandt werden, über dessen Art die Methode КРОГН's vielleicht Aufschluß geben könnte.

Jenes seltsame phototaktische Verhalten der jüngsten Larven, wie es in Versuch 26 geschildert ward, ließ fast vermuten, daß Belichtung zum Zustandekommen der Füllung nötig sei, doch konnte ich feststellen, daß sie auch im Dunkeln vor sich geht. Vielleicht soll der Phototropismus die Larven in höhere, sauerstoffreichere Wasserschichten führen.

Interessant ist, daß das entlüftete Wasser die einmal abgeschiedene Luft nicht aus den Tb. herausziehen kann. Die Blasenwand muß in der 1. Haut recht stark sein, denn selbst nach mehrtägiger Einwirkung ausgekochten Wassers wurde gefüllten Tb. ihre Luft gewöhnlich nicht entzogen. —

Man hätte erwarten können, daß bei Anwendung von Unterdruck frisch geschlüpfte Tiere ihre Tb. sofort füllen würden, aber die Druckänderungen blieben in dieser Hinsicht ohne jeden Erfolg, wohl ein weiterer Beweis gegen rein physikalische Abscheidung. Dagegen war das Ergebnis sehr merkwürdig, als ich die Tiere zwang, die erste Füllung bei verändertem Druck vorzunehmen.

Versuch 28.

24. Mai. Ein halbes Gelege mit weit entwickelten Embryonen wird einem Überdruck von + 56 cm Hg unterworfen und bei diesem Druck belassen.

25. Mai. Alle Larven geschlüpft, ziemlich matt, Tb. sämtlich gefüllt. Tiere schweben im Wasser.

Normaldruck hergestellt: Alle Tiere werden sofort zu leicht, vielen platzen die Tb. und das austretende Gas hat das 10—20fache Volumen der Tb.

Versuch 29.

24. Mai. Die andere Hälfte des Geleges von Versuch 28 in Unterdruck (— 44 cm Hg).

25. Mai. Alle geschlüpft, Tb. gefüllt. Schweben im Wasser.

Normaldruck hergestellt: Tiere werden schwerer als Wasser.

Das Resultat von Versuch 29 ist nicht schwer zu verstehen. Es wurde vermutlich zuerst das gewöhnliche Quantum Luft in die

Tb. abgeschieden, und hierdurch entstand ein Druckgefälle zwischen dem Innern der Tb. und der Umgebung. Eine Diffusion von Gas nach außen mußte die Folge sein, und somit liegt hier nur ein Spezialfall der in Abschnitt II d geschilderten automatischen Regulation vor.

Weniger leicht ist Versuch 28 zu deuten. Sobald freilich die Tb. einmal mit Luft gefüllt und irgendwie abgeschlossen waren, mußte ja die Luft aus der Umgebung in sie hineindiffundieren, bis der Druckunterschied ausgeglichen war. Das Auffallende ist, daß die Füllung trotz des entgegenstehenden Druckes überhaupt zustande kam. Man muß vielleicht annehmen, daß die Tätigkeit der abscheidenden Elemente spontan eine Verstärkung oder auch bloß zeitliche Ausdehnung erfahren hat.

Jedenfalls ist es wichtig, daß die Tb. sich auch bei erhöhtem Druck füllen können und daß das Gas in den Tb. unter demselben Druck steht, der in der Umgebung herrscht. Ich erinnere hier nochmals an das von WESENBERG sorgfältig untersuchte Vorkommen von Corethren in 30—40 m Tiefe. Nach dem Vorhergehenden scheint mir kein Grund mehr zu der Annahme, daß der hydrostatische Apparat der Tiefencorethren abweichend vom Typus gebaut sei.

Dies ist wohl auch der Ort, das Verhalten der fertig mit Luft gefüllten jungen Larven bei Druckänderung zu besprechen. Ihre Tb. zeigen sich auch hier auffallend widerstandsfähig. Man muß schon recht starken Unterdruck anwenden, um sie zum Platzen zu bringen, und erreicht in der Regel nur, daß sie sich in der Längsrichtung des Körpers ausdehnen und Spindelform annehmen. Die Längsstämme der Tracheen füllen sich nicht, wenn die Luft in den Tb. durch Unterdruck gedehnt wird, die Tb. müssen also wohl unmittelbar nach der Füllung sehr fest verschlossen werden, was ja auch schon deshalb nötig ist, weil das Blut sonst die Luft aus ihnen herauslösen würde.

c) Anzahl der Häutungen.

Es ergab sich von selbst, daß ich die einzelnen Stadien in der weiteren Entwicklung der Larven genauer kennen lernen mußte, wenn ich über das Wachstum der Tb. Klarheit haben wollte. Ich hatte mich zuerst auf die Angaben WEISMANN's verlassen, aber leider sind ihm in diesem Punkte einige Irrtümer untergelaufen.

WEISMANN zählt 5 Larvenhäute (p. 71), während es nach meinen Beobachtungen nur 4 gibt. Außerdem hat er offenbar die beiden

letzten Stadien zusammengeworfen, denn er gibt an (p. 51), daß die Plättchen am Stirnfortsatz, die ich im Abschnitt II a erwähnt habe, erst bei der letzten Häutung auftreten, während sie sich in Wirklichkeit schon auf dem 3. Larvenstadium finden.

Nachstehend gebe ich einen kurzen Überblick über das Aussehen der 4 Stadien. Die Zahlen, die das Wachstum der Körperlänge und des Kopf- und Brustabschnitts von einer Häutung bis zur anderen angeben, sollen nur als Anhaltspunkte dienen.

1. Haut. Körperlänge 1100—3100 μ .

Kopf und Brust 380—960 μ .

Stirnfortsatz trägt weder Plättchen noch schilfblattähnliche Borsten, sondern nur jederseits ein Haar. Oberlippe ohne Borsten, aber mit kleinen Kämmchen an ihrer Spitze. Steuerruder aus weichen, ungefederten Haaren bestehend. Schwanzborsten ungefedert. Haken am Hinterende fehlen, Kämme schon ausgebildet. Letztes Segment etwas ventralwärts herabgebogen, ähnlich wie bei *Culex*. Facettenaugen fehlen.

Tb. nicht nierenförmig, zeigen keine Spiralfäden. Bulbi fehlen. Tracheen kurz nach dem Schlüpfen vorübergehend gefüllt.

2. Haut. Länge 3200—4800 μ .

Kopf und Brust 1000—1450 μ .

Borstenbündel am Ventralrand des Stirnfortsatzes vorhanden, Plättchen noch nicht. Steuerruderhaare und Schwanzborsten gefiedert. Haken am Hinterende vorhanden. In dieser Haut werden die Facettenaugen ausgebildet.

Tb. mit Spiralfäden, nierenförmig gekrümmt. Bulbi fehlen. Tracheen ungefüllt.

3. Haut. Länge 5000—7000 μ .

Kopf und Brust 1550—2350 μ .

Plättchen vorhanden.

Bulbi fehlen noch. Nur im Kopf gefüllte Tracheen.

4. Haut. Länge 8000—13 000 μ .

Kopf und Brust 2450—4000 μ .

Bulbi vorhanden. In jedem Segment gefüllte Tracheen.

Imaginalscheiben, Anlagen der Nackenrohre usw. treten hervor. Im übrigen vgl. Abschnitt II a und b.

Selbst bei bester Pflege und warmer Witterung dauerte die Entwicklung im Aquarium beinahe 2 Monate. Das nachstehend angeführte Tier war mit Nahrung stets reichlich versehen.

Versuch 30.

- 2. Mai. Eiablage.
- 6. Mai. Aus dem Ei geschlüpft.
- 16. Mai. Erste Häutung.
- 23. Mai. Zweite Häutung.
- 30. Mai. Dritte Häutung.
- 22. Juni. Verpuppung.
- 25. Juni. Imago geschlüpft.

Die 1. Häutung erfolgt in der Regel etwas früher als bei diesem Tier, aber daß sie schon am 2. Tage vor sich gehe (WEIS-MANN, p. 71), fand ich nie bestätigt.

Bei Nahrungsmangel oder zu tiefer Temperatur wird die Entwicklung nicht nur verlangsamt, sondern bleibt sogar völlig stehen. Infolgedessen überdauern die *Corethren* in der letzten Larvenhaut den Winter, ohne von den Organen der Puppe mehr als schwache Anlagen auszubilden. Wie es allerdings kommt, daß sich in der kalten Jahreszeit nur Larven in der 4. Haut vorfinden und daß die *Corethren*, die man im Freien zusammen findet, fast durchweg auf ein und demselben Stadium stehen, bedarf noch der Erklärung.

Die Versuche, welche zur Aufstellung der vorliegenden Daten und zur Ermittlung der im nächsten Abschnitt beschriebenen Verhältnisse dienten, wurden mit isolierten Tieren und zwar in folgender Weise ausgeführt.

Jedes Tier befand sich in einem zylindrischen Gläschen von 6 cm Höhe und 2,5 cm lichter Weite, also in einer Wassermenge, die bei der geschilderten Anspruchslosigkeit der *Corethra* völlig ausreichte. In alle Gläser gab ich eine Elodearanke und als Futter in der Regel Daphnien, nur die Tiere in der 1. Haut erhielten große Infusorien. Die Daphnien mußten täglich durch frische ersetzt werden, denn sie starben binnen 24 Stunden fast alle ab, vermutlich weil die *Corethren* nach jeder vorüberschwimmenden hackten. Das Wasser wurde ebenfalls täglich zum Teil erneuert.

Die Beobachtung geschah dann so, daß das Tier mit einem Glasröhrchen herausgefangen und in eine sogenannte feuchte Kammer (auf den Objektträger geklebter Glasring mit Deckglas, hier völlig mit Wasser gefüllt) gebracht wurde, wo die nötigen Messungen usw. mit ausreichender Genauigkeit und ohne Schädigung des Tieres vorgenommen werden konnten. Durch Umlegen des Mikroskops wurde, da die Larven sich stets mit dem Rücken nach oben einstellen, seitliche Beobachtung auf die einfachste Weise ermöglicht, was bei

anderen Larven wohl nur durch Anpressen hätte geschehen können.

Auf diese Weise habe ich von Anfang Mai bis Mitte Juli 1914 rund 30 Tiere auf längere Zeit unter ständiger Beobachtung gehalten und gefunden, daß sie diese Lebensweise recht gut vertragen und nur bis zur 1. oder 2. Häutung etwas anfällig sind.

d) Wachstum der Blasen.

In Abschnitt I habe ich bereits erwähnt, daß die *Corethra*-Larve während ihres ganzen Lebens das gleiche spezifische Gewicht hat wie das Wasser, und es ist vielleicht kaum nötig, auszusprechen, daß sie dies durch eine entsprechende Vergrößerung ihrer Schwimmblasen zustande bringt. Tatsächlich wachsen z. B. die Vb. von rund 60 μ Länge, die sie unmittelbar vor oder nach der Füllung haben, im Laufe der Larvenentwicklung bis auf ca. 850 μ !

Um es kurz zu sagen, bei allen Häutungen der Larve häuten sich die Tb. ebenfalls. Aber durch diesen Prozeß, den ich natürlich noch genauer schildern werde, kommt die eigentliche Vergrößerung gar nicht zustande, sondern er gibt gewissermaßen nur die Möglichkeit dazu. Es ist ja auch klar, daß mit einer derartigen ruckweisen Vergrößerung dem Tier durchaus nicht geholfen sein würde.

Tatsächlich wachsen die Tb. einer unter normalen Verhältnissen lebenden, gesunden *Corethra* jeden Tag um ein erhebliches, gut meßbares Stück in die Länge, und in der Zeit von einer Häutung bis zur nächsten vergrößern sie sich gewöhnlich um mehr als 100 % (!). Dieses auffallend starke Wachstum findet in ganz derselben Weise statt wie die in Abschnitt II beschriebenen künstlichen Größenänderungen der Tb., nämlich so, daß die Dicke sich nahezu gleichbleibt und nur die Länge und zugleich die Krümmung erheblich zunimmt (vgl. Fig. G).

Unmittelbar nach den Häutungen nämlich haben die Tb. eine nahezu kuglige Form und erscheinen von oben gesehen sogar als Ellipsen, deren Hauptachsen senkrecht zur Längsachse des Körpers verlaufen (Fig. Mb). In dem Maße nun, wie das Tier selbst wächst, werden die Tb. länglicher, und nach wenigen Tagen sehen sie von oben etwa birnförmig aus (derart, daß, um im Bilde zu bleiben, der Fruchtsiel bei den Vb. nach vorn, bei den Hb. nach hinten weist). Späterhin wird die Form in Dorsalansicht spitz elliptisch, dann rundlich elliptisch und endlich ganz lang und schmal.

Die Dicke der Tb. bleibt während der ganzen Zeit fast unverändert, nur eine ganz geringe Zunahme ist zu konstatieren. Ich führe hier keine Zahlen an, weil ich das erst nachher tun möchte, wenn ich die Häutungen besprochen habe.

Es fragt sich nun: wie kommt dieses kontinuierliche und so überaus zweckmäßige Wachstum

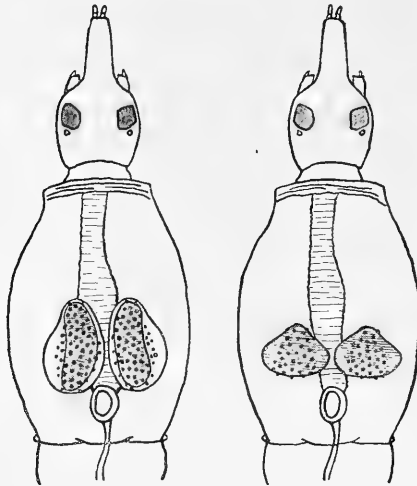


Fig. M.

Schema der Blasenhäutung.

der Tb. zustande? Meiner Ansicht nach kann es da nur zwei Möglichkeiten geben. Entweder wird durch irgendwelche Drüsen oder auch von der Matrix selbst Gas in das Innere der Tb. abgeschieden und so eine passive Dehnung der Blasenwand hervorgerufen, oder es ist gerade umgekehrt, d. h. der Hohlraum der Tb. vergrößert sich durch Quellung ihrer Wände, und die Folge ist ein innerer Unterdruck, der natürlich Abscheidung von Gas aus dem Blute in die Tb. bewirken muß.

Letzte Auffassung hat sich mir als die richtige erwiesen. Die erste Annahme wird vielleicht am einfachsten dadurch ad absurdum geführt, daß eine angestochene Tb. ihr altes Volum beibehält, während sie doch sofort zusammensinken müßte, wenn sie ihre Größe nur dem Druck der in ihr eingesperreten Gase verdankte. Außerdem haben wir in Abschnitt II c gesehen, daß die Blasenwand für Luft recht durchlässig ist. Eine passive Dehnung der Blasenwand würde daher nach kurzer Zeit wieder zurückgehen.

Eine recht wesentliche Unterstützung erfährt meine Quellungs-theorie ferner dadurch, daß sich während des Wachstums an der Blasenwand erhebliche Strukturveränderungen vollziehen, die sicher auf nichts anderes als eine Quellung zurückgeführt werden können. Während die Spiralfäden nämlich kurz nach einer Häutung so dünn sind und so dicht zusammenliegen, daß sie nur bei starker Vergrößerung sichtbar werden, wachsen sie nach und nach stark in die Breite und erreichen schließlich wohl das Sechsfache ihrer ursprünglichen Dicke.

Da das gleichzeitige Längenwachstum der Spiralfäden äußerst schwach ist, so muß man entweder annehmen, daß sie eine spezifische Struktur besitzen, durch die eine Quellung nur in die Breite ermöglicht wird, oder vermuten, ihr Dickenwachstum erfolge durch An- oder Einlagerung fester Stoffe.

Daß jedenfalls „Quellung“, also Vergrößerung durch Aufnahme von Flüssigkeit, im Spiele ist, geht u. a. schon daraus hervor, daß die Blasenwand auch dann noch zu wachsen vermag, wenn die Matrix, die doch allein eine Ablagerung bewirken könnte, ihr nicht mehr fest anliegt (s. u.: Häutung, z. B. Vers. 34).

Ich bezeichne im Folgenden das Wachstum der Blasenwand durchweg als Quellung, ohne Rücksicht darauf, daß vielleicht zeitweise auch eine Anlagerung fester Materie erfolgt. Eine Entscheidung über diesen Punkt wird erst möglich sein, wenn genaue Forschungen über die feinste Struktur der Tracheen vorliegen.

Die Quellung darf demnach als Ursache des Wachstums der Tb. angesehen werden. In ihr sehe ich zugleich auch das Mittel, wodurch verhindert wird, daß das Blut den Tb. ihren gasförmigen Inhalt entzieht; denn der Unterdruck, den die Quellung erzeugt, wird dem Hunger des Blutes nach Luft gerade die Wage halten, bzw. stärker sein als er, wenn die Tb. wachsen sollen. Daß die Quellung starke Kräfte in Bewegung zu setzen vermag, haben wir ja schon in Abschnitt II e bei Besprechung des Verhaltens in entluftetem Wasser gesehen, wo eine Vergrößerung der Tb. erfolgte, trotzdem das Wasser sie zu verkleinern bestrebt war.

Jedoch möchte ich damit nicht sagen, daß durch die luftgefüllten Ausläufer, welche die Tb. in der 4. Haut besitzen, nicht auch Luft ins Blaseninnere gelangen könnte, sondern ich bin im Gegenteil der Ansicht, daß dies normalerweise vorkommt, und die Versuche im folgenden Abschnitt sollen mir als Beweis dafür dienen. In der 1.—3. Haut aber, wo die Ausläufer nicht mit Luft gefüllt sind, fällt diese Möglichkeit ganz fort, und auch in der 4. Haut ist die Ursache des Tb.-Wachstums sicher ausschließlich in der Quellung zu suchen.

Von der wahrscheinlichen Rolle des Blutes bei der Quellung und von krankhafter Quellung der Tb. habe ich schon im Abschnitt II c gesprochen.

Erwähnung verdient vielleicht noch, daß das Wachstum der Tb. in der 1. Haut, trotzdem, wie erwähnt, typische Spiralfäden dort noch fehlen, in derselben Weise vor sich geht wie auf den

späteren Stadien, nämlich durch Strecken in die Länge bei gleichbleibender Dicke. Man kann das fast als Beweis dafür ansehen, daß auch hier latent eine Spiralstruktur vorhanden sein muß, und tatsächlich gewinnt man bei alten Tb. dieses Stadiums manchmal den Eindruck einer schwachen Ringelung. Die nierenförmige Einrollung der Tb., die später stets so deutlich wird, kommt bei den Tieren in der 1. Haut nicht vor, sondern die zuerst kugelrunden Tb. werden lang spindelförmig und bleiben gestreckt.

Ich komme nun zur Schilderung der Häutungen, deren jede Tb. bis zur Verpuppung 3 durchzumachen hat.

Wie es bei der Häutung der Tracheen allgemein üblich ist, hebt sich die Matrix allseitig von der Intima ab, und eine ihrer Zusammensetzung nach unbekannte Flüssigkeit, für die wieder der Name „Serum“ am Platze ist, füllt den Raum zwischen beiden aus.

Soweit weicht die Häutung der Tb. nicht vom Typus ab. Ich habe aber schon oben bemerkt, daß eine Volumenvergrößerung der Tb. aus einleuchtenden Gründen bei der Häutung nicht erfolgen darf, und sie erfolgt denn auch wirklich nicht. Es ist sicher zweckmäßig, gleich hier zu erwähnen, daß die Larve vor, während und nach der Häutung weder zu schwer noch zu leicht ist, sondern in gewohnter Weise im Wasser schwebt.

Danach kann man sich vielleicht schon ausmalen, auf welche Weise die Häutung geschehen muß. Durch die Bildung der neuen Intima soll die Möglichkeit zu stärkerer Quellung geschaffen werden, und das kann nur dann gelingen, wenn die Dicke der Tb. vergrößert wird. Damit aber das Volum unverändert bleibt, muß diese Dickenvergrößerung auf Kosten der Länge geschehen.

Und so ist es in der Tat. Die neue Tb., welche begonnen hatte, sich allseitig von der alten abzuheben, wächst plötzlich in der Längsachse nicht mehr weiter, sondern wird nur immer dicker. Schließlich verkürzt sie sich sogar sehr stark und übt dadurch einen nennenswerten Druck auf die in ihr eingeschlossene alte Tb. aus, welche denn auch, von oben gesehen, unmittelbar vor der Häutung kürzer wird, weil sie an ihrem höchsten Punkte beinahe rechtwinklig einknickt (Fig. N).

Im weiteren Verlauf der Häutung, die durchaus nicht plötzlich, sondern ganz allmählich vor sich geht und sich eigentlich über mehrere Tage erstreckt, kommt es dann zu einer Zerreißen der alten Blasenhaut und demgemäß zu einer Füllung der neuen Tb. mit Luft. (Das „Serum“ verschwindet in derselben rätselhaften

Weise wie bei der ersten Füllung. Hier liegt wohl nur die Möglichkeit vor, daß es von der Matrix durch die neue Blasenwand hindurch aufgesogen wird, ebenso wie es vorher in ihr Inneres diffundiert sein muß.) Die Häutung ist als vollendet anzusehen, wenn das Tier an Stelle seiner schmalen, langen ganz kurze, breite Tb. bekommen hat (Fig. M).

Um eine Vorstellung von den Größenverhältnissen der Tb. bei der Häutung zu geben, teile ich hier die Maße vor und nach der Erneuerung der Intima mit.

Versuch 31.

15. Mai. Vor der 3. Häutung. Kopf und Brust 2268 μ .

	Länge	Dicke	Volumen
rv.	403 μ	213 μ	18283707 μ^3
rh.	291 μ	168 μ	8213184 μ^3

16. Mai. Häutung vollzogen. Kopf und Brust 2551 μ .

	Länge	Dicke	Volumen
rv.	300 μ	280 μ	23520000 μ^3
rh.	186 μ	212 μ	8359584 μ^3

Das Volumen der Tb. wurde berechnet unter der Annahme, daß sich Höhe und Dicke der Blasen wie 1:1 verhalten. Wie man sieht, hat sich das Volumen von rh bei der Häutung fast gar nicht verändert; das von rv ist scheinbar um etwa $\frac{1}{3}$ gewachsen, das wird aber darauf beruhen, daß das Volumen von rh vor der Häutung in Wirklichkeit größer war, weil die gerade bei den Vb. so stark eingekrümmten Enden bei der Berechnung vernachlässigt wurden.

Es fragt sich nun vor allem, was bei der Häutung aus der alten Intima wird. PALMÉN meint, sie würde durch die Funiculi des 3. und 10. Segments aus dem Körper herausgezogen, aber eigentlich beweist das nur, daß er nie eine der ersten drei Häutungen zu beobachten Gelegenheit hatte. Denn tatsächlich kann von einem Abwerfen der alten Blasenwände nicht die Rede sein, diese bleiben vielmehr in den neuen Tb. liegen und sind auch nach der Häutung noch einige Tage lang deutlich zu sehen, da ihre breiten Spiralfäden unverkennbar hindurchschimmern.

Späterhin verschwinden sie dann vollständig. Man muß also, so seltsam es klingt, annehmen, daß die Wände der alten Tb. vom Organismus aufgelöst oder gewissermaßen verdaut werden. Für die Richtigkeit dieser Behauptung spricht auch Fol-

gendes. Betrachtet man die Tb. eines Tieres, das sich vor kurzem gehäutet hat, mit starker Vergrößerung, so bekommt man etwa das in Fig. O dargestellte Bild. Unter den feinen Spiralfäden der neuen Blasenwand liegen die alten, welche etwa 6mal so breit wie sie und sichtlich in Auflösung begriffen sind. An der Konkavseite der Tb. scheinen sie zuerst der Zerstörung zum Opfer zu fallen, und von der Zwischenschicht ist überhaupt nichts mehr zu sehen.

Ich darf nicht wagen, Vermutungen über die chemischen Grundlagen dieses Verdauungsprozesses auszusprechen, der besonders dadurch merkwürdig ist, daß er die neue Intima nicht angreift, trotzdem man doch denken sollte, daß sie aus demselben Stoff bestände wie die alte. Indes verhält sich die neue Blasenwand auch sonst in der ersten Zeit ihres Vorhandenseins anders, als es in Abschnitt IIc von normalen Tb. beschrieben wurde. Isoliert man nämlich eine vor der Häutung stehende Tb., so tritt die sonst nach dem Tode

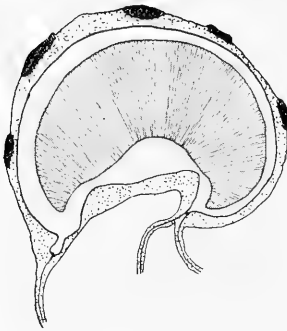


Fig. N.

Vorderblase vor der letzten Larvenhäutung, von rechts. Zeichenokular. 64:1.

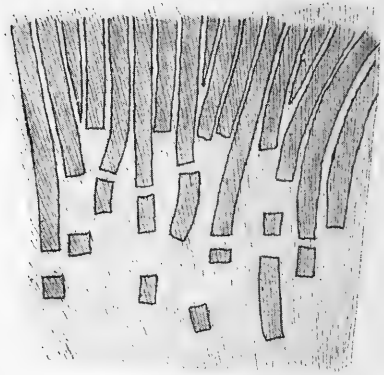


Fig. O.

Zerfall der alten Blasenwand. Stück aus der Seitenwand einer Tb. kurz nach der Häutung. 754:1.

erfolgende Vergrößerung nicht ein. Das steht vielleicht in Zusammenhang mit der erwähnten Zusammenziehung, die die neue Intima während der Häutung erfährt.

Erwähnenswert ist gewiß, daß die alte Intima nicht aufgezehrt wird, wenn man die Tb. kurz vor der Häutung im Körper des Tieres zerquetscht. Sie bleibt in diesem Falle, soweit man sehen kann, völlig unverändert in der neuen liegen.

Der beste Beweis, wie wenig die Erneuerung der Tb.-Haut bei

Corethra mit der allgemeinen Häutung des Körpers zu tun hat, ist vielleicht, daß beide nicht einmal zeitlich zusammenzufallen brauchen. Das Abwerfen der gesamten Cuticula kann längst erfolgt sein, wenn die Tb. noch die in Fig. Ma dargestellte Form haben. Nachstehend gebe ich einen Fall dieser Art, der zugleich ganz gut die Längenabnahme der Tb. während ihrer Häutung zeigt und der außerdem beweist, daß die Häutung der Tb. ein ganz allmählich verlaufender Vorgang ist.

Versuch 32.

9. Juni. Tier in der 2. Haut. Kopf und Brust 1386 μ , Länge 4,7 mm. rv. 246 μ , rh. 196 μ .

Matrix und neue Intima der Tb. stark abgehoben.

10. Juni. 9 h 30'. Körper des Tieres ganz frisch gehäutet, Tb. noch nicht. Kopf und Brust 1616 μ , Länge 5 mm. rv. 224 μ , rh. 168 μ .

10 h 30'. rv. 213 μ , rh. 162 μ .

11 h 30'. rv. 174 μ , rh. 134 μ .

Die neuen Tb. sind nun mit Luft gefüllt und die Häutung ist vollendet. Die alten Tb. schimmern deutlich durch.

3 h 20'. rv. 185 μ , rh. 136 μ .

Hier beginnt also bereits wieder das stetige Wachstum durch Quellung.

11. Juni. 11 h 30'. Kopf und Brust 1701 μ , rv. 205 μ , rh. 129 μ .

Das Kleinerwerden von rh. gehört hier eigentlich nicht zur Sache. Es hing mit dem Füllungszustand des Darms zusammen, wovon später noch die Rede sein wird.

Bei der Verpuppung bleibt die alte Intima der Tb. nicht im Körper, sondern wird durch die dann sehr weiten Stigmenäste aus dem Körper herausgezogen. Hiervon soll in Teil IV noch genauer die Rede sein.

Beachtenswert ist das Verhalten der Tracheen bei der letzten Larvenhäutung. In der 3. Haut enthalten nur die Kopftracheen Luft, aber auch diese schwindet kurz vor dem Abwerfen der Cuticula. Dafür findet man kurz nach der letzten Häutung in fast allen Segmenten schon luftgefüllte Tracheen in der Anordnung, wie es in Abschnitt IIb ausführlich besprochen wurde. Außerdem aber habe ich in sehr vielen Fällen die Beobachtung gemacht, daß sich auch die Längsstämme bei der 3. Häutung auf eine längere oder kürzere Strecke hin mit Luft füllen, und zwar gewöhnlich von den Tb. nach der Mitte des Körpers zu. Diese Füllung verschwindet binnen weniger Stunden wieder und entzieht sich leicht der Beobachtung; in der Regel bemerkt man nur, daß die Bulbi ungewöhnlich lange Spitzen haben.

Es läge nahe, diese vorübergehende Füllung der Längsstämme darauf zurückzuführen, daß sich die neue Blasenwand anfangs so stark kontrahiert (s. o.) und dadurch Luft in die Ausläufer der Tb. gepreßt wird. Diese Kontraktion könnte aber schwerlich alle die Luft liefern, die zur Füllung der feinen Endigungen der Tracheen nötig ist. Diese Luft muß anderer Herkunft sein, und mit den älteren Beobachtern hatte ich zuerst geglaubt, sie stamme aus dem umgebenden Wasser, das ja nach dem Abwerfen der alten Haut in nähere Berührung mit den Ausläufern der Tracheen kommt.

Seit ich aber einmal die Längsstämme bei der 3. Häutung ihrer ganzen Länge nach, auch hinter den Hb., vorübergehend luftgefüllt sah, und vor allem seit ich das Glück hatte, eine Häutung von *Mochlonyx* zu beobachten (s. Teil V), wurde es mir immer wahrscheinlicher, daß die Füllung die Tracheencapillaren in ähnlicher Weise erfolge wie die erste Füllung der Tb., nämlich durch Abscheidung von Gas durch gewisse Organe im Körper selbst. Leider ist die *Corethra* wegen der schwachen Ausbildung ihres Tracheensystems nicht besonders geeignet, diese Frage zu entscheiden.

Nach meinen Beobachtungen füllen sich die Capillaren nicht erst im Verlauf des letzten Larvenstadiums oder gar erst kurz vor der Verpuppung, wie es gewöhnlich beschrieben worden ist, sondern sie werden gleich bei der Häutung fertig gefüllt und bleiben es dauernd.

Diejenigen Capillaren, welche dabei etwa leer geblieben sind, füllen sich auch später nicht. Nicht selten bleiben die Capillaren im 4.—6. Segment, und zwar besonders die Darmäste, leer, wohl weil der dünne Ösophagus eine Versorgung mit Tracheen weniger nötig hat. —

Ich komme nun zur Besprechung des Regulationsmechanismus, mit dessen Hilfe die *Corethra* wieder ins Gleichgewicht kommt, wenn sie zu schwer geworden ist.

Da ihre Nahrung aus Tieren besteht, deren spezifisches Gewicht größer als 1 ist, so muß sie, wie ich schon einmal auseinandersetzte, beim Fressen jedesmal zu schwer werden. Die Gewichtszunahme ist erheblich.

Versuch 33.

Larve hat lange gehungert, ist praktisch im Gleichgewicht (sinkt in 150 Sek. 1 cm).

Nach Verschlingen einer jungen Daphnie sinkt sie in 15 Sek. 1 cm.

Nach Verlauf einer Viertelstunde ist das Gleichgewicht wiederher-

gestellt, obwohl die Nahrung, auch dem bloßen Auge erkennbar, im Vordarm liegt, bzw. sich im Darm ansammelt, soweit sie verdaulich ist.

Hier liegt also ganz unzweifelhaft eine Regulation des Schwebvermögens vor, die um so bemerkenswerter ist, als sie jeden Tag ein oder mehrere Male stattfinden kann.

Die nähere Untersuchung ergab, daß die Regulation mittels der Schwimmblasen bewirkt wird.

Die Tb. antworten auf jede Gewichtszunahme der *Corethra*, die sich innerhalb gewisser Grenzen hält, mit einer entsprechenden Vergrößerung ihres Volums, oder umgekehrt, und vielleicht deutlicher, ausgedrückt: Die Tb. wachsen nur nach Nahrungsaufnahme (oder anderen Störungen des Schwebvermögens). Es war daher eigentlich nicht ganz richtig, wenn ich bisher immer von dem „kontinuierlichen“ Wachstum der Tb. zwischen den Häutungen sprach. In Wirklichkeit geschieht es sprunghaft, ganz genau entsprechend der Zunahme des Körpergewichts.

Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, wie außerordentlich zweckmäßig das ist. Würden die Tb. ohne Rücksicht auf den Ernährungszustand gleichmäßig weiterwachsen, so müßte das Tier bei Futtermangel viel zu leicht werden und wäre nun erst recht verhindert, seiner Nahrung nachzugehen.

Um zu zeigen, in welcher exakten Weise das Wachstum der Tb. mit der Nahrungsaufnahme zusammenhängt, führe ich den folgenden Versuch an, der eine 4tägige Hungerperiode in sich schließt.

Versuch 34.

17. Juni. ♂ in der 3. Haut. Kopf und Brust 1827 μ . Vordarm und Darm voll. rv. 313 μ , rh. 217 μ .

18. Juni. Kopf und Brust 1921 μ . Vordarm und Darm mäßig voll. Häutung bereitet sich vor, Matrix der Tb. schwach abgehoben. rv. 336 μ , rh. 257 μ .

19. Juni. Kopf und Brust 2047 μ . Vordarm und Darm voll. rv. 403 μ , rh. 309 μ .

20. Juni. Kopf und Brust 2069 μ . Vordarm mäßig voll. rv. 409 μ , rh. 311 μ .

Da die Länge der Tb. nur so schwach zugenommen hat, ist die Blasenhäutung offenbar bereits im Gange.

21. Juni. Gehäutet. (4. Haut.) Kopf und Brust 2457 μ . Vordarm und Darm voll. rv. 358 μ , rh. 257 μ .

Die starke Längenabnahme der Tb. ist durch die Häutung bedingt und wird ausgeglichen durch entsprechende Dickenzunahme.

22. Juni. Kopf und Brust 2583 μ . Darm voll, Vordarm war voll, ist bereits wieder leer. rv. 441 μ (!), rh. 347 μ (!).

Nun wurde dem Tier alle Nahrung entzogen:

23. Juni. Kopf und Brust 2608 μ (blieb so während der ganzen Hungerperiode).

Vordarm leer, Darm noch ziemlich voll. rv. 436 μ , rh. 336 μ .

24. Juni. Darm fast leer. rv. 436 μ , rh. 324 μ .

25. Juni. rv. 436 μ , rh. 319 μ .

26. Juni. Darm leer. rv. 436 μ , rh. 318 μ .

10 h. Daphnien ins Zuchtglas. Die *Corethra* nahm sofort eine an und wurde zu schwer. Wegen großer Unruhe des Tieres waren Messungen nicht sofort möglich.

11 h 35'. Tier im Gleichgewicht. Vordarm sehr voll. Darm erst etwas gefüllt. rv. 492 μ (!), rh. 342 μ .

Das Tier wurde nun dauernd bei guter Nahrung gehalten und fraß jeden Tag.

27. Juni. Kopf und Brust 2734 μ . Vordarm und Darm voll. rv. 520 μ , rh. 369 μ .

28. Juni. Kopf und Brust 2803 μ . Vordarm und Darm voll. rv. 537 μ , rh. 417 μ .

29. Juni. Kopf und Brust 2803 μ (!). Nackenrohre bereits deutlich angelegt. Vordarm etwas gefüllt, Darm voll. rv. 559 μ , rh. 459 μ .

30. Juni. Kopf und Brust 2835 μ . Vordarm und Darm voll. rv. 604 μ , rh. 481 μ .

usw.

Man sieht hier deutlich, wie zugleich mit dem gesamten Wachstum auch das Größerwerden der Tb. aufhört, wenn keine Nahrung aufgenommen wird. Dabei wachsen die Tb. sonst gerade nach den Häutungen besonders stark (oder deutlich), wofür die Zahlen vom 22. Juni einen Beleg bilden.

Nach dem Gesagten scheint die Vergrößerung der Tb. bei Nahrungsaufnahme vom Nervensystem aus angeregt zu werden. Ob freilich das Fressen selbst als Reiz wirkt, ist fraglich. Ich möchte eher glauben, daß das spezifische Gewicht mit Hilfe der Tastborsten wahrgenommen und daraufhin die Anregung zum Wachstum der Tb. gegeben wird.

Eine Erscheinung, die im Versuch 34 nur an den Hb. einigermaßen deutlich wird, aber physiologisch von hoher Bedeutung ist, verdient hier besprochen zu werden. Läßt man eine Larve hungern, so verliert sie durch ihren Stoffwechsel und die Abgabe der Excremente an Absolutgewicht und würde zu leicht werden, wenn nicht eine schwache Verkleinerung der Tb. erfolgte, die besonders in den ersten Tagen der Hungerperiode merkbar ist. Der folgende Versuch zeigt das ganz gut.

Versuch 35.

24. Mai. Frisch gehäutet (4. Haut). Kopf und Brust 2425 μ .
 rv. 347 μ , rh. 235 μ .
 25. Mai. Kopf und Brust 2535 μ . Vordarm sehr voll, Darm voll.
 rv. 397 μ , rh. 252 μ .
 Nun wurde die Nahrung entzogen:
 26. Mai. rv. 380 μ , rh. 246 μ .
 27. Mai. rv. 369 μ , rh. 246 μ .
 28. Mai. rv. 369 μ , rh. 246 μ .
 30. Mai. rv. 358 μ , rh. 235 μ .

Vielleicht wird mir nun eingeworfen, daß auch die in entlüftetem Wasser an den Tb. festgestellte Verkleinerung auf nichts anderem beruhe als auf dieser Verkürzung bei Hunger. Ein Blick auf die betreffenden Versuche (18 u. 19) zeigt aber, daß es sich da um viel höhere Werte handelt, und außerdem blieben die Tiere in entlüftetem Wasser ja auch nicht im Gleichgewicht, sondern wurden wirklich zu schwer. Überdies hatten die in Versuch 18 und 19 verwandten Tiere schon vor dem Versuch gehungert, und deshalb wird die Nahrungsentziehung wenig Einfluß auf die Blasenlänge gehabt haben. Andererseits zeigen die obigen Resultate deutlich, eine wie große Fehlerquelle das Füttern in diese Versuche hineingebracht haben würde.

Eine Art mechanischer Bestätigung findet die Verkürzung der Tb. bei Hunger darin, daß isolierte Tb., wie wir gesehen haben, nach der ersten starken Quellung später wieder in der Größe zurückgehen (siehe Versuch 2). Ferner liegt sicherlich ein Analogon in der mehrfach erwähnten Verkürzung der neuen Intima bei der Häutung (siehe Versuch 32 und Fig. M). Und endlich weise ich auf die nachträgliche Verkleinerung der Tb. in entlüftetem Wasser (Versuch 18) hin, der vielleicht auch etwas Ähnliches zugrunde liegt.

Man darf jedoch nicht glauben, daß die *Corethra* somit auch ein Mittel habe, beliebig hohe Gewichtsverminderungen auszugleichen, denn die Verkürzung der Tb. ist, wie gesagt, nur gering und scheint mehr eine physikalische Folge der vorangegangenen starken Quellung als eine vom Organismus willkürlich hervorgerufene Kontraktion. Müssen die Tiere sehr lange hungern, so werden sie, wie wir schon gesehen haben, schließlich zu leicht, d. h. die Verkürzungsfähigkeit der Tb. ist ziemlich eng begrenzt und kann stärkere Gewichtsabnahmen nicht kompensieren.

Des weiteren habe ich den Eindruck gewonnen, als ob die beiden Blasenpaare unabhängig voneinander wüchsen. Das ist,

teleologisch verständlich, wenn man bedenkt, daß die Nahrungsaufnahme zunächst nur das Vorderende schwerer macht und daß erst, je weiter die Nahrung im Darmkanal nach hinten rutscht, auch das Schwanzende eine Belastung erfährt.

Von den vielen diesbezüglichen Beobachtungen führe ich hier nur eine an:

Versuch 36.

17. Mai. Tier in der 4. Haut. rv. 358 μ , rh. 218 μ .

18. Mai. Nahrung im Vordarm. Vb. zeigen stärkeres Wachstum als Hb.: rv. 392 μ (Zunahme 9,5 %), rh. 227 μ (Zunahme 4,1 %).

19. Mai. Vordarm leer, Nahrung im Enddarm. Hb. zeigen stärkeres Wachstum als Vb.: rv. 403 μ (Zunahme 2,8 %), rh. 265 μ (Zunahme 16,7 %).

Haben wir hier den Beweis dafür, daß jedes Blasenpaar einzeln reagiert, so zeigen andererseits die Beobachtungen an Tieren, denen die Vb. oder die Hb. zerquetscht waren, daß gelegentlich auch ein Tb.-Paar für das andere mit eintreten kann. Es kam nämlich in diesen Fällen, wofern das Tier sich von der Operation völlig erholte, gar nicht selten zu einer vollkommenen Kompensation durch das unverletzte Blasenpaar.

Ich führe hier einige Daten aus einem solchen Versuch an, ohne vorläufig auf die Technik einzugehen, was erst im nächsten Abschnitt geschehen soll.

Versuch 37.

19. Mai. ♀ vor der 3. Häutung. Beide Vb. zerquetscht, ihr Gasinhalt wurde vom Blute aufgezehrt, Tier natürlich viel zu schwer.

20. Mai. Gehäutet. Vb. luftleer. Alte Blasenhäute deutlich in den neuen zu sehen. Tier liegt am Boden.

22. Mai. Tier erholt sich gut von der Operation, hat gefressen.

24. Mai. Alte Häute der Vb. immer noch nicht aufgezehrt (dies geschah auch bis zur Verpuppung nicht). Vb. luftleer, Tier steht mit dem Kopf nach unten auf dem Boden des Gefäßes. Hb. auffällig groß, haben deutlich an Größe zugenommen.

25. Mai. Tier kaum noch schwerer als Wasser.

26. Mai. Tier schwebt senkrecht im Wasser, mit dem Kopf nach unten. Ernährungszustand gut. Hb. außergewöhnlich groß, ungemein stark eingerollt, füllen das 10. Segment fast ganz aus.

30. Mai. Noch immer vorzüglich im Gleichgewicht. Gegen die Verpuppung hin, die am 16. Juni erfolgte, wurde das Tier wieder schwerer, offenbar weil die Hb. an der Grenze ihrer Quellungsfähigkeit angelangt waren.

Auch ohne experimentelle Eingriffe hätte ich diese Kompensation beobachten können, denn aus irgendwelchen pathologischen Gründen scheint manchmal die Füllung eines Blasenpaares oder einer Blase auszubleiben oder zu verschwinden. So fand ich am 8. Juli in einem meiner Aquarien eine Larve, die mir dadurch auffiel, daß sie senkrecht im Wasser schwebte, mit dem Kopf nach oben. Es zeigte sich, daß die Hb. der sonst völlig gesunden Larve keine Luft enthielten und auch etwas deformiert waren, während die Vb. eine für das Alter des Tieres unverhältnismäßige Größe besaßen.

Nicht immer kommt es zu einer so vollständigen Kompensation, doch in fast allen Fällen ließ sich eine ungewöhnlich starke Größenzunahme der heil gebliebenen Tb. konstatieren. Auch hierbei zeigte sich gelegentlich wieder deutlich, daß Vb. und Hb. für sich allein reagieren, so z. B. in folgendem Versuch:

Versuch 38.

17. Juni. Larve in der 4. Haut. rv. 537 μ , rh. 375 μ .
 Nun lh. durch Unterdruck zum Platzen gebracht, wurde luftleer.
 Tier zu schwer.
18. Juni. rh. 403 μ .
19. Juni. rh. 425 μ .
20. Juni. Tier hat gefressen. rv. 588 μ , rh. 447 μ .
21. Juni. Keine Nahrung aufgenommen. rv. 593 μ , rh. 470 μ .
 Zunahme seit 17. Juni: rv. 10,4%, rh. 25,3%.
- Tier steht senkrecht, mit dem Kopf nach oben, auf dem Boden, ist kaum noch zu schwer.
22. Juni. rh. 485 μ .
23. Juni. rh. 498 μ .
24. Juni. rh. 503 μ . Tier ebenso schwer als Wasser, mit dem Kopf nach oben senkrecht schwebend.
28. Juni. Durchaus regelrecht verpuppt.

Etwas größer, als es hiernach scheinen könnte, war aber der Anteil der Vb. an der Wiedererlangung des Schwebvermögens sicherlich doch. Denn da sie leider gerade bei diesem Individuum zufällig etwas schief lagen, so können die Messungen der Vb. in Versuch 38 nicht als völlig genau gelten, sondern ergaben wahrscheinlich etwas zu kleine Werte. Wenn außerdem die Kompensation ausschließlich von der rh. ausgegangen wäre, so hätte das Tier nach Wiederherstellung des Gleichgewichts nicht senkrecht, sondern wagenrecht schweben müssen.

Wir hatten schon im Abschnitt IIc gesehen, daß im lebenden

Tier zerquetschte Tb. eine starke Quellung zeigen. Ich sagte damals, daß hierbei wohl die Verletzung der Matrix eine Rolle spielen würde, und tatsächlich scheint die Quellung bei Blasen, die man durch Unterdruck zum Platzen gebracht hat, nicht ganz so stark wie bei zerquetschten zu sein. Sie ist aber vorhanden:

Versuch 39.

30. Juni. 10 h. Larve in der 4. Haut. rv. 576 μ . lv. 593 μ , rh. 436 μ .

Nun rv. durch ganz kurzen Unterdruck zum Platzen gebracht, wurde völlig luftleer. Tier zu schwer.

10 h 15'. rv. 660 μ (!) völlig luftleer. lv. 626 μ , rh. 459 μ , luftgefüllt, unverletzt.

Sämtliche Tb. haben sich also vergrößert, und zwar vermutlich durch den Reiz des Schwererwerdens. Die ungewöhnlich starke Zunahme von rv. (14,6 % in 15 Minuten!) erklärt sich aus der Quellung der Blasenwand durch Wasseraufnahme von innen.

12 h. rv. 671 μ , lv. 670 μ , rh. 492 μ , lv. und rh. sind weiter stark gewachsen, rv. nur noch langsam.

1. Juli. Tier hat gefressen. rv. 682 μ , lv. 694 μ , rh. 492 μ .

Zwischen rv. und lv. besteht jetzt, wie man sieht, ungefähr wieder dasselbe Größenverhältnis wie vor dem Versuch.

4. Juli. Tier hat inzwischen eifrig Nahrung zu sich genommen; ist kaum noch zu schwer. rv. 794 μ , völlig luftleer; lv. 795 μ , rh. 524 μ , luftgefüllt. rv. ist also, obwohl luftleer, in demselben Maße, ja sogar etwas stärker, als lv. gewachsen.

6. Juli. Tier schwebt wagerecht im Wasser.

Da in diesem Versuche die geplatze Blase (rv) nicht gleich auf die Länge anwuchs, die sie später erreichte, so scheint zum Weiterquellen das Vorhandensein der Blutflüssigkeit allein nicht zu genügen (denn diese drang ja von innen unbeschränkt ein), es muß offenbar zuvor von der Matrix die Quellfähigkeit gesteigert werden (etwa durch Einlagerung eines Stoffes in die Blasenwand).

Bemerkenswert ist ferner, daß die Quellung aller Tb., auch der unverletzten, begann, ehe der Reiz der Nahrungsaufnahme hinzukam.

Dieser Fall ist zugleich vielleicht der beste Beweis für die Richtigkeit der zu Beginn dieses Abschnitts aufgestellten Wachstumstheorie, denn er zeigt, daß eine Tb. „wachsen“ kann, ohne Luft zu enthalten. Eine passive Dehnung der Blasenwand ist hierbei völlig ausgeschlossen.

Zum Schlusse möchte ich noch in gekürzter Form einige Beobachtungsreihen wiedergeben, die einen ungefähren Begriff von der Größe der Tb. auf den einzelnen Stadien des Larvenlebens

geben sollen. Da es mir leider nicht gelungen ist, ein Tier vom Ei bis zum Schlüpfen der Imago unter täglicher Messung zu halten, so füge ich die Messungen von 2 Individuen, die sich ungefähr ergänzen, aneinander.

Versuch 40.

6. Juni. Soeben geschlüpft. Kopf und Brust 378 μ . Körperlänge 1102 μ . Tb. noch nicht gefüllt. rv. 56 μ , rh. 45 μ .

Nach der Füllung ebenso.

7. Juni. Kopf und Brust 630 μ . Vordarm gefüllt. rv. 73 μ , rh. 50 μ .

8. Juni. Vordarm fast leer, Darm voll. rv. 78 μ , rh. 62 μ (!).

9. Juni. Vordarm und Darm voll. rv. 97 μ , rh. 67 μ .

10. Juni. Kopf und Brust 756 μ . Vordarm voll. rv. 104 μ , rh. 82 μ .

11. Juni. Vordarm voll. rv. 119 μ , rh. 91 μ .

12. Juni. Ebenso. Häutung bereitet sich vor. rv. 129 μ , rh. 104 μ .

13. Juni. Ebenso. Kopf und Brust 850 μ . Länge 2709 μ . Matrix der Tb. stark abgehoben. rv. 140 μ , rh. 106 μ .

14. Juni. Gehäutet (2. Haut). Kopf und Brust 974 μ . Körperlänge 2929 μ . rv. 108 μ (!), rh. 69 μ (!).

Das Tier ging leider durch einen unglücklichen Zufall ein. Als Fortsetzung diene:

Versuch 41 (stark gekürzt).

6. Mai. Geschlüpft. ♀. Tägliche Messungen erst seit 15. Mai.

15. Mai. Dicht vor der 1. Häutung. Kopf und Brust 1008 μ . Länge 3,3 mm, rv. 157 μ , rh. 123 μ .

16. Mai. Gehäutet (2. Haut). Kopf und Brust 1134 μ . Länge 3,4 mm, rv. 134 μ , rh. 95 μ .

19. Mai. Kopf und Brust 1285 μ . Länge 4,3 mm. Hauptauge als brauner Strich angelegt. rv. 199 μ , rh. 140 μ .

22. Mai morgens. Kopf und Brust 1465 μ . Länge 5 mm. Hauptaugen bereits 4 mal so groß wie die Nebenaugen. rv. 268 μ , rh. 208 μ .

22. Mai nachm. rv. 257 μ , rh. 201 μ , d. h. die Blasenhäutung ist bereits im Gange.

23. Mai. Gehäutet (3. Haut). Kopf und Brust 1701 μ . Vordarm sehr voll. Im Kopf gefüllte Tracheen. rv. 233 μ , rh. 131 μ .

26. Mai. Kopf und Brust 2262 μ . Die Matrix der Tb. beginnt sich abzuheben. rv. 425 μ , rh. 313 μ .

29. Mai. Kopf und Brust 2457 μ . Häutung steht bevor. Tracheen im Kopf ohne Luft. rv. 481 μ , rh. 386 μ .

30. Mai. Gehäutet (4. Haut). Kopf und Brust 2699 μ . Länge 8,2 mm. Bulbi mit langer Spitze. Tracheenäste sämtlich gefüllt. rv. 376 μ , rh. 252 μ .

8. Juni. Kopf und Brust 2929 μ . Länge 9 mm. rv. 470 μ , rh. 294 μ .

15. Juni. Kopf und Brust 3118 μ . Länge 9,8 mm. rv. 626 μ ,
rh. 498 μ .
22. Juni. Kopf und Brust 3464 μ . Länge 11 mm. rv. 882 μ ,
rh. 756 μ .
22. Juni nachm. verpuppt. Länge ohne Nackenrohre 7 mm.

e) Neufüllung künstlich geleerter Blasen.

Ich hatte zuerst geglaubt, das Wachstum der Tb. erfolge durch Einpressen von Luft durch die feinen Ausläufer, die von den Blasenenden ausgehen und sich bis unter die Haut erstrecken.

Aber als ich die im vorigen Abschnitt wiedergegebenen Entdeckungen machte und außerdem sah, daß die Ausläufer nur in der 4. Haut mit Luft gefüllt sind, kam ich zu der Überzeugung, daß die Luftabscheidung, wenn sie überhaupt stattfindet, jedenfalls nicht die Ursache der Blasenvergrößerung sein könne.

Immerhin blieb die Frage offen, ob eigentlich Luft aus den Tracheencapillaren ins Blaseninnere abgeschieden werden könne. Von allen Tracheen im Körper der *Corethra* sind die Blasenausläufer am stärksten entwickelt, und es ist mir kein Fall bekannt, wo sie bei einer normal lebenden Larve in der 4. Haut nicht gefüllt gewesen wären. Ferner muß man sich sagen, daß das überaus starke und schnelle Wachstum der Tb. bei Nahrungsaufnahme eine erhebliche Vergrößerung der Luftmasse in ihrem Innern erfordert. Bei jungen Tieren wird diese Luft ja zweifellos aus dem Blute durch die Blasenwand ins Innere abgeschieden. Ob aber diese Abscheidung bei den erwachsenen Larven, wo die Luftzunahme infolge der viel größeren Futtermenge sehr beträchtlich sein muß, den Bedarf decken kann, ist zweifelhaft. Ich glaube fast, daß hier eine Luftabscheidung von seiten der Tracheencapillaren ergänzend hinzutritt, und vermute, daß die Ausläufer der Tb. aus diesem Grunde hier so stark entwickelt sind.

Man könnte sich die Luftabscheidung aus dem umgebenden Wasser in die Blasenausläufer als eine Folge des im Blaseninnern durch Quellung der Wand erzeugten Unterdrucks vorstellen. Nach den Erfahrungen bei der ersten Füllung der Tb. wäre es indes auch denkbar, daß davon unabhängig eine Abscheidung von seiten der Tracheenendigungen stattfände. Eine Stütze könnte diese Auffassung auch aus der in Abschnitt II f besprochenen Bildung von Gas bei Unterdruck gewinnen, denn dort bestand ja kein Zweifel

an einer reichlichen Ausscheidung von Gas aus den Blasenausläufern ins Körperinnere.

Ich richtete daher mein Augenmerk frühzeitig auf diese vermutete Gasproduktion der Tracheencapillaren oder ihrer Zellelemente, ja ich kann wohl sagen, daß ich diesem Problem besonders viel Aufmerksamkeit zugewandt habe, zumal da КРОГН angibt, er habe einmal eine luftleer gewordene Tb. sich nachträglich wieder füllen sehen.

Der Erfolg entsprach meinen Erwartungen nicht ganz. Zwar habe ich bestätigt gefunden, daß hin und wieder eine Gasabscheidung vorkommt, aber die Fälle waren sehr selten. Vielleicht hätte die Verletzung des Tracheensystems bei lebhaft atmenden Insecten mit kräftigen Tracheen mehr Erfolg gehabt. Vielleicht löste auch das Blut die ausgeschiedene Luft zu schnell wieder fort oder die haarfeinen Gänge verstopften sich beim Zerreißen.

Immerhin verdienen, wie ich glaube, die wenigen positiven Resultate angeführt zu werden.

Die Leerung der luftgefüllten Tb. wurde auf verschiedene Art erreicht. Meine erste Methode bestand einfach darin, daß ich mit einer breiten Pinzette (sogenannten Epilationspinzette) den dorsalen Teil des Segments, dessen Blasen ich zerquetschen wollte, zusammendrückte. Das brachte die Tb. zum Platzen und schadete den Tieren so gut wie gar nicht. Es litten nur einige Muskeln, und außerdem wurde das Pigment der zerstörten Tb. vernichtet. Vielleicht darf ich an dieser Stelle nebenher die Bemerkung einschalten, daß solche Tiere sich vorzüglich zur Demonstration der Herzpulsationen im Projektionsapparat eignen. Die Trümmer der Pigmentzellen treiben nämlich mit dem Blute durch den ganzen Körper und sammeln sich schließlich in den großen Pericardialzellen (Speicherzellen), die zu beiden Seiten des Rückengefäßes regelmäßig angeordnet sind. Mit Hilfe dieser großen dunklen Zellen sieht man den Herzschlag dann außerordentlich deutlich. Um das Pigment zu zertrümmern, genügt es, die Larven in der Gegend der Tb. mit einer Pinzette leicht zu drücken.

Aus den zerquetschten Blasen löst das Blut schnell alle Luft heraus, so daß sie nach einer halben Stunde meist schon luftleer sind. Gewöhnlich stellt sich auch die alte Form der Tb., die durch das Quetschen plattgedrückt waren, wieder her.

Diese Methode hat den Vorteil, daß man bestimmen kann, welche von den 4 Tb. man luftleer haben möchte, aber den Nach-

teil, daß die Matrix verletzt und gewöhnlich auch die Blasen-
ausläufer, auf die es gerade ankommt, geschädigt werden. Ich ver-
suchte es daher später auf eine andere Art, nämlich dadurch, daß
ich die Tb. zum Platzen brachte.

Ich unterwarf das Tier einem plötzlichen starken Unterdruck,
den ich sofort wieder aufhob, wenn das Auftreten von „Gasblasen“
im Innern des Tieres mir anzeigte, daß eine oder mehrere Tb. ge-
platzt seien.

Bei Anwendung dieser Methode bleiben die Ausläufer und die
Matrixzellen unverletzt, und wenn der Riß in der Blasenwand nicht
gar zu klein ist, so wird die Luft ebenso schnell wie aus zer-
quetschten Blasen herausgelöst.

Es soll nun kurz besprochen werden, welches Ergebnis diese
Versuche hatten, die natürlich alle mit Tieren in der 4. Haut an-
gestellt wurden. In einigen Fällen kam es bei geplatzen Tb. so
schnell zu einer Schließung des Risses, daß die Luft gar nicht heraus-
gelöst wurde. Demgegenüber geschah es besonders bei den ge-
quetschten nicht selten, daß die verletzte Blase dauernd offen (und
leer) blieb. Von der dann in der Regel eintretenden Kompensation
habe ich im vorigen Abschnitt schon gesprochen.

In ganz vereinzelt Fällen ließ sich, wie gesagt, eine Neu-
füllung nachweisen:

Versuch 42.

- 16. Febr. rv. zerquetscht.
- 18. Febr. rv. noch über die Hälfte mit Luft gefüllt.
- 25. Febr. rv. luftleer. Tier viel zu schwer, aber gesund und gut
genährt.
- 5. März. In durchlüftetes Wasser.
- 7. März. Tier im Gleichgewicht, mit dem Kopf nach unten hängend.
rv. noch ohne Luft.
- 9. März. Mitten in rv. eine kleine Luftblase.
- 10. März. rv. etwa zu einem Drittel mit Luft gefüllt.

Versuch 43.

- 1. Juli. rv. platzte durch starken Unterdruck, wurde aber nicht
völlig luftleer. In nicht durchlüftetes Wasser.
 - 3. Juli. rv. fast voll.
- Die Füllung von rv. ging im Laufe der nächsten Tage, trotzdem nun
durchlüftet wurde, wieder zurück.

Versuch 44.

- 17. Juni. rv. durch Unterdruck geplatzt, teilweise noch mit Luft
erfüllt.

18. Juni. rv. völlig mit Luft erfüllt, eine Verletzung der Blasenwand ist kaum noch zu sehen. Tier schwebt.

Der Riß in rv. schloß sich offenbar völlig, denn rv. wuchs ebenso wie die andern Tb., ohne daß Wasser eindrang.

25. Juni. Völlig regelrecht verpuppt.

Versuch 45.

4. März. Kräftiger Unterdruck, alle Blasen platzen.

5. März. 12 h, Alle Tb. luftleer. Unterdruck: In einer Vb. bildet sich vorn eine Luftblase, diese wächst bei gleichbleibendem Druck. 12 h 30'. Fast die ganze Vb. schon luffertfüllt.

1 h 25'. Auch in einer Hb. tritt nun wieder Luft auf.

1 h 30'. Normaldruck: Die Luftblasen bleiben.

Diese Art der Neufüllung bei Unterdruck habe ich später noch mehrfach beobachten können, und es ist wohl kein Zweifel, daß diese Erscheinung mit der Gasblasenbildung völlig identisch ist. Im folgenden Versuch jedoch erfolgte die Gasausscheidung bei normalem Druck.

Versuch 46.

8. Juni. 11 h 30'. rv. und lv. mit Pinzette zerquetscht. Tier schwerer als Wasser.

2 h 45'. Tier viel zu leicht. In der Nähe der Vb. eine ungeheure Menge von großen Luftblasen, so daß die Brust fast ganz mit Luft angefüllt ist. Das Aussehen des Tieres erinnert sehr an das von Larven, die bei Unterdruck Gasblasen gebildet haben.

9. Juni. Alle Luft in der Brust verschwunden. Tier zu schwer. Zu einer Neufüllung der Vb. kam es nicht.

Dieser Fall zeigt deutlich, daß eine starke Luftabscheidung von seiten der Endelemente der Tracheen zustande kommen kann.

Erwähnung verdient hier noch eine Erscheinung, die man an geplatzen, luftleeren Tb. sehr häufig beobachten kann. Wenn die Ränder des Risses sich aneinander legen und miteinander verschmelzen, so findet man die Blase nach einigen Tagen plötzlich vom einen Ende her eingestülpt wie einen Handschuhfinger. Bei zerquetschten Tb. habe ich dies nie eintreten sehen, wohl weil es da fast nie zu einer Schließung der entstandenen Risse kommt.

Die Einstülpung erinnert sehr an jene, die wir durch eine plötzliche Erhöhung des äußeren Druckes an isolierten Tb. hervorgerufen sahen (Abschnitt II c), und sie beruht vielleicht auch auf ähnlichen Ursachen.

Nach der im vorigen Abschnitt ausgeführten Wachstumstheorie

nämlich erzeugt die Quellung der Blasenwand einen Unterdruck in den Tb., und falls dieser zu groß wird, muß es naturgemäß zu einer Einstülpung kommen. Es liegt nun nahe, anzunehmen, daß das Blut in der letzten Haut nicht imstande ist, soviel Luft an die Blasen abzugeben, als diese brauchen. Normalerweise wird das nötige Luftquantum gewiß von den Tracheenausläufern geliefert. Nun aber, da die Tracheencapillaren vermutlich verstopft sind (man braucht nur an das Eindringen von Wasser zu denken), muß es demnach zu einer Einstülpung der Tb. kommen.

IV. Die Puppe.

a) Morphologisches.

Zum Verständnis der Schwimmblasen von *Corethra* wäre es zwar nicht unbedingt nötig gewesen, auch über den Schwebesapparat der Puppe Studien zu machen, aber eine wünschenswerte Vollständigkeit schien mir doch darin zu liegen, und außerdem finden hier einige frühere Bemerkungen über Gasabscheidung ihre Bestätigung.

Der Bau der Puppe weicht von dem der Larve sehr ab. Der kleine Kopf sitzt dem durch Bein- und Flügelanlagen stark aufgetriebenen Thorax dicht auf. Das senkrecht herabhängende Abdomen besteht nur noch aus 8 statt 9 Segmenten; man darf wohl annehmen, daß das letzte Segment in der Bildung der Ruderplatten und Genitalanhänge aufgegangen ist.

Der Hinterleib ist, wenn auch längst nicht so stark wie bei *Culex*-Puppen, ventral eingekrümmt (Fig. P). Die Fortbewegung geschieht durch einen vertikalen Schlag des breiten Schwanzfächers, von dem die Figur nur die Schmalseite sehen läßt.

Anstatt die Morphologie der Puppe weiter zu besprechen, will ich nur noch auf ihr Tracheensystem eingehen. Es besteht aus zwei kräftigen, luftgefüllten Längsstämmen, welche die typische Ringelung der Tracheen besitzen und den Körper seiner ganzen Länge nach durchziehen. Im Hinterleib geben sie pro Segment 3 starke Seitenzweige ab, die sich teils unter der Haut, teils an den Organen verästeln. Alle Teile des Körpers sind mit luftgefüllten Tracheen ungemein reichlich versorgt, und auch in jedes der beiden Blätter des Schwimmfächers erstrecken sich 3 reich verzweigte Tracheen (Fig. Q).

Nach vorn zu gehen die Hauptstämme direkt in die beiden auffallendsten Anhänge des Puppenkörpers über, die „Stigmenkiemen“ (WEISMANN, p. 108) oder „Prothoracalanhänge“ (PALMÉN, p. 63). Da diese Organe nach meiner Ansicht aber weder Stigmen sind, noch

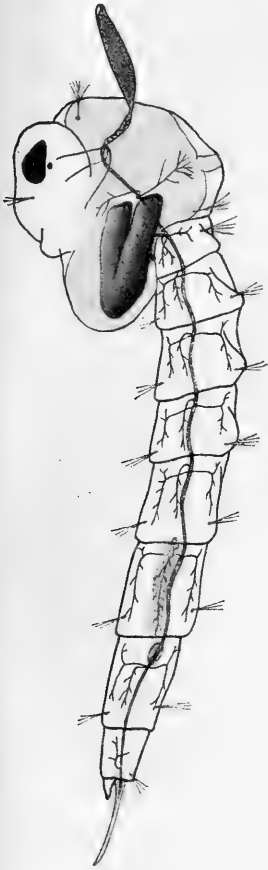


Fig. P.
Puppe von links. 14 : 1.

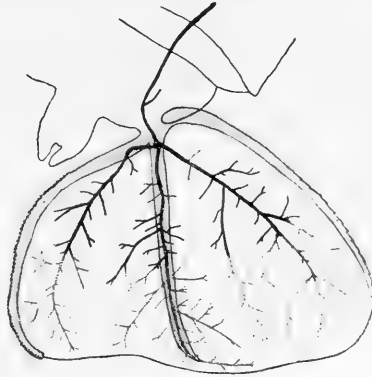


Fig. Q.
Linkes Ruderblatt der Puppe, ventral. Erst
teilweise mit Luft gefüllt. Zeichenokular.
40 : 1.

am Prothorax sitzen (vgl. Abschnitt II b), so ziehe ich es vor, die indifferente Bezeichnung „Nackenrohre“ (MEINERT, p. 412) für sie zu verwenden.

Es sind spindelförmige Auswüchse der Körperhaut, die eine ebenso geformte, schlauchförmig erweiterte Trachee umschließen. Die Intima dieser Trachee ist nicht in der üblichen Weise mit Spiralfäden versehen, sondern besitzt eine netzförmige Struktur, und von den Knotenpunkten dieses Netzes ragen merkwürdigerweise lange Borsten ins Innere der Trachee hinein.

Eine alte Streitfrage ist, ob die Nackenrohre an der Spitze eine Öffnung haben. WEISMANN (p. 108) hält sie unbedingt für offen, und MEINERT (p. 413) stimmt ihm bei, während PALMÉN (p. 63) sie für geschlossen erklärt. Da ich glaube, daß die morphologischen Befunde in solchen Fällen wenig beweisen, so möchte ich zu dieser

Frage erst Stellung nehmen, wenn ich meine darauf bezüglichen Experimente angeführt habe.

Die Trachee macht an der Stelle, wo sie aus dem Nackenrohr in den Körper übergeht, einen scharfen Knick, und die Biegungsstelle besitzt die typische Spiralstruktur der Tracheen. Nach dem Körperinnern zu erweitert sich die „Wurzel“ des Nackenrohres noch einmal schwach, und hier ist die Intima mit groben, unregelmäßigen Querrunzeln versehen. Die Wurzel setzt sich nach einem abermaligen Knick in den Längsstamm fort.

Die Längsstämme verlaufen leicht geschlängelt, wie es Fig. P angibt, und sind, wie erwähnt, von den schwarzbraunen Pigmentzellen begleitet. Im 10. Segment sieht man noch Reste der Hb.-Matrix, und je eine zwiebelartige Anschwellung vor der Abzweigungsstelle der Tracheenäste gibt die Stelle an, wo die Hb. gesessen haben. Ähnliche Reste der Vb. finden sich in der Brust. Ob es etwa die Bulbi sind, welche sich auf diese Weise erhalten, habe ich nicht untersucht.

Seltsamerweise glaubt WEISMANN (p. 109), „dass zwar die hinteren Schwimm- oder Tracheenblasen der Larve bei der Verpuppung zerstört werden, nicht aber die vorderen“. Hiervon kann nicht die Rede sein, wie POUCHET, MEINERT u. A. richtig hervorgehoben haben. Der Luftraum, welcher die Puppe hauptsächlich im Gleichgewicht hält, ist überhaupt nicht innerhalb ihres Tracheensystems gelegen, sondern besteht aus dem Raum, den die Flügelscheiden und Beinanlagen mit der Ventralseite des Thorax bilden. Die Füllung dieser Höhle mit Luft erfolgt allerdings, soweit ich sehen kann, vom Tracheensystem aus, und zwar durch die Stigmen des 4. Körpersegments.

Der luftgefüllte Raum läßt sich der Form nach am besten mit einem Hufeisen vergleichen, dessen Konkavseite dem Tier zugekehrt ist (s. Fig. P). In der Mitte des Außenrandes besitzt das Hufeisen jederseits eine Verbindung mit der Außenwelt, eine feine Öffnung, durch die, wie wir später sehen werden, Luft in Bläschenform austreten kann. Diese Spalte ist in der Figur luftgefüllt wiedergegeben und liegt etwas tiefer als der Funiculus des 4. Segments.

Die Verpuppung selbst zu beobachten, ist mir nur einmal gelungen. Der Vorgang spielte sich obendrein so rasch ab, daß ich auch dadurch nicht viel mehr erfuhr. Immerhin habe ich bei den Versuchen mit isolierten Larven sehr häufig Gelegenheit gehabt,

die Tiere kurz vor und nach der Verpuppung zu betrachten, und hoffe einigermaßen über die Art, wie sie sich abspielt, ins klare gekommen zu sein.

Das sicherste Zeichen für die bevorstehende Verpuppung ist das gewaltige Wachstum und die Dunkelfärbung der Nackenrohre in den letzten Tagen des Larvenlebens. ПΟΥСЕТ behauptet (p. 226), daß die Nackenrohre sich bereits in der Larve mit Luft füllten, aber das sah ich nie und kann es mir auch kaum denken. Denn wie wir noch sehen werden, füllen sie sich sogar später als das übrige Tracheensystem.

Die Längsstämme haben um diese Zeit bereits die bedeutende Dicke erreicht, welche sie nachher in der Puppe besitzen, sind aber ebenso wie die übrigen Tracheen der Puppe, die alle schon angelegt sind, noch mit Serum gefüllt.

Oft schwand kurz vor der Verwandlung auch aus den spärlichen Tracheen der Larve alle Luft, doch bin ich nicht sicher, ob dies durchweg der Fall ist. Jedenfalls aber werden die Larven zuletzt regelmäßig schwerer als Wasser.

Die Verpuppung, die ich sah, dauerte kaum eine Sekunde. Die Larvenhaut riß in den Brustsegmenten dorsal auf, und während ich mich bemühte, das lebhafte Tier im Gesichtsfelde zu behalten, hatte die Puppe sich bereits von der alten Haut frei gemacht.

Merkwürdigerweise entledigt sich die *Corethra* bei der Verpuppung ihrer Tb. auf andere Weise als bei den Häutungen. Während sie dort im Körper liegen blieben, werden sie hier, wenigstens in der Regel, durch die Stigmen herausgezogen. Man findet die Tb. als zerknitterte, fast oder ganz luftleere und, wie es scheint, auch chemisch veränderte Schläuche auf der abgeworfenen letzten Larvenhaut, an der sie durch einen Stiel (den Funiculus) befestigt sind.

Fast möchte ich glauben, daß die Häutung der Vb. nicht, wie man erwarten sollte, durch das Stigma des 3. Segments, sondern vielmehr durch das des 4. vor sich geht; denn der Funiculus des 4. Segments ist sehr kurz und kräftig, so breit wie die Längsstämme und auch ebenso geringelt, während der des letzten Brustsegments sich gar nicht stark ausbildet. Auch ist es auffallend, daß der Funiculus des 4. Segments in der Puppe stets mit Luft gefüllt ist, während ihre übrigen Stigmenäste durchweg leer sind.

Oben sagte ich, daß die Intima der Tb. sich auch chemisch zu verändern scheine. Sie gewährt tatsächlich kurz vor der Verpuppung ein Bild starken Zerfalls. Die Spiralfäden sind sehr gequollen, ver-

lagert und teilweise zerbrochen, sie erinnern an den Befund bei den übrigen Häutungen (Fig. O). Die Tb. haben ihre Elastizität und Festigkeit völlig eingebüßt und zerreißen bei der leisesten Berührung. Von „Symptomen beginnenden Zerfalls“ spricht übrigens auch WEISMANN (p. 109), glaubt aber, daß diese Erscheinung sich auf die Hb. beschränke. Man würde sich übrigens, wenn die Intima ihre alte Festigkeit beibehielte, kaum vorstellen können, wie die Tb. durch die immerhin engen Funiculi gezogen werden sollten.

Warum es freilich überhaupt zu einer Abwerfung der Tb. kommt, da das Tier doch bei den vorangegangenen Häutungen von seiner Fähigkeit, die Intima aufzulösen, Gebrauch machte, läßt sich wohl nur phylogenetisch erklären. Denn auch bei der Verpuppung kann die Intima gelegentlich im Körper bleiben und dort aufgelöst werden.

Versuch 47.

13. Mai morgens fand ich ein frisch verpupptes ♀, dessen Hb. noch im Körper lagen und luftgefüllt waren. Längsstämme gefüllt, Hufeisen ventral ohne Luft. Tier zu schwer.

Abends Hb. stark zerknittert, in Auflösung begriffen, fast ohne Luft.

14. Mai morgens. Hb. nicht mehr zu sehen. Tier zu schwer.

Während der Verpuppung zerreißen also die äußerst zart gewordenen Wände der Tb. und werden gewöhnlich, an den alten Funiculi hängend, aus den Stigmen herausgezerrt. Dabei nehmen sie etwas von ihrem gasförmigen Inhalt mit nach außen, der größte Teil aber bleibt, wenn ich recht gesehen habe, im Tracheensystem, strömt sofort in die Längsstämme und sammelt sich in dem hufeisenförmigen Hohlraum unter der Brust. Die bewegende Kraft für diesen Vorgang ist wohl in einer plötzlichen Zusammenziehung der Tb.-Matrix zu suchen.

Die Puppe besitzt also im ersten Augenblick nur im Hufeisen und in den Längsstämmen Luft, aber das ändert sich rasch. Ohne sichtbare Ursache dringt plötzlich von der Brust her Luft in die Nackenrohre ein und füllt sie langsam, aber stetig. Ihre Füllung geschieht also nicht, wie WEISMANN (p. 108) will, durch Aufnahme atmosphärischer Luft an der Wasseroberfläche, sondern von innen heraus, durch Abscheidung von Gas aus den Geweben oder dem umgebenden Wasser. Der Vorgang würde an die erste Füllung der Tb. erinnern, wenn er nicht so viel langsamer verlief. Wegen der langen Dauer des Prozesses möchte man glauben, daß es sich weniger um eine echte Secretion von Gas, etwa durch Zerfall einer chemi-

schen Verbindung, als um eine allmähliche Abscheidung aus dem umgebenden Wasser handele. Dagegen scheint mir allerdings folgende Beobachtung zu sprechen: zugleich mit der Füllung der Nackenrohre beginnt in den Tracheenästen ebenfalls Luft zu erscheinen, und auch diese Luft tritt zuerst proximal auf. Die Ausläufer unter der Haut füllen sich zuletzt.

Das ist am deutlichsten im Schwanzfächer, wo die Füllung zentrifugal und gleichsam zonenweise vorschreitet. Würde man von Minute zu Minute auf einem Ruderblatte die Linie aufzeichnen, bis zu der die Füllung vorgeschritten ist, so bekäme man Segmente konzentrischer Kreise, deren Mittelpunkt die Wurzel des Ruderblattes wäre. Innerhalb eines solchen Kreises sind aber nicht nur die 3 Hauptäste gefüllt, sondern zugleich alle, auch die feinsten von ihnen ausgehenden Nebenäste (Fig. Q).

Auch da fragt es sich wieder, wo das Serum bleibt, das in den Tracheen und Nackenrohren enthalten war. Da aber die Füllung hier ziemlich langsam geschieht, so kann es recht wohl durch die Tracheenwände hindurch ins Blut aufgenommen werden.

Der Schwanzfächer füllt sich ziemlich rasch mit Luft, oft binnen 10 Minuten, jedenfalls meist schneller als die Nackenrohre und die Verästelungen in den Segmenten.

Die einmal gefüllten Teile des Tracheensystems bleiben dauernd gefüllt, und die Puppe hat damit ihr normales Schwebvermögen erreicht.

Auch Larven, die ich durch ein Drahtnetz von der Wasseroberfläche abschloß, verpuppten sich regelrecht. Damit ist WEIS-MANN'S Ansicht, wonach die Füllung des Tracheensystems der Puppe durch Aufnahme atmosphärischer Luft mittels der Nackenrohre geschieht (p. 108), auf die einfachste Weise widerlegt.

b) Experimente mit Puppen.

Ich wollte sicher feststellen, ob bei der Verpuppung eine Abscheidung von Gas erfolge, und ich hoffe das dadurch erreicht zu haben, daß ich Tiere sich verpuppen ließ, deren Tb. ich künstlich ihres Luftinhalts beraubt hatte.

Dazu bediente ich mich der in Abschnitt IIIe geschilderten Methode des Zersprengens durch Unterdruck, und es ergab sich, daß an einer wirklichen Ausscheidung von Luft kurz nach der Verpuppung kein Zweifel sein kann. Der folgende Versuch gelang am besten.

Versuch 48.

11. Juni. Larve in der 4. Haut. Alle 4 Tb. platzten bei Unterdruck, die Luft verschwand aus ihnen. Die Tracheencapillaren blieben sämtlich luftgefüllt.

23. Juni. Tier gesund, gut genährt. Tb. luftleer, eingestülpt.

24. Juni. 3 h 50'. Frisch verpuppt. Rechter Längsstamm und rechtes Ruderblatt luftgefüllt, linker Längsstamm erst in der Brust gefüllt, die Luftsäule wächst zusehends nach beiden Seiten hin. Die Nackenrohre füllen sich von ihrer Wurzel her (zentrifugal) mit Luft. Hufeisen leer.

4 h 10'. Nackenrohre zu $\frac{3}{4}$ proximal gefüllt. Längsstämme gefüllt, mit Ausnahme einer kurzen Strecke vor und hinter den Hb., welche nicht regelrecht abgeworfen sind und ein Hindernis zu bilden scheinen.

Linkes Ruderblatt noch nicht ganz gefüllt.

6 h 10'. Nackenrohre völlig gefüllt. Sonst alles ebenso.

Das Tier lebte noch bis 28. Juni. Das Hufeisen füllte sich nicht, wogegen das Tracheensystem dauernd gefüllt blieb. Im rechten Ruderblatt waren die Tracheen stark geschlängelt (s. u.).

Dieser Fall scheint mir zu beweisen, daß die Luft im Hufeisen nicht erst bei der Verpuppung erzeugt wird, sondern aus den Tb. stammt, daß dagegen die Luft im Tracheensystem und besonders in den Nackenrohren mit den Tb. nichts zu tun hat. Es scheint mindestens 2 luftabscheidende Partien im Körper der Puppe zu geben, eine in der Brustregion und eine hinter den Hb., vielleicht an derselben Stelle, von der aus die erste Füllung der Tb. erfolgt.

Einige meiner Versuche mit Puppen verdienen vielleicht noch Erwähnung. Es handelt sich hauptsächlich um Anwendung veränderten Drucks.

Bei der Puppe gibt es ein vorzügliches Mittel, zu erkennen, welch ein Druck im Innern des Tracheensystems herrscht. Steigt dieser Druck nämlich höher als der der Umgebung, so schlängeln sich die vorher ziemlich gestreckten Längsstämme und bei sehr starkem Überdruck im Tracheensystem auch die feineren Zweige. Diese Schlängelung kommt genau wie die Einrollung der Tb. dadurch zustande, daß wohl die Zwischenschicht, nicht aber die Spiralfäden dehnbar sind und daher eine Verlängerung der Tracheen erfolgen muß.

Diese Beobachtung wurde mir bei den Unterdruckversuchen recht wertvoll. Ehe ich aber zu deren Beschreibung übergehen kann, muß ich noch einiges über das Nackenrohr sagen.

Trotz der Angaben WEISMANN'S und MELNERT'S halte ich das Nackenrohr für geschlossen. Ob sich das vielleicht kurz vor dem

Schlüpfen der Imago noch ändert, habe ich allerdings nicht untersucht. Meine Ansicht stützt sich auf Beobachtungen an isolierten Nackenrohren bei Unterdruck. Bringt man ein Nackenrohr nebst Wurzel und anhängenden Tracheen in die Druckkammer und erniedrigt den Druck, so tritt zunächst weder aus der Spitze noch aus dem proximalen Ende Luft aus.

Die Wand der Nackenrohre muß außerordentlich starr sein, denn sie ändern ihre Form und Größe durchaus nicht, weder bei Unter- noch bei Überdruck. Erreicht dagegen der Unterdruck eine gewisse Stärke, so platzen die Nackenrohre, und es tritt in der Regel am Proximalende, in selteneren Fällen aber auch an der Spitze Luft aus.

Ein Abschluß besteht also nicht nur an der Spitze, sondern, wenigstens bei isolierten Nackenrohren, auch gegen den Körper hin und zwar genau an der Stelle, wo das Rohr aus dem Körper hervortritt. Ist dieser Verschuß einmal geplatzt, so pflanzt sich jede kleinste Druckänderung in das Innere des Nackenrohres fort, was man sehr gut sehen kann, wenn es halb mit Luft, halb mit Wasser gefüllt ist. Ist dagegen an der Spitze eine Luftblase ausgetreten, so scheint der Spalt sich sofort wieder zu schließen.

Diese Befunde sind ziemlich interessant. Die Vorfahren der *Corethra* hatten vermutlich ebenso wie *Culex* offene Nackenrohre zur direkten Aufnahme atmosphärischer Luft. Als sich *Corethra* nun an ein mehr pelagisches Leben gewöhnte und die Puppe gleich der Larve im Wasser zu schweben anfang, wurde die Öffnung überflüssig und schloß sich wieder, ist aber wenigstens noch in der Anlage vorhanden und, wie wir gesehen haben, auf Umwegen sichtbar zu machen. Die Entwicklung hat also den zuerst eingeschlagenen Weg wieder verlassen, und die Nackenrohre von *Corethra* stehen auf einem Stadium, das sie vielleicht schon einmal innehatten. Denn vermutlich haben sich die dorsalen Thoraxanhänge der Culiciden aus einer Art von Tracheenkiemen entwickelt, und diese müssen natürlich zuerst geschlossen gewesen sein.

Die Funktion der Nackenrohre hat, wie WESENBERG sehr klar auseinandersetzt, gewechselt. Sie sind aus Respirationsorganen zu Schwebapparaten geworden. Allerdings möchte ich nicht glauben, daß sie ganz ohne Bedeutung für den Gaswechsel sind, denn ihre Wand ist für Luft, wie es scheint, besonders durchlässig. Das schließe ich daraus, daß Puppen, welche man in luftarmes Wasser setzt, ganz zerknitterte und zusammengefallene Nackenrohre bekommen, während

die Luft aus den Längsstämmen und besonders aus dem Hufeisen nur sehr langsam verschwindet.

In derselben Weise fallen übrigens die Nackenrohre der Tiere bei starkem Überdruck zusammen. In isolierte Nackenrohre dringt bei Überdruck von ca. 40 cm Hg plötzlich von der Wurzel her Wasser ein.

Setzt man nicht bloß ein Nackenrohr, sondern die ganze Puppe unter verminderten Druck, so bekommt man eine Fülle merkwürdiger Erscheinungen. Die Puppe wird zu leicht, da ihre Luftvorräte sich dehnen, und die Nackenrohre schlagen in der Mittellinie des Körpers zusammen. Dies beruht darauf, daß, wie erwähnt, die Rohre da, wo sie den Körper verlassen, gekrümmt und mit Spiralfäden versehen sind. Die Krümmung wird nun durch den inneren Druck stärker, genau wie wir es bei den Tb. der Larve gesehen haben.

Bei Erhöhung des äußeren Druckes spreizen sich die Nackenrohre sofort wieder voneinander wie die Blättchen eines Elektroskops bei Erhöhung des Potentials.

Noch besser als hieran läßt sich die Steigerung des Druckes an den stark geschlängelten Längsstämmen erkennen (s. o.). Ist der Unterdruck aber nicht gar zu schwach, so bleibt es nicht bei diesen Symptomen, sondern durch die Öffnung, welche das Hufeisen mit der Außenwelt verbindet, treten Luftbläschen aus.

Dies ist nun ein eigenartiger Vorgang. Es tritt nicht etwa nur so viel Luft aus, als im Innern des Tieres jetzt zuviel enthalten ist, sondern ein fortwährender Strom von Bläschen perlt an den Seiten des Tieres empor. Man sieht unter dem Mikroskop, daß die Luft zunächst aus den Stigmen des 4. Segments in das Hufeisen abgegeben wird, und zwar etwa jede Sekunde ein kleines Bläschen.

Worauf ich Wert legen möchte, ist, daß die Abscheidung gegen einen gewissen Druck erfolgt. Denn die Längsstämme sind, wie erwähnt, stark geschlängelt und die Schlängelung geht immer für einen Augenblick etwas zurück, wenn eine Luftblase austritt. Ebenso klappen die Nackenrohre beim Austreten jeder Blase etwas auseinander.

Der Bläschenstrom tritt nur in lufthaltigem Wasser auf, und schon dadurch ist es deutlich, daß es sich um eine Luftblasenabscheidung aus dem umgebenden Wasser handelt. Sie wird größtenteils physikalische Ursachen haben, denn auch durch Hitze getötete Puppen geben Bläschen ab, allerdings nicht so stark wie lebendige.

Offenbar ist die Erscheinung eng verwandt mit der „Gasblasen-

bildung“ der Larven (Abschnitt II f), die freilich, wohl wegen der geringeren Ausdehnung des Tracheensystems, wesentlich schwächer ist.

Ist der Unterdruck stark genug, so kommt es bei einigen Individuen zum Aufreißen des Spaltes in der Spitze der Nackenrohre, und die Luftbläschen steigen dann aus den Spitzen der Rohre auf. Gewöhnlich kommen nur aus einem Nackenrohr Luftblasen, wie denn auch meist von den beiden Stigmen nur eins offen ist. Wie es scheint, ist einer der Längsstämme manchmal verstopft.

Versuch 49.

Eine Puppe gab bei Unterdruck lebhaft Luftblasen ab, aber nur aus dem rechten Stigma des 4. Segments. Aus den Nackenrohren kam keine Luft.

Die Spitzen beider Nackenrohre abgeschnitten und nochmals Unterdruck hergestellt: der ganze Bläschenstrom kam aus dem rechten Nackenrohr. Der rechte Längsstamm war kaum geschlängelt und streckte sich jedesmal, wenn eine Luftblase austrat, der linke war stark und dauernd geschlängelt.

Ich gehe nun noch kurz auf die hydrostatische Regulation der Puppen ein. КРОГН sagt, die Puppe sei nicht imstande, bei verändertem Druck wieder ins Gleichgewicht zu kommen. Das ist richtig, wenn es sich um größere Druckänderungen handelt. Ist die Schwankung des Druckes aber nur gering (bis zu einigen cm Hg), so vermag die Puppe sehr wohl und zwar außerordentlich rasch zu regulieren.

Um den Druck genauer regeln zu können, benutzte ich nicht Quecksilber, sondern eine Wassersäule zu seiner Erzeugung. Es ist auffallend, welch geringe Druckänderungen bereits auf die Puppe Einfluß haben. Schon eine Erniedrigung des Druckes um 10 cm H₂O läßt sie so leicht werden, daß sie in etwa 25 Sek. 1 cm steigt.

Der Grund für diese viel größere Beeinflußbarkeit liegt natürlich darin, daß die Luft nicht wie bei der Larve in starren Behältern eingeschlossen ist, welche einen großen Teil des Druckes abhalten, sondern nahezu ungehindert mit der Außenwelt kommuniziert. Dazu kommt, daß auch die geringste Druckerniedrigung eine Abscheidung von Gas aus dem umgebenden Wasser ins Tracheensystem bewirkt.

Die Puppe antwortet auf die Gewichtsverminderung mit einigen kurzen Schlägen des Schwanzfächers, und binnen einer Minute, oft aber noch viel schneller, ist sie gewöhnlich wieder im Gleichgewicht und schwebt in derselben Höhe wie zuvor.

Ich habe den Regulationsmechanismus der Puppe nicht unter-

sucht, glaube aber, die Regulation kommt einfach dadurch zustande, daß das Tier, wenn es zu leicht wird, seine Flügel und Beine fester an den Körper anpreßt und dadurch den Luftraum des Hufeisens wieder verkleinert. Die Flügelmuskeln sind schon sehr gut ausgebildet, so daß dieser Annahme morphologisch wohl nichts im Wege stände. Wird die Puppe zu schwer, so kann sie umgekehrt durch Auseinanderspreizen der Brustanhänge den Luftraum vergrößern.

Ist die Druckänderung zu groß, so reicht diese Einrichtung natürlich nicht aus, und die Regulation unterbleibt. Da aber im Leben der Puppe, die weder Nahrung aufnimmt noch Stoffwechselprodukte abgibt, keine wesentlichen Gewichtsschwankungen vorkommen werden, so hat sie auch keine so vollkommenen Einrichtungen nötig, wie wir sie in den wachstumsfähigen Tb. der Larve kennen gelernt haben. Jedoch Gewichtsänderungen, die sich in geringen Grenzen halten, vermag sie besser und vor allem schneller als die Larve zu kompensieren, und tatsächlich schweben die Puppen buchstäblich regungslos im Wasser, ohne anders als durch Strömungen zu steigen oder zu sinken. КРОГН nennt die Puppe „a living Cartesian diver“. Sie ist aber eigentlich mehr als das, sie ist, um im Bilde zu bleiben, ein Cartesianischer Taucher mit automatischer Regulierung.

Als Beweis für ihre Regulationsfähigkeit führe ich hier noch einen Versuch an, in dem ich die Verminderung des Gewichts absichtlich nicht durch Unterdruck, sondern durch Hinzufügen von Seewasser zu dem Wasser, worin sich die Tiere befanden, erreichte. Die Gleichgewichtsstörung, die dabei eintritt, ist erheblich und merkwürdigerweise bei den Puppen deutlich größer als bei den Larven. Das kann an der für Vertikalbewegungen günstigen Form der Puppe, aber auch an ihrem größeren Volumen gelegen haben.

Versuch 50.

4 h. 5 Gläser (A—E) enthielten Mischungen von Süßwasser mit 10—50 % Nordseewasser. In jedes Glas wurden 3 Larven und 3 Puppen eingesetzt. Sämtliche Tiere wurden sofort zu leicht und machten Abwärtsbewegungen.

4 h 2'. In Glas A sind 2 Puppen bereits wieder im Gleichgewicht, auch die dritte erlangt plötzlich ihr Gleichgewicht wieder.

4 h 15'. Die folgende Tabelle ist eine Übersicht über die ungefähre Steigggeschwindigkeit in den 5 Gläsern. Die Zahlen geben an, in wieviel Sekunden die Tiere 1 cm steigen. Zu bemerken ist, daß die Puppen in Glas B zuerst schneller stiegen und bereits nach Möglichkeit reguliert haben.

Glas	Seewassergehalt	Puppen	Larven
A	10 %	—	8
B	20	8	7
C	30	3	5
D	40	2	4
E	50	1—2	3—4

4 h 40'. A: Alle Puppen im Gleichgewicht. B: Eine Puppe fast im Gleichgewicht. Larven in allen Gläsern zu leicht.

6 h 20'. In A alle Puppen, in B eine im Gleichgewicht. Alle anderen Tiere zu leicht, die Larven steigen mit der gleichen Geschwindigkeit wie 4 h 15'.

V. *Mochlonyx*.

Ich wollte eigentlich eine Art Ergänzung zu meinen Untersuchungen liefern, indem ich das Gefundene an den Larven von *Mochlonyx* nachprüfte. Mancherlei mußte sich an diesen Tieren besser entscheiden lassen, da ihr Tracheensystem viel stärker ausgebildet ist. Aber das, wie es scheint, etwas seltene Auftreten der *Mochlonyx* machte es mir nicht möglich, sie so eingehend zu studieren, wie ich geplant hatte. Nur einmal, nämlich am 12. Juni, fand ich einige noch ziemlich junge Larven von *Mochlonyx*, zusammen mit einer ungeheuren Menge von *Culex*- und *Corethra*-Larven. Diesen Fang habe ich nach Möglichkeit ausgenutzt.

Mochlonyx steht, wie man gewöhnlich sagt, zwischen *Culex* und *Corethra*. Die Larve schwebt wagerecht im Wasser und lebt von Raub, ist aber dem Aussehen nach *Culex* recht ähnlich. Der Körper ist gedrunken, Brust und Kopf breit und kurz. Die Antennen stehen an der Basis weit auseinander und sind einwärts gerichtet. An der Stirn finden sich 2 lange, hirschhornartige Fortsätze, die vielleicht den „Plättchen“ entsprechen.

Die Farbe ist viel dunkler als bei *Corethra*, obwohl immer noch heller als bei *Culex*. Besonders war das Chitin der Kopfkapsel bei meinen Tieren dunkel graubraun.

Das 11. Segment trägt ein dünnes, aber langes Atemrohr, das 12. ist wie bei *Culex* ventral umgebogen, es besitzt zwar einen Fächer von langen Borsten, aber diese sind nicht gefiedert, sondern eher gefingert zu nennen und viel schlaffer als bei *Corethra*.

Die Larve schwebt vermöge der 4 Erweiterungen, welche die Längsstämme besitzen. Diese Erweiterungen liegen in der Brust und im 10. Segment und entsprechen natürlich den Tb. der *Corethra*. Sie sind lang und schmal, kaum von den Längsstämmen der Tracheen

abgesetzt und durchaus nicht gekrümmt. Ihre Matrix ist auffallend dick. Schwarzes Pigment fand ich nie auf ihnen, es sind zwar Pigmentzellen vorhanden, aber so schwach hellbraun, daß man sie nicht leicht sieht.

Die Längsstämme sind gut ausgebildet, ziemlich dick und mit Spiralfäden versehen. Sie sind völlig mit Luft erfüllt und erstrecken sich bis in die Spitze des Atemrohres. Das Tracheensystem ist überhaupt außerordentlich gut entwickelt, besonders unter der Haut, und das steht gewiß in Zusammenhang mit dem lebhaften Stoffwechsel und den häufigen Körperbewegungen.

Die Bulbi sind angedeutet durch eine schwache, nicht kugelförmige Anschwellung der Längsstämme, die Anordnung der Tracheen entspricht, soweit ich gesehen habe, vollkommen den bei *Corethra* gefundenen Verhältnissen.

Mochlonyx ist meist nicht so gut im Gleichgewicht wie *Corethra*, sondern gewöhnlich etwas zu leicht. Sie hält sich auch gern in der Nähe der Oberfläche auf, obwohl ich sie selten wie *Culex* mit dem Atemrohr darangehängt fand.

Ich hätte gern genau gewußt, ob *Mochlonyx* von der atmosphärischen Luft abhängig ist, und schloß zu diesem Zweck 3 Larven durch Planetongaze von der Wasseroberfläche ab. Sie gingen binnen 12 Stunden ein, aber da mir auch von den Kontrolltieren einige starben, so bin ich nicht sicher, ob sie nicht anderen Schädigungen zum Opfer fielen. Jedenfalls ist aber das Atemrohr, wie ich noch zeigen werde, als offen anzusehen und dient sicher gelegentlich, wenn auch nicht in der Regel, zur Aufnahme von Luft.

Die Tb. von *Mochlonyx* sind gegen die Längsstämme in keiner Weise abgeschlossen, sondern geben z. B. bei Unterdruck sogleich Luft an diese ab. Man erhält daher auch keine Dehnung der Tb. wie bei *Corethra*. Abweichend verhielt sich eine *Mochlonyx*, die kurz vor der Häutung stand. Ihre Tb. waren verschlossen und dehnten sich daher bei Unterdruck.

Diese Versuche wurden mit isolierten Tb. angestellt. Bringt man das ganze Tier unter verminderten Druck, so gibt es sofort Luft aus der Spitze des Atemrohres ab, und zwar nicht ruckweise, sondern kontinuierlich. Die Stigmen im 11. Segment sind also offen, und es kommt daher hier auch nicht zu einer Schlingelung der Längsstämme durch inneren Überdruck.

Einige *Mochlonyx* habe ich 1—2 Wochen unter täglicher Beobachtung halten können, und es zeigte sich dabei, daß die Tb. in

derselben Weise wie bei *Corethra*, ja infolge ihrer geringen Dicke noch stärker, in die Länge wachsen, wenn das Tier gefressen hat. Bekommt es keine Nahrung, so gehen sie in der Länge zurück.

Einmal habe ich eine Häutung durch Messung festhalten können und dabei festgestellt, daß auch hier die Tb. sich stark verkürzen und verdicken. Die alten Häute der Tb. bleiben wie bei *Corethra* in den neuen liegen, was übrigens hier auch von MEINERT beobachtet worden ist.

Ich gebe kurz einige Daten über das Tier an, das ich am längsten unter Beobachtung halten konnte.

Versuch 51.

13. Juni. Kopf und Brust 1597 μ . rv. 481 μ , rh. 470 μ .
 14. Juni. 9 h 35'. Kopf und Brust 1685 μ . Vordarm voll. Häutung steht bevor. Dicke der Längsstämme 15 μ . rv. 604 μ , Dicke 179 μ ; rh. 492 μ , Dicke 134 μ .
 12 h 35'. rv. 556 μ , rh. 481 μ .
 15. Juni. Gehäutet (letzte Larvenhaut). Kopf und Brust 1732 μ . Dicke der Längsstämme 34 μ , rv. 319 μ , Dicke 280 μ , rh. 246 μ .
 Tb. birnförmig kontrahiert, alte Blasenwände durchschimmernd.
 16. Juni. rv. 380 μ , rh. 252 μ .
 17. Juni. rv. 492 μ , rh. 324 μ .
 20. Juni. rv. 710 μ , rh. 543 μ .
 22. Juni. Nackenrohre schon ziemlich weit entwickelt. rv. 882 μ , rh. 819 μ .
 23. Juni. Kopf und Brust 2110 μ , rv. 976 μ , rh. 945 μ .
 24. Juni. Verpuppt. Tracheen des Schwanzfächers erst proximal mit Luft gefüllt. Tb. bei der Verpuppung mit abgeworfen, liegen auf der alten Haut.
 27. Juni. Imago geschlüpft.

In einem anderen Falle hatte ich Gelegenheit, die Vorgänge im Tracheensystem unmittelbar nach der Häutung zu beobachten. Es zeigte sich, daß mit Ausnahme der Tb. alle Tracheen vorübergehend ihren Luftinhalt verlieren und sich mit Serum füllen. Das ist in der Hauptsache nur eine Bestätigung der Befunde von MEINERT, der sogar mehrere Häutungen von *Mochlonyx* beobachtet hat. Da aber seine Versuchstiere fast alle krank gewesen zu sein scheinen (die meisten starben ihm kurz nach der Häutung) und da ich diese Vorgänge für recht wichtig halte, so will ich auch meine Erfahrungen wiedergeben:

Versuch 52.

13. Juni. 4 h 45'. Ganz frisch gehäutete Larve. Chitintteile des Kopfes noch weich und durchsichtig. Die Tb. sind noch nicht ganz fertig gehäutet, zwischen ihrer alten und neuen Wand befindet sich Serum. Die alten Tb. sind mit Luft gefüllt. Im übrigen ist das gesamte Tracheensystem luftleer.

4 h 50'. Die Tracheen in Kopf und Brust, soweit sie vor den Vb. liegen, sind mit Luft gefüllt; die Längsstämme füllen sich, von den Vb. nach hinten fortschreitend, langsam mit Luft. Man kann die Füllung unterm Mikroskop gut beobachten und sieht dann, daß sie in kurzen Rucken erfolgt. Die Seitenäste beginnen sich zu füllen, sobald die Füllung der Längsstämme bis zu ihrer Abzweigungsstelle vorgedrungen ist.

Die Luftsäule wuchs im linken Längsstamm schneller als im rechten und war schon fast bis zu den Hb. vorgedrungen, als der rechte Stamm kaum halb gefüllt war.

Ehe die Luftsäulen die Hb. erreicht hatten, ging von diesen, die noch nicht ganz fertig gehäutet waren (dh. noch Serum enthielten), je eine Luftsäule nach hinten und füllte die Längsstämme und ihre Verzweigungen im 11. und 12. Segment. Auch die Tracheen im Atemrohr wurden auf diese Weise, also von innen her, gefüllt. Der ganze Vorgang spielte sich unter Wasser ab.

14. Juni. Fertig gehäutet. Ganzes Tracheensystem luftgefüllt. Kopf und Brust 1213 μ (also vermutlich vorletzte Häutung?).

Das Tier starb am 16. Juni, machte aber bis zum Tage vorher keinen kranken Eindruck.

MEINERT beschreibt, daß die Luft nachher wieder aus den Längsstämmen schwand. Da sie aber normalerweise stets luftgefüllt sind, so halte ich das für eine pathologische Erscheinung.

VI. Versuch einer Theorie der Atmung bei geschlossenem Tracheensystem.

Ein wesentlicher Unterschied der Säugetieratmung von der der Insecten besteht darin, daß die eingeatmete Luft bei ersteren in einen scharf abgegrenzten Blasebalg gerät, aus dem sie (bis auf $\frac{1}{4}$ ihres Volums) wieder ausgestoßen werden kann, während sie bei den Insecten in ein weit verzweigtes Röhrensystem kommt, welches sich sogar direkt bis in die äußersten Enden der Extremitäten und den Kopf erstreckt, so daß an eine gründliche Erneuerung des Gasinhalts durch die Atembewegungen nicht gedacht werden kann. Gerade die arbeitenden Organe, wie die Muskeln, das Hirn usw., würden auf diese Weise bald nur noch Stickstoff und Kohlensäure in ihren Tracheen enthalten.

Man kann vielleicht einen allgemeingültigen Satz daraus machen, daß so stark verzweigte Organsysteme wie die Blutgefäße bei den Wirbeltieren und die Tracheen bei den Insecten notwendig ein Strömen ihres Inhalts in einer bestimmten Richtung zur Voraussetzung haben müssen, um funktionsfähig zu sein. Die Atembewegungen der Insecten sind spätere Anpassungen an einen gesteigerten Stoffwechsel, und es muß ursprünglich auch ohne sie gegangen sein.

Daher glaube ich, daß ein dauernder Strom frischer Luft durch die Tracheen fließt, und zwar zentripetal, d. h. von der Außenwelt zu den Organen. Ferner nehme ich im Gegensatz zur herrschenden Ansicht an, daß die gasförmigen Stoffwechselprodukte (Kohlensäure) nicht wieder in die Tracheen abgeschieden, sondern vom Blute fortgespült und anderweitig aus dem Körper entfernt werden.

Eine sehr wertvolle Bestätigung für diese Theorie fand ich in einer 1913 erschienenen Abhandlung KROGH's, worin nachgewiesen ist, daß die Tracheen in den Beinen der Heuschrecke viel weniger CO_2 enthalten, als man nach dem Defizit an O_2 erwarten sollte. Der Verfasser sagt denn auch am Schlusse seiner Arbeit ausdrücklich, daß „a large part of the CO_2 formed in the tissues must be carried away by other means than through the tracheae“.

Eine weitere Stütze findet meine Auffassung vielleicht durch einen von BABÁK (p. 89) beschriebenen Versuch. Dieser Forscher unterband *Culex*-Larven das Atemrohr mit einem Seidenfaden und beobachtete, daß die Tracheenlängsstämme ganz platt und bandförmig wurden. Das geschah auch in durchlüftetem Wasser. Hieraus geht wohl klar hervor, daß die verbrauchte Luft nicht wieder in die Tracheen abgeschieden wurde.

Leider erwähnt BABÁK mit keinem Worte, daß die Tracheen von *Culex* auch normalerweise schon platte Bänder sind. Ich nehme aber an, daß er mit jüngeren Larven gearbeitet hat, bei denen die Längsstämme noch so rund und prallgefüllt sind, wie er es in seiner fig. 1 darstellt.

Auch BABÁK kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu einer Vermutung, der ich mich gern anschließe. Er spricht sie allerdings nicht im Text selber, sondern nur in dem englischen Summary (p. 90) aus: „The living wall of the air-tube is probably an active instrument in the normal ventilation of the trachea.“

Allgemein läßt sich also vielleicht sagen, daß die Endigungen der Tracheen (ob durch Vermittlung von Endzellen, ist eine Frage

für sich) Sauerstoff an die Organe abscheiden, ohne dafür Kohlen-säure einzutauschen.

Diese Annahme möchte ich für alle Insecten, auch die mit offenem Tracheensystem, gelten lassen. Bei geschlossenem Tracheensystem muß, damit ein Strom zustande kommt, zugleich fortwährend Luft aus der Umgebung in die Tracheen abgeschieden werden, welche unter der Haut liegen. Man könnte sich das so vorstellen, daß infolge des Verbrauches von O_2 durch die Organe ein Druckgefälle für Sauerstoff besteht und dieser daher dauernd aus der Umgebung in die Tracheen strömen muß.

Es scheint aber, als wenn eine aktive Abscheidung von Gas aus dem umgebenden Wasser existierte, und ich möchte kurz noch einmal die Fälle aufzählen, in denen etwas derartiges zugrunde zu liegen schien.

Am auffälligsten war in dieser Beziehung wohl die erste Füllung der Tb. bei den frischgeschlüpften Corethren (Abschnitt III b), wo sich außerdem unzweifelhaft feststellen ließ, daß das Gas aus dem umgebenden Wasser stammte.

Ferner gehört hierher die Füllung der Tracheen bei der 3. Häutung (Abschnitt III d), die in zweifelsfreier Weise außerdem bei *Mochlonyx* beobachtet wurde (Teil V). Der gleiche Vorgang liegt offenbar auch zugrunde bei der Füllung des Tracheensystems der Puppe (Teil IV).

In allen diesen Fällen handelte es sich indessen mehr um die Abgabe einer, wie es scheint, schon vorher aufgespeicherten Luftmasse (bei der ersten Füllung der Tb. war die Speicherung sogar experimentell nachweisbar) als um eine dauernde Abscheidung von Luft durch die unter der Haut liegenden Tracheenäste, wie es zur Atmung nötig wäre.

Eine solche Abscheidung sahen wir dagegen unter vermindertem Druck bei den Puppen auftreten und einen Strom kleiner Luftbläschen erzeugen, die unter den Flügeln hervorquollen (Abschnitt IV b). Derselbe Vorgang, wenn auch viel schwächer, lag offenbar der Bildung von „Gasblasen“ bei Larven mit geplatzen Tb. zugrunde (Abschnitt II f). Und etwas Ähnliches hatten wir schließlich in den wenigen Fällen einer Neufüllung künstlich geleerter Blasen (Abschnitt III e).

Da mir der kontinuierliche Bläschenstrom bei Unterdruck biologisch nicht unwichtig schien, so bin ich diesem Phänomen auch bei einigen anderen Wasserinsecten nachgegangen.

Am schönsten ist die Erscheinung bei den Larven von *Cloeon* zu sehen. Ein ganz geringer Unterdruck genügt dort, um aus den Bruststigmen einen äußerst lebhaften Strom feiner Luftbläschen hervorperlen zu lassen, der an den Blasenstrom einer Durchlüftung erinnert. Die Abscheidung beginnt bereits, ehe sich an den Wänden des Gefäßes Luftbläschen absetzen, und geht mit einer starken Schlingelung der Tracheen einher. Es ist auffällig, daß gewöhnlich nur durch das Stigma der einen Seite Blasen aufsteigen. In einem Falle beobachtete ich, daß der Blasenstrom bald aus dem einen, bald aus dem anderen Stigma hervorkam und zwar immer aus dem, das gerade am höchsten lag. Außerdem war stets deutlich zu beobachten, daß der Blasenstrom viel intensiver wurde, wenn das Tier mit den Kiemenplättchen zu beiden Seiten seines Körpers schlug.

Ganz ebenso traten bei *Agrion*-Larven aus den Bruststigmen Blasen aus, nur waren sie größer und weniger zahlreich. Nach Abschneiden des Kopfes kamen sehr viele kleine Blasen aus den durchschnittenen Tracheen. Auch der dreiteilige Schwanzfächer schied, als ich ihn abschnitt, eine Menge Blasen ab.

Bei *Agrion* übrigens war eine Erscheinung besonders deutlich, die ich auch sonst bei den verschiedensten Insecten beobachtet habe. Sowie der Unterdruck einsetzt, beginnt das Tier mit seinen typischen Atembewegungen, so z. B. in diesem Falle mit seitlichem Pendeln des Hinterleibes. Ich habe es geradezu als ein bequemes Mittel erkannt, Insectenlarven, deren Atembewegungen ich kennen lernen wollte, in Unterdruck zu bringen. Da das Wasser bei Unterdruck seine gelösten Gase leichter abgibt und die Sauerstoffversorgung beim Durchgang des Bläschenstromes geradezu glänzend genannt werden muß, so ist diese Reaktion eigentlich nicht recht zu verstehen, denn man sollte in diesem Falle gerade eine Herabsetzung des Atmungsbedürfnisses erwarten.

Dieselbe Erscheinung wiederholte sich z. B. auch bei den Larven von *Libellula*. Die Bläschen kamen hier nahe der dorsalen Mittellinie des Thorax hervor, und zwar beiderseits.

Zu bemerken ist noch, daß man bei *Cloeon*-Larven (und auch bei *Culex*-Larven) in Unterdruck auffallend viele Luftblasen sich am Munde bilden sieht.

An diesen Stichproben möchte ich mir genügen lassen, denn es sind im Leipziger Zoologischen Institut bereits Untersuchungen im Gange, die hoffentlich zu der richtigen Erklärung und biologischen Verwertung dieses Phänomens führen und vor allem auch darüber

Aufschluß geben, inwieweit der Vorgang durch das Vorhandensein lebenden Plasmas bedingt oder gesteigert wird.

Leider bin ich mit der Kapillarphysik zu wenig vertraut, um zu entscheiden, worauf das Auftreten des Bläschenstroms beruht. Es scheint mir keineswegs ausgeschlossen, daß es sich um eine einfache Oberflächenwirkung handelt. Ich wiederhole aber, daß diese Erscheinung, mag sie nun rein mechanisch erfolgen oder an die lebende Zelle gebunden sein, nicht ohne einen starken Einfluß auf den Gaswechsel der wasserlebenden Insecten sein kann. Besteht einmal die Fähigkeit, die im Wasser gelösten Gase ins Lumen der Tracheen abzuscheiden, so wird diese Abscheidung auch bei normalem Druck (obwohl natürlich schwächer) erfolgen müssen. Der Unterdruck kann doch keine andere Wirkung haben, als den Vorgang zu verstärken, indem er das Wasser zwingt, seine Gase abzugeben und ihn zugleich sichtbar zu machen, da er das Wasser verhindert, die aus den Stigmen hervorkommenden Blasen sogleich wieder zu lösen.

Allerdings glaube ich nicht, daß der Strom normalerweise denselben Weg nimmt wie in meinen Versuchen, denn ich sagte schon, daß die in den Organen erzeugte Kohlensäure wahrscheinlich überhaupt nicht wieder in die Tracheen gelangt, sondern vom Blute fortgeschwemmt und auf anderem Wege, bei manchen Wasserinsecten vielleicht durch Mund und After (in gelöster Form), abgegeben wird. Das Blut der Insecten würde auf diese Weise wenigstens an der *Ausatmung* teilnehmen.

VII. Ergebnisse.

1. Die Schwimmblasen sind im 3. und 10. Segment vor der Abzweigungsstelle des Stigmenastes in die Tracheenlängsstämme eingeschaltet (Fig. A). Diese sind nicht solid, sondern hohl und schon am 1. Lebenstage funktionsfähig (IIb u. IIIb).

2. In der letzten Larvenhaut besitzen die Längsstämme je 3 regelmäßige Anschwellungen („Bulbi“) (IIb, Fig. A u. D).

3. Die Nackenrohre der Puppe sind Anhänge des Mesothorax und entstehen aus einer gewöhnlichen Trachee (IIb, Fig. A u. F). Sie sind bei *Corethra* sekundär geschlossen (IVb).

4. Die Blasenwand ist stark hygroskopisch, und zwar ist es weniger der Spiralfaden als die Zwischenschicht („Trachein“), die durch Aufnahme von Wasser quillt (Fig. G). Ein im Blut gelöster

Stoff scheint die Quellung zu befördern. Nach dem Tode und bei kranken Tieren quellen die Blasen (IIc).

5. Die Blasenwand ist für Luft durchlässig (IIc u. e).

6. Die von KROGH gefundene Regulation des Schwebvermögens bei verändertem Druck erfolgt automatisch durch Diffusion von Gas durch die Blasenwand (IIId).

7. *Corethra* ist gegen Luftmangel und Gifte außergewöhnlich widerstandsfähig (IIe u. g).

8. Bei Unterdruck bilden sich nach Zerreißen der Blasenwand große Gasmengen im Körper. Sie kommen durch Vermittlung der Tracheencapillaren aus dem umgebenden Wasser (IIIf).

9. Die erste Füllung der Schwimmblasen mit Luft geschieht im Verlauf einer vorübergehenden Füllung des gesamten Tracheensystems (Fig. L). Diese Füllung geht von einem Zentrum in der Nähe der rudimentären Stigmen des 11. Segments aus. Das dabei verwandte Gas wird aus dem umgebenden Wasser aufgespeichert und plötzlich abgeschieden. Bei Überdruck wird mehr, bei Unterdruck weniger Gas als normal in die Schwimmblasen abgeschieden (IIIb).

10. Der Verpuppung gehen 4 Larvenstadien voraus (IIIc).

11. Die Intima der Schwimmblasen wird bei jeder Larvenhäutung erneuert (Fig. M u. N). Die alte Intima bleibt dabei in der neuen liegen und zerfällt (Fig. O). Die neuen Blasen sind viel kürzer und dicker als die alten (Fig. M), das Volum ist nicht gewachsen (IIIId).

12. Die Schwimmblasen wachsen von einer Häutung bis zur anderen um rund 100%. Dieses Wachstum geschieht durch Quellung der Blasenwand (IIIId).

13. Diese Quellung erfolgt nur, wenn die Tiere zu schwer sind, also in der Regel nach Nahrungsaufnahme. Die beiden Blasenpaare wachsen unabhängig voneinander (IIIId).

14. Die Blasen hungernder Tiere verkleinern sich (IIIId).

15. Zerstört man ein Blasenpaar, so stellt sich das Schwebvermögen durch verstärktes Wachstum des anderen wieder her (IIIId).

16. Bei der letzten Larvenhäutung füllen sich die Tracheenäste und vorübergehend die Längsstämme (IIIId). Die Füllung erfolgt zentrifugal (vgl. V. *Mochlonyx*).

17. Durch Abscheidung von Luft aus den Tracheencapillaren kann eine teilweise Neufüllung künstlich geleerter Blasen erfolgen (IIIe).

18. Das Tracheensystem der Puppe einschließlich der Nackenrohre füllt sich zentrifugal (IVa u. b; Fig. Q).

19. Die Puppe vermag schwache Gewichtsänderungen sofort zu regulieren (IVb).

20. Bei Unterdruck gibt die Puppe einen Strom von Luftblasen aus den Stigmen des 4. Segments ab (IVb). Auch Larven anderer Insecten geben solchen Luftstrom (VI).

21. *Mochlonyx* verhält sich in bezug auf Wachstum und Häutung der Schwimmblasen wie *Corethra* (V).

22. Durch die Tracheen der Insecten scheint die Luft dauernd in einer Richtung zu fließen, nämlich von der Außenwelt zu den Organen (VI).

Literaturverzeichnis.

Von den älteren Autoren gebe ich nur die wichtigsten an. Eine Zusammenstellung und kurze Kritik der älteren Arbeiten findet man bei MEINERT.

1851. LEYDIG, F., Anatomisches und Histologisches über die Larve von *Corethra plumicornis*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 3, p. 435.
1866. WEISMANN, A., Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*, *ibid.*, Vol. 16, p. 45.
1872. POUCHET, G., Développement du système trachéen de l'*Anophèle* (*Corethra plumicornis*), in: Arch. Zool. expér., Vol. 1, p. 217.
1877. PALMÉN, Zur Morphologie des Tracheensystems, Helsingfors.
1883. v. WIELOWIEJSKI, Über den Fettkörper von *Corethra plumicornis* und seine Entwicklung, in: Zool. Anz., Jg. 6, p. 318.
1884. MACLOSIE, The structure of the tracheae of Insects, in: Amer. Natural., Vol. 18, p. 567.
1886. MEINERT, De eucephale Myggelarver, Kopenhagen.
1911. KROGH, On the hydrostatic mechanism of the *Corethra* Larva etc., in: Skandinav. Arch. Physiol., Vol. 25, p. 183.
1912. BABÁK, Zur Physiologie der Atmung bei *Culex*, in: Intern. Revue Hydrobiol., Vol. 5, p. 81.
1913. KROGH, On the composition of the air in the tracheal system of some Insects, in: Skandinav. Arch. Physiol., Vol. 29, p. 29.
1914. WESENBERG-LUND, Bidrag til nogle Myggeslægters Biologi særlig *Mochlonyx* og *Corethra*'s, Kopenhagen.
-

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen.

II.

Von

Heinrich Prell (Tübingen).

Mit Tafel 9.

Durch die umfassenden Versuche von MEISENHEIMER und KOPEĆ war die Frage, ob die Gonaden einen Einfluß auf die Ausbildung der „sekundären“ Geschlechtscharaktere der Schmetterlinge haben, zunächst in negativem Sinne beantwortet worden. Ob dieses Resultat ein allgemein gültiges sei, mußte aber offen gelassen bleiben, da beide Autoren zu ihren Untersuchungen sich solcher Falter bedient hatten, deren Färbung auch gegen andere Einflüsse in der Hauptsache sich als stabil erwiesen hatte. In einer früheren Mitteilung¹⁾ habe ich nun bereits gezeigt, daß sich bei einer Wiederholung der Versuche an dem thermolabilen Grasspinner (*Cosmotriche potatoria* L.) bei kastrierten und gonadentransplantierten ♂♂ eine merkliche Annäherung an den weiblichen Färbungstypus feststellen ließ. Allerdings war diese Annäherung keine absolute und ließ sich nicht bei allen Faltern in gleichem Grade beobachten; quantitativ und qualitativ war aber bei den operierten Faltern der geschlechtliche Dimorphismus geringer als bei den normalen Kontrolltieren.

Jedenfalls hatte das Ergebnis der Versuche mit *Cosmotriche* darauf hingewiesen, daß ein Zusammenhang bestehe zwischen der

1) PRELL, H., Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Physiol., 1914, p. 183—224.

Thermolabilität eines Falters und der Möglichkeit, ihn operativ in bezug auf sein Farbenkleid zu beeinflussen.

Es war nun von einigem Interesse, festzustellen, wie die Fundamentalobjekte für die Untersuchungen über die Temperaturwirkung, die eckflügeligen Nymphaliden, sich gegenüber der Kastration verhalten würden.

Die Arten der Gattung *Vanessa* im älteren, weiteren Sinne besitzen sämtlich eine ganz bedeutende Labilität ihrer Färbungs- und Zeichnungselemente gegenüber der Temperatur. Bei allen gelang es, durch Beeinflussung während eines bestimmten, des „kritischen“, Stadiums der Puppenruhe durch Kälte und Wärme einerseits, durch Frost und Hitze andererseits künstlich Formen zu erzielen, die von den Ausgangsformen ganz beträchtlich abweichen. In mancher Beziehung, so vor allem in der starken Verschiebung der Grundfarbe nach Schwarz zu, weisen die Falter zweifellos durch die Härte des Eingriffes verursachte pathologische Veränderungen auf. Insbesondere in der Zeichnung treten aber auch Charaktere auf, welche von allgemeiner Bedeutung sind. STANDFUSS konnte daraufhin durch Vergleich im Freien vorkommender und experimentell erzielter Formen bei zahlreichen Arten feststellen, daß durch die Einwirkung abnormer Temperaturen phyletisch ältere (konvergente) oder jüngere (divergente) Charaktere künstlich erzielt werden können. Bei Arten nördlicher Herkunft wird naturgemäß durch Kälte, bei solchen südlichen Ursprunges durch Wärme die phyletisch ältere Erscheinungsform zum Durchbruche gebracht. Und so gelang es STANDFUSS, bei den Vanessen in der Tat beiderlei Verhalten zu beobachten. Die Arten der Untergattung *Pyrameis* HB. erweisen sich als solche südlicher, die Arten der Untergattungen *Vanessa* F. s. str., *Polygonia* HB. und *Araschnia* HB. dagegen als solche nördlicher Abkunft.

Um nun zu prüfen, ob es möglich sei, durch Kastration ähnliche Erfolge zu erreichen wie durch den Temperaturversuch, war es wünschenswert, möglichst Vertreter beider Gruppen heranzuziehen. Aus diesem Grunde wählte ich den Distelfalter (*P. cardui* L.) und den Admiral (*P. atalanta* L.) einerseits, den kleinen Fuchs (*V. urticae* L.) und das Landkärtchen (*A. levana* L.) andererseits als Objekt. Vom C-Falter (*P. c-album* L.), welchen ich als Vertreter der vierten für uns in Betracht kommenden Untergattung ebenfalls in den Rahmen der Untersuchung ziehen wollte, sowie vom Tagpfauenauge (*V. io*. L.) war es leider nicht möglich die erforderliche Anzahl von Raupen rechtzeitig zu beschaffen.

Im Falle eines hemmenden Einflusses der Kastration auf die Farbentwicklung der vier untersuchten Arten war also bei den ersten beiden eine Verschiebung in der Richtung auf die südliche (Wärme-), bei den anderen beiden auf die nördliche (Kälte-)Form zu erwarten.

Material und Methoden.

Als Material für die vorliegenden Versuche dienten Freilandraupen, die von verschiedenen Quellen bezogen, beziehungsweise selbst gesammelt waren. Die verwendeten *A. levana* stammten aus Schwerin, *P. cardui* aus München, *P. atalanta* aus Pforzheim und *V. urticae* aus Pforzheim und Tübingen. Die Unterbringung erfolgte in den üblichen Drahtgazezwingern, die Fütterung durchgängig mit Brennesseln.

Ganz beträchtliche Verluste stellten sich infolge von Krankheiten ein. Am umfangreichsten war die Infektionen durch Tachinen und Schlupfwespen; so erwiesen sich beispielsweise fast die gesamten Tübinger Raupen als tachinös oder mit Ichneumoniden besetzt. Bei einer Zucht von *P. cardui* kam plötzlich eine Polyederkrankheit zum Ausbruch und vernichtete alle operierten Raupen. Von *P. atalanta* ging ein großer Teil an einer starken *Mermis*-Infektion zugrunde.

Die Kastration nahm ich wie bei den früheren Versuchen in der Äthernarkose vor. Durch einen quergestellten, besser noch durch einen schräg nach vorn geführten \vee -förmigen Scherenschnitt hinter dem Mediandorn des 5. Abdominalsegments wurden die Gonaden freigelegt. Bei männlichen Raupen treten dann die Hoden als große dunkel pigmentierte, nierenförmige Gebilde beim Auseinanderziehen der Schnittränder, bzw. Hochheben des dreieckigen Lappens, sehr deutlich hervor; weniger leicht sichtbar sind die weiblichen, sehr kleinen Ovarien der weiblichen Raupen, die von dem umgebenden annähernd gleichgefärbten Fettkörper nur durch ihr kreidiges Aussehen abweichen. Beiderlei Gonaden wurden mit Pinzette und Schere entfernt; zum Wundverschluß verwandte ich Photoxylin.

Die Raupen überstanden im allgemeinen den Eingriff selbst recht gut. Da sie sich beim Erwachen aus der Narkose vollkommen ruhig verhielten, kam ein Wiederaufreißen der Wunde mit nachfolgender Verblutung kaum vor. Schon nach wenigen Stunden nahmen sie wieder Futter an und fraßen, soweit sie nicht infolge innerer Verletzungen kränkelten, gut weiter. Große Schwierigkeiten

hatten die Raupen bei der Verpuppung, die etwa am 2. bis spätestens 5. Tage nach der Operation stattfand. Die Mehrzahl vermochte sich überhaupt nicht zu verwandeln, viele konnten die Raupenhaut nicht ganz abstreifen, und schließlich ergaben die weniger wohlentwickelten Puppen zum Teil verkrüppelte Falter. Als geeignete Objekte für operative Versuche können somit die Vanessen nicht bezeichnet werden.

Allen brauchbaren Versuchsfaltern wurden jeweils nach vorausgegangener Ätherbetäubung die Abdomina abgeschnitten. Dieselben wurden zur Kontrolle stets sorgfältig seziiert. Über das Verhalten der Blutfarbe konnten dabei keine nennenswerten Resultate gewonnen werden, da bei den normalen Raupen einerseits kein ausgesprochener Sexualdimorphismus in dieser Richtung besteht und andererseits in beiden Geschlechtern die Variabilität recht beträchtlich ist.

Auf den Bau der Geschlechtsorgane braucht nicht näher eingegangen zu werden. Erwähnt sei bloß, daß die Ovarien der normalen Falter nur bei *A. levana* reife Eier enthielten. Bei den drei anderen Arten war die Entwicklung der Ovarien noch sehr zurück. Daraus geht hervor, daß es sich — die Versuche wurden in der Hauptsache im Juli angestellt — um Vertreter der 2. Generation, die bei *A. levana* ja noch nicht die letzte ist, handelt.

Der Einfluß der Operation.

Infolge der beträchtlichen Verluste durch Krankheit und Verkümmern ist die Zahl der endgültig erhaltenen Falter recht bescheiden geblieben. Von im ganzen über 400 operierten Raupen gelang es nur 39 Falter durchzubringen, deren Verteilung auf die verschiedenen Arten bei diesen angegeben ist.

Die von allen früheren Untersuchern beobachtete und auch bei meinen Versuchen mit *Cosmotriche* bestätigte Tatsache, daß durch die Entfernung der Gonaden die erhaltenen Teile des Geschlechtsapparats oder sonstige morphologische Verhältnisse, wie die Beschuppung u. a., in keiner Weise beeinflußt werden, ließ sich auch bei den Vanessen feststellen. Besonderes Interesse beanspruchte daher nur das Verhalten der Färbung.

Die Färbungsverhältnisse ließen sich bei fast allen Faltern gut beobachten, auch dann, wenn infolge von Schwierigkeiten beim Schlüpfen die Flügel verkrüppelt oder sonst beschädigt waren. Weniger übersichtlich war die Färbung bei den Faltern, welche aus

nicht geschlüpften Puppen nachträglich noch herauspräpariert werden konnten. Zur Reproduktion wurden von sämtlichen Arten Vertreter beider Geschlechter ausgewählt, welche möglichst große Unterschiede aufwiesen, um zu zeigen, daß die Variationsbreite der erzielten Kastratenfalter noch innerhalb derjenigen normaler Falter bleibt. Zur Ergänzung dessen, was ohne weiteres aus den Abbildungen hervorgeht, seien nur einige Bemerkungen angeschlossen.

Vanessa urticae L.

Vorliegendes Kastratenmaterial: 21 Falter, und zwar 9 ♂♂ und 9 ♀♀ sowie 3 völlig verkrüppelte Stücke.

Die kastrierten Falter stimmen in jeder Beziehung mit den normalen Kontrolltieren so vollständig überein, daß im allgemeinen nichts hinzuzufügen bleibt.

Nur ein Kastraten-♂ verdient eine besondere Erwähnung. Dasselbe entstammt einer Puppe, welche nicht ordentlich aufgehängt gewesen war und deshalb auf feuchtem Fließpapier aufbewahrt wurde. Während die Verpuppung zu gleicher Zeit wie bei den übrigen Raupen erfolgt war, schlüpfte der Falter erst verspätet, nachdem ich schon die Hoffnung aufgegeben hatte, daß die Puppe noch etwas ergeben würde. Bei diesem Tier nun fällt ohne weiteres eine allgemeine Verdunkelung der Färbung auf. Die schwarzen Flecken sind vergrößert, die Adern des Vorderflügels sind schwarz bestäubt, und auch sonst sind unter den braunen zahlreiche schwarze Schuppen verstreut. Auf der anderen Seite treten die blauen Monde an den Außenrändern besonders auf den Hinterflügeln wesentlich stärker hervor. Schließlich erscheinen die Vorderflügel etwas länger und schmaler, ihr Außenrand schärfer gezackt als bei den übrigen Faltern, doch ist in dieser Richtung die Variabilität des Materials ganz beträchtlich. Im Hinblick auf die abweichende Unterbringung der Puppe, die vielleicht zu feucht gehalten wurde, und auf ihr verspätetes Schlüpfen möchte ich bezweifeln, daß die starke Verdunkelung dieses Falters auf die Operation zurückzuführen ist; aus diesem Grunde möchte ich des weiteren von diesem Falter absehen.

Araschnia levana L.

Vorliegendes Kastratenmaterial: 9 Falter, und zwar 5 ♂♂ (davon 2 leicht verkrüppelt) und 2 ♀♀ (davon 1 leicht verkrüppelt) sowie 2 ganz verkrüppelte Stücke.

Die normalen Falter, welche naturgemäß das Kleid der Sommer-

generation (*A. f. prorsa* L.) tragen, variieren in ihrer Färbung zwischen einer Form, welche keinerlei gelbe Zeichnung mehr auf der Oberseite der Flügel erkennen läßt, und einer anderen, welche ein reichliches Netzwerk orangegelber Zeichnung aufweist und etwa der *V. f. porima* O. entspricht oder noch stärker sich der Winterform nähert. So ergab beispielsweise eine verspätet schlüpfende auf feuchtem Fließpapier aufgezogene normale Puppe einen verkrüppelten Falter, der nahezu vollständig der Winterform (*A. levana* L.) entsprach — ein Hinweis darauf, welchen Einfluß die Aufbewahrung bei dem vorher erwähnten aberranten ♂ von *V. urticae* gehabt haben kann.

Die Kastratenfalter erreichen bei weitem nicht diese Variabilität und entsprechen im wesentlichen normalen Exemplaren der *prorsa*-Generation, ohne ihnen gegenüber auch nur die geringste greifbare Abweichung zu zeigen.

Pyrameis atalanta L.

Vorliegendes Kastratenmaterial: 2 Falter, und zwar 1 ♂ und 1 ♀.

Das einzige vorliegende Paar weist in seinem Äußeren keinerlei Merkmale auf, welche von denjenigen des Vergleichsmaterials abweichen. Insbesondere ist die rote Binde auf den Vorderflügeln nicht erweitert, wie bei der Wärmeform. Die weiße Fleckenreihe der Vorderflügel ist bei beiden Individuen in verschiedener Weise ausgebildet. Beim ♀ finden sich alle 6 Flecke ausgebildet, und derjenige innerhalb des roten Bandes, der 6. also, ist sehr deutlich. Beim ♂ sind auf dem rechten Flügel nur die 5 ersten Flecke sichtbar, der 6. ist nur auf der Unterseite deutlich; links sind die Flecke alle sehr verkleinert, besonders der 5. verschwindet fast ganz, dafür ist aber, wenn auch undeutlich, der 6. auch auf der Oberseite zu erkennen. Die blauen Flecke sind wie bei den normalen Tieren. Die Unterseite der Hinterflügel ist bei beiden Individuen sehr dunkel; das durch eine geringe Aufhellung bei vielen normalen Tieren hervortretende Gebiet in der Mitte des Außenrandes der Hinterflügel gleicht hier fast völlig seiner Umgebung; beide Merkmale finden sich in gleicher Ausbildung auch bei einigen Kontrolltieren.

Pyrameis cardui L.

Vorliegendes Kastratenmaterial: 8 Falter und zwar 2 ♂♂ und 5 ♀♀ (davon 2 leicht verkrüppelt) sowie 1 völlig verkrüppeltes Stück (♀).

Bei der gesamten Zucht, normalen wie operierten Faltern, ist

das Rot der Grundfarbe stark ins Gelbbraune verschoben. Die schwarze Zeichnung der Kastraten entspricht im allgemeinen der Norm. Bei einem ♂ (No. 7) ist die rote Sichel am Vorderrande der Vorderflügelbasis fast ganz durch Schwarz verdrängt, doch findet sich das gleiche auch bei 2 normalen Faltern. Die beiden blauen Halbmonde am Analwinkel der Hinterflügel sind in normaler Weise ausgebildet; bei einem ♀ (No. 8) fehlen sie, wie auch bei einigen Kontrolltieren.

Zusammenfassung.

Überblickt man im Zusammenhange die Resultate, welche die operativen Versuche an Vanessen zeitigten, so sieht man, daß sie alle im wesentlichen das gleiche Bild zeigen: eine Beeinflussung der Färbung durch die Kastration im Raupenstadium findet nicht statt.

Selbstverständlich muß es dahingestellt bleiben, ob man dieses Ergebnis als ein definitives ansehen will. Der erzielten Falter sind es trotz des verwendeten umfangreichen Materiales recht wenige geblieben, und der Einwand, daß bei einer größeren Anzahl auch solche aufgetreten wären, welche nennenswerte Färbungsänderungen aufgewiesen hätten, läßt sich natürlich jederzeit machen. Immerhin liegen nach dem vorhandenen Materiale, dessen Variationsbreite sogar geringer ist als diejenige der normalen Vergleichsfalter, zunächst keinerlei Anzeichen für die Berechtigung einer derartigen Anschauung vor.

Im Folgenden möchte ich nun versuchen, die Ergebnisse der Vanessenzuchten mit denjenigen in Beziehung zu bringen, welche ich im vorigen Jahre bei *Cosmotriche potatoria* L. erzielt hatte.

Den Temperatureinflüssen gegenüber haben die Objekte beider Versuchsreihen, *Cosmotriche* einerseits und *Vanessa*, womit hier und weiterhin sämtliche von mir untersuchten Arten zusammenfassend bezeichnet werden sollen, andererseits, sich als stark wandelbar erwiesen.

Auf die Kastration hat *Vanessa* nicht, *Cosmotriche* dagegen merklich, wenn auch schwächer als im Temperaturexperimente, reagiert. Es handelt sich also hier um Differenzen des Verhaltens, welche sich nicht ohne weiteres erklären lassen.

Bei der Besprechung der Resultate mit *Cosmotriche* erwähnte ich, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen dem Auftreten sexualdimorpher Flügelfärbung und demjenigen besonderer, beiden Ge-

schlechtern zukommender Merkmale, wie etwa der Augen auf dem Flügel von *V. io*, nicht bestände, solange man beide nur unter dem Gesichtspunkte betrachtet, daß es Artmerkmale sind. „Man braucht nur den Fall annehmen, daß zunächst bloß bei einem Geschlecht, etwa dem ♂, die Augenflecken aufgetreten seien, dann hätte man eben — vorübergehend — eine sexualdimorphe Art vor sich gehabt, deren ♂ unserer *Vanessa io* L., deren ♀ aber noch der *V. var. belisaria* geglichen haben würde, analog den Verhältnissen bei *P. apollo* und *C. palaeno*.“

Zunächst sei der in diesem Vergleiche liegenden Möglichkeit eines früheren Sexualdimorphismus bei *Vanessa* gedacht. Wenn wirklich auch bei den Vanessen die gegenwärtig beiden Geschlechtern in völlig übereinstimmender Weise zukommende Flügelfärbung ursprünglich eine sexuell dimorphe war, so muß sie bei den beiden Geschlechtern zu verschiedenen Zeitpunkten aufgetreten sein. Damit ist aber zugleich die Vermutung ausgesprochen, daß die fortgeschrittenere derzeitige Färbung bei dem einen Geschlechte fester mit dem Artbilde verknüpft ist als bei dem anderen, welches erst später dieselbe Stufe erreichte. Weder im Temperaturexperimente noch bei der vorliegenden Untersuchung mit der Kastrationsmethode war es möglich, ein verschiedenes Verhalten beider Geschlechter zu beobachten, obwohl wenigstens beim Temperaturexperimente eine weitgehende Reaktion des Organismus festzustellen war. Demnach ist es nicht wahrscheinlich, daß dem derzeitigen Monomorphismus der Vanessen phyletisch ein vorübergehender Dimorphismus vorausgegangen ist, wie bei dem monomorphen süd-schweizerischen *Colias palaeno-werdandi*.

Mit dieser Feststellung ergibt sich nun eine Handhabe zur Diskussion einer Frage, welche ich bei der Besprechung der *Cosmotriche*-Versuche offen lassen mußte. Ich war damals im Anschlusse an POLL u. A. zu dem Ergebnis gekommen, daß, wie die Temperaturerniedrigung, so „auch die Gonadenoperation als Entwicklungshemmung zu betrachten“ sei. Wo aber die Ursache dieser Hemmung zu suchen sei, ließ sich noch nicht feststellen, vielmehr mußte es „unentschieden . . . bleiben, ob dieser Einfluß der Abwesenheit der Gonaden oder der Operation an sich zuzuschreiben“ sei.

Die Vanessen sind nun Schmetterlinge, die weit labiler gegenüber den thermischen Einflüssen sind als *Cosmotriche*. Die Operation war bei beiden, soweit es sich um Kastration handelt, in völlig gleichartiger Weise ausgeführt worden. Schließlich wurden die

Lebensbedingungen bei der Aufzucht der Versuchstiere möglichst den natürlichen entsprechend gestaltet, was bei *Cosmotriche* übrigens in weitgehendem Maße als bei *Vanessa* geschah. Trotzdem zeigte sich bei *Vanessa* keine hemmende Wirkung des operativen Eingriffes. Daraus geht, wenn man überhaupt es für gestattet hält, aus dem Verhalten eines Objekts Folgerungen für ein anderes zu ziehen, dann hervor, daß der in beiden Fällen gleiche der zwei zur Wahl gestellten Faktoren nicht derjenige sein kann, welcher bei *Cosmotriche* die Farbänderung hervorrief. Die Ursache der Farbänderung von *Cosmotriche* ist also nicht bei der Operation als technischem Eingriffe zu suchen, sondern die Vermutung, „daß das Fehlen der Gonaden als Hemmungsfaktor verantwortlich zu machen sei“, wird durch die Versuche an *Vanessa* gestützt.

Während das Versuchsergebnis bei *Vanessa* darauf hinweist, daß hier die phyletische Entwicklung der Färbung und Zeichnung unabhängig von den Gonaden erfolgt, ist es nach den bisherigen Versuchen sehr wahrscheinlich, daß bei *Cosmotriche* — und bis zu einem gewissen Grade wohl auch bei *Lymantria dispar* L. — die Färbung sich unter dem Einflusse der Gonaden entwickelt hat und aus diesem Grunde noch in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnis zu denselben steht.

Zu berücksichtigen ist dabei allerdings stets, daß derartige schwächer dimorphe männliche Falter, wie ich sie im Operationsversuche erzog, auch aus der freien Natur bekannt geworden sind. An der Tatsache, daß graduell die operierten Falter unzweifelhaft stärker als die normalen Kontrolltiere, in einigen Fällen sogar über die gewöhnliche Variationsbreite der Art hinausgehend, sich dem weiblichen Typus nähern, kann dies aber nichts ändern. Eine definitive Entscheidung wäre erst dann zu fällen, wenn es gelänge, erneute Versuche mit einem Materiale durchzuführen, dessen Variationsbreite vorher genau bestimmt worden ist.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch einen Nachtrag zu den Mitteilungen über *Cosmotriche* bringen. Veranlaßt durch die Annahme, daß die Operation ebenso wie die Temperaturerniedrigung eine Hemmungswirkung auf die Entwicklung der Flügelfärbung ausübe, meinte ich damals, es sei „nicht unwahrscheinlich, daß man durch eine weniger tiefe Abkühlung als auf 6° oder 4°, oder vielleicht auch bei kürzerer Expositionsdauer als 30—44 Tage, auch beim Temperaturexperimente das ♂ von *C. potatoaria* allein würde verändern können“. Inzwischen ist nun ein Versuch in dieser Rich-

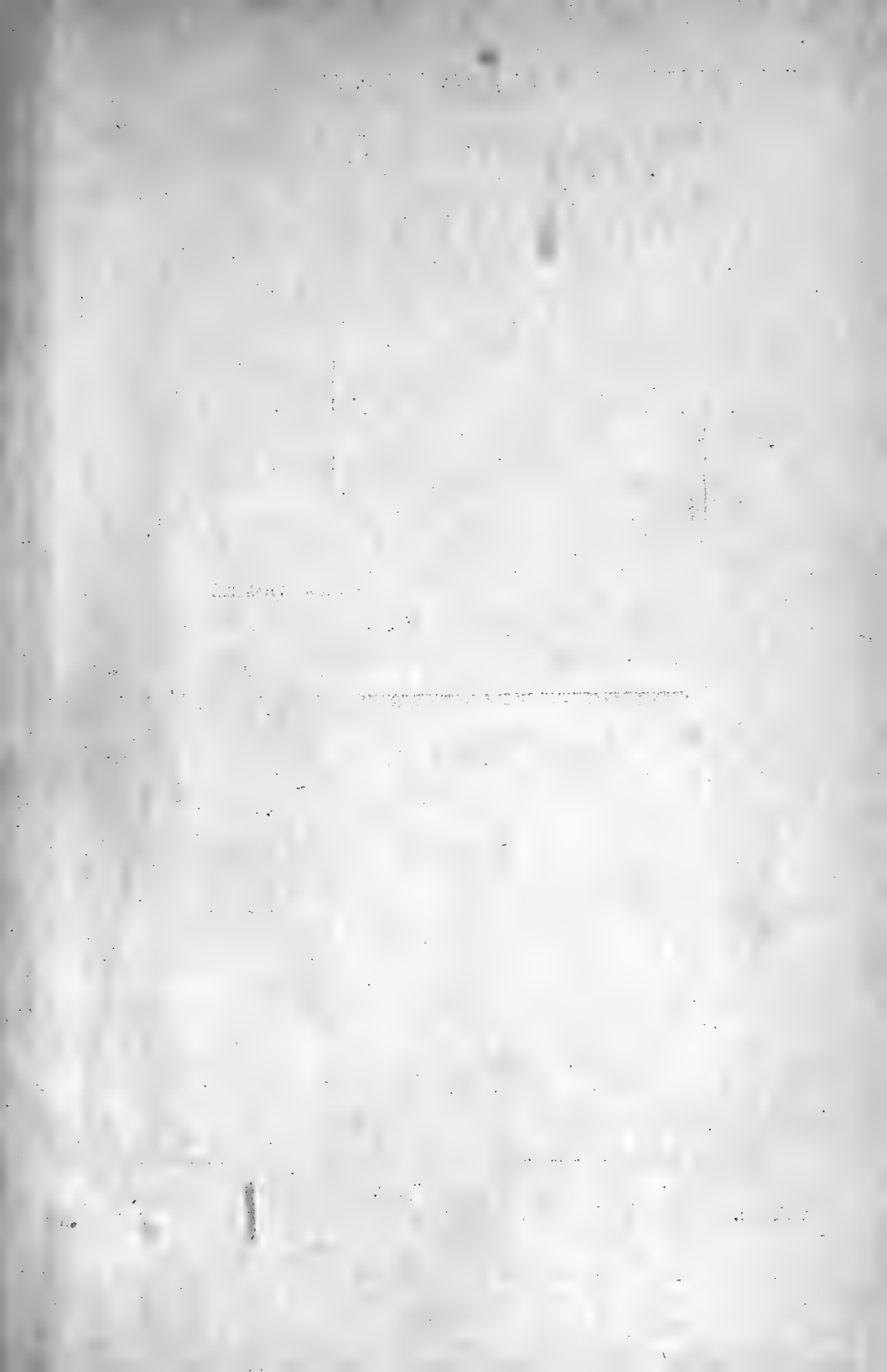
tung ausgeführt worden. Wie mir Herr C. FRINGS in Bonn schreibt, hatte er im vergangenen Sommer seine Kälteversuche wiederholt, und zwar bei etwas weniger tiefer Temperatur. Nach seiner Mitteilung entsprechen die so erhaltenen Falter meiner damaligen Annahme, indem die ♀♀ in der Mehrzahl keine, die ♂♂ aber eine merkliche Verringerung der geschlechtlichen Färbungsdifferenz aufweisen.¹⁾

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 9.

- Fig. 1. *Vanessa urticae*, ♂, kastriert.
 Fig. 2. *V. urticae*, ♂ (aberrantes Stück), kastriert.
 Fig. 3. *V. urticae*, ♀, kastriert.
 Fig. 4. *V. urticae*, ♀, kastriert.
 Fig. 5. *Araschnia levana f. prorsa*, ♂, kastriert.
 Fig. 6. *A. levana f. prorsa*, ♀, kastriert.
 Fig. 7. *Pyrameis atalanta*, ♂, kastriert.
 Fig. 8. *P. atalanta*, ♀, kastriert.
 Fig. 9. *P. cardui*, ♂, kastriert.
 Fig. 10. *P. cardui*, ♂, kastriert.
 Fig. 11. *P. cardui*, ♀, kastriert.
 Fig. 12. *P. cardui*, ♀, kastriert.

1) Der mir zur Verfügung gestellte Versuchsbericht von FRINGS lautet: „*Cosm. potatoria*-Versuch II. Ganz frische oder nur wenige Stunden alte Puppen wurden 1914 35 Tage lang bei $+7$ bis $+10^{\circ}$ C, durchschnittlich etwa 8° C, gehalten. Nach Schluß des Experiments schlüpfen die Falter fast alle wohlentwickelt in 16—20 Tagen aus. Die ♂♂ stellten einen Typus dar, der bezüglich seiner Färbung in seinem Mittelwerte durchaus Ihrem Stück Nr. 5 (Tafel-Abbildg.) entspricht. Die individuellen Schwankungen der Farbe sind ziemlich unbedeutend. Einige Tiere zeigen breit dunkel angelegte äußere Vorderflügel-Querbinde; bei anderen ist die dunkelbraune normale Färbung der Vdfl.-Mittelfeldes nur auf den Adern erhalten, während die Intercosträume stark aufgehellt erscheinen. Ausgesprochen hell ist nur ein ♂, ohne aber Ihre Abbildg. Nr. 6 zu erreichen. Nur wenige ♂♂ waren ganz normal. Die ♀♀ fielen mit einer Ausnahme in die Variationsbreite der Stammform. Dieses eine Stück hat sehr breit dunkelbraun angelegte Vdfl.-Querbinde und ebenso die Hinterflügel in der äußeren Hälfte (von der Mittelbinde ab) tief dunkelbraun, während die Wurzelhälfte hellgelb erscheint. — Der Versuch umfaßte 38 männliche und 30 weibliche Individuen.“



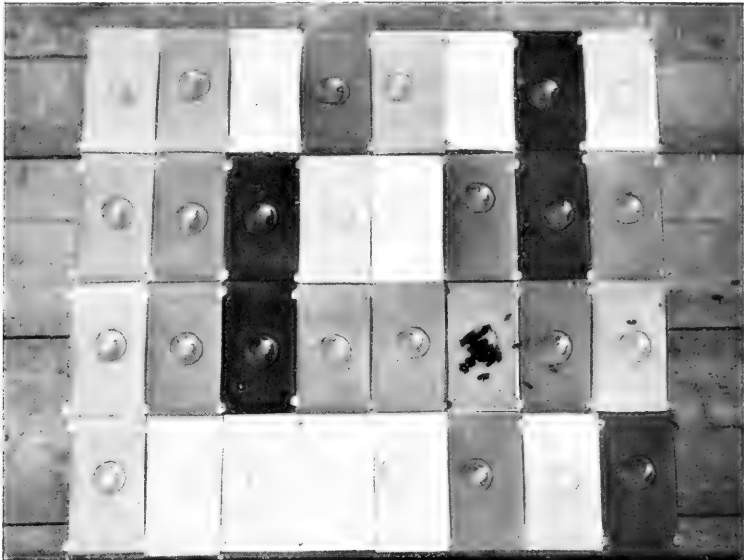


Fig. 1.

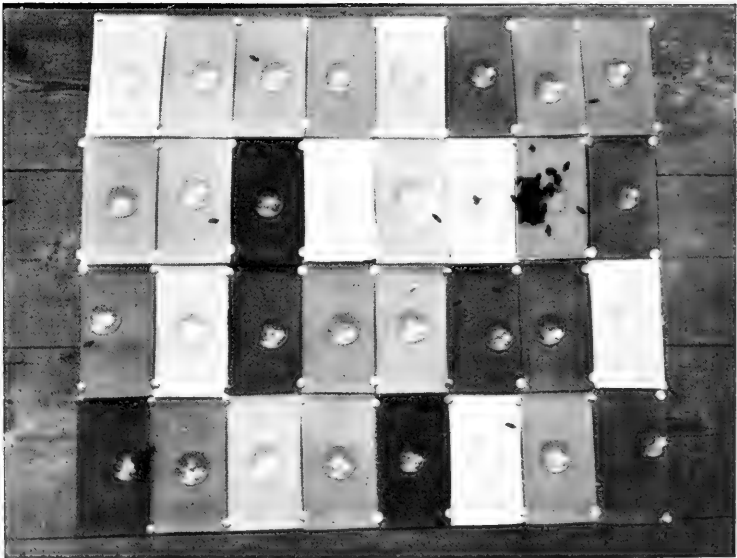


Fig. 2.

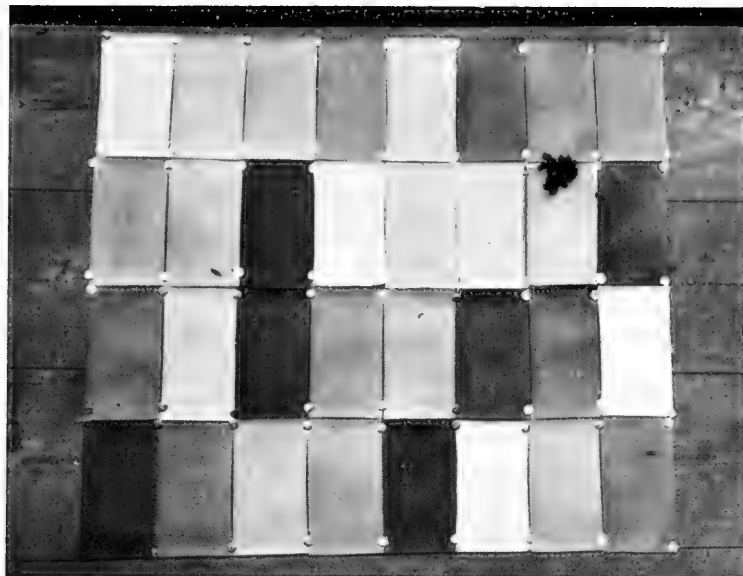


Fig. 3.

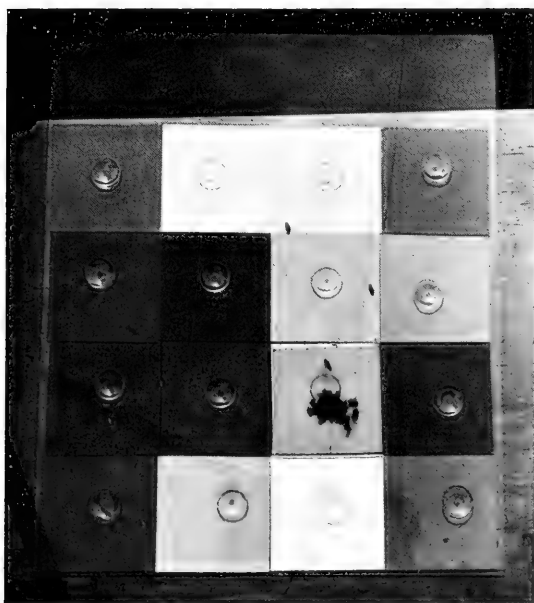


Fig. 4.



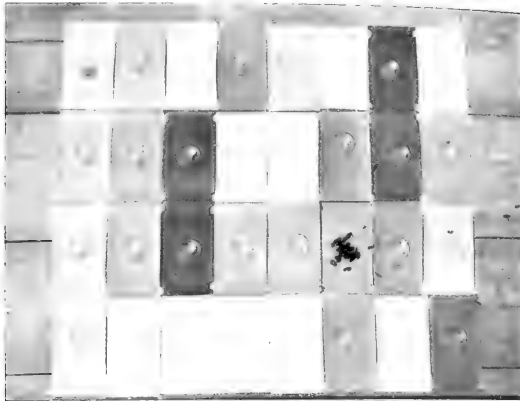


Fig. 1.

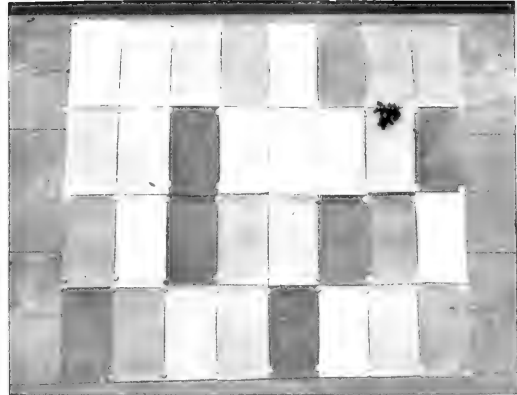


Fig. 3.

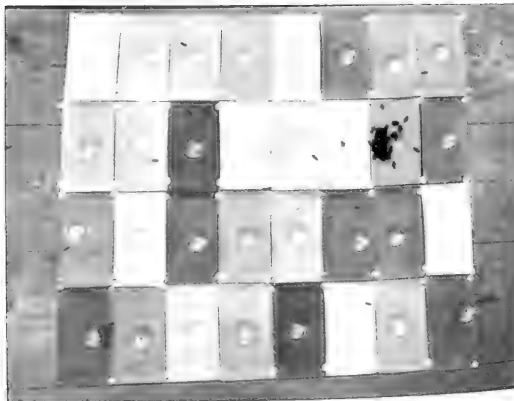


Fig. 2.

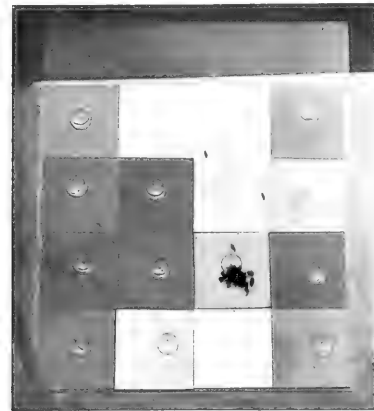


Fig. 4.

v. Frisch.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.







Fig. 5.



Fig. 6.

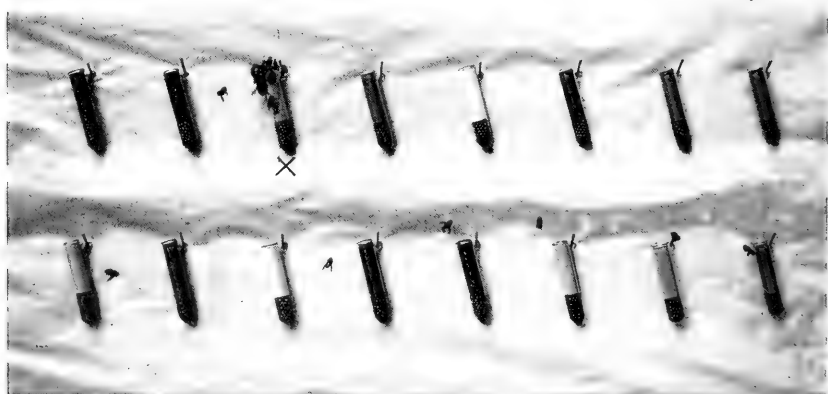


Fig. 7.

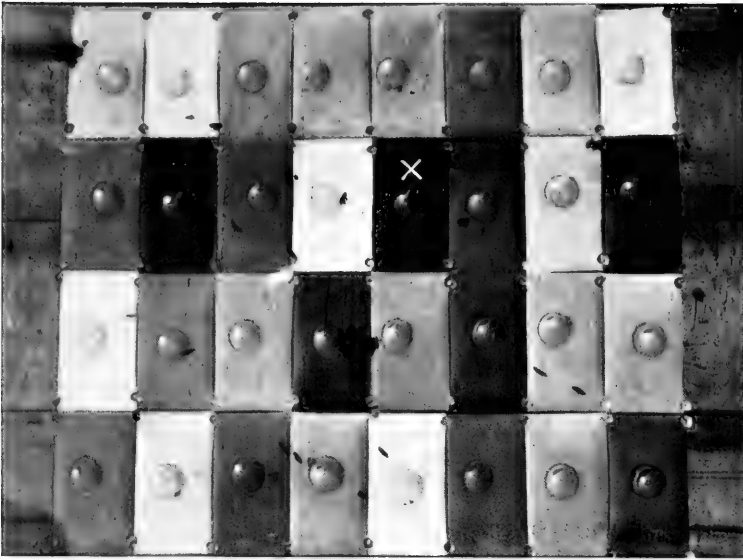


Fig. 8.

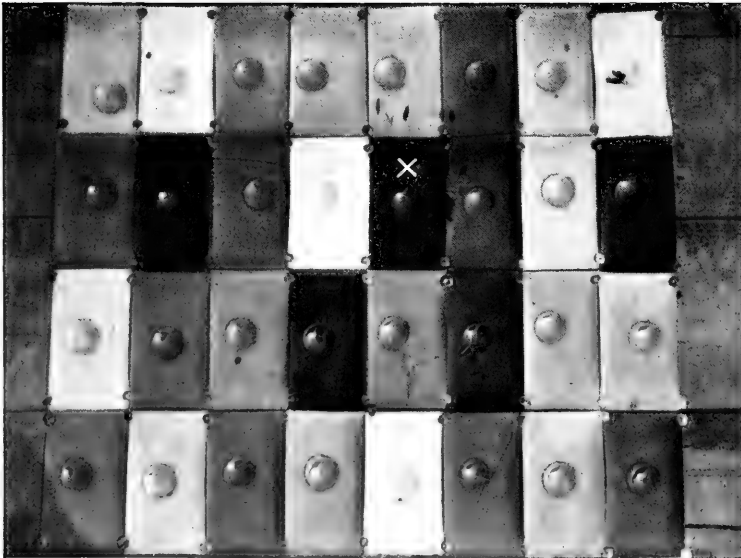


Fig. 9.



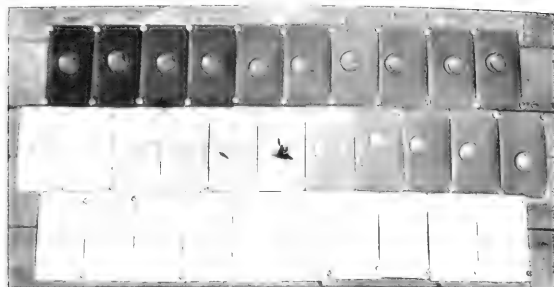


Fig. 5.

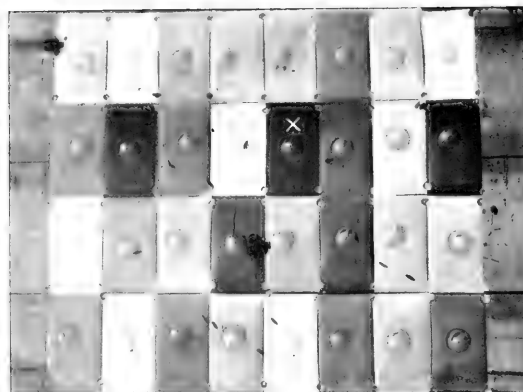


Fig. 8.



Fig. 6.

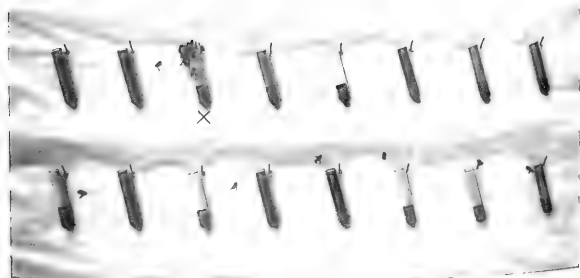


Fig. 7.

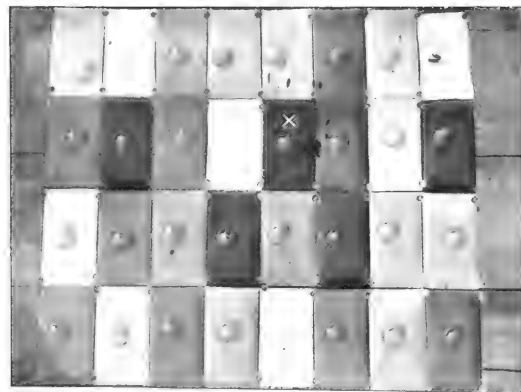
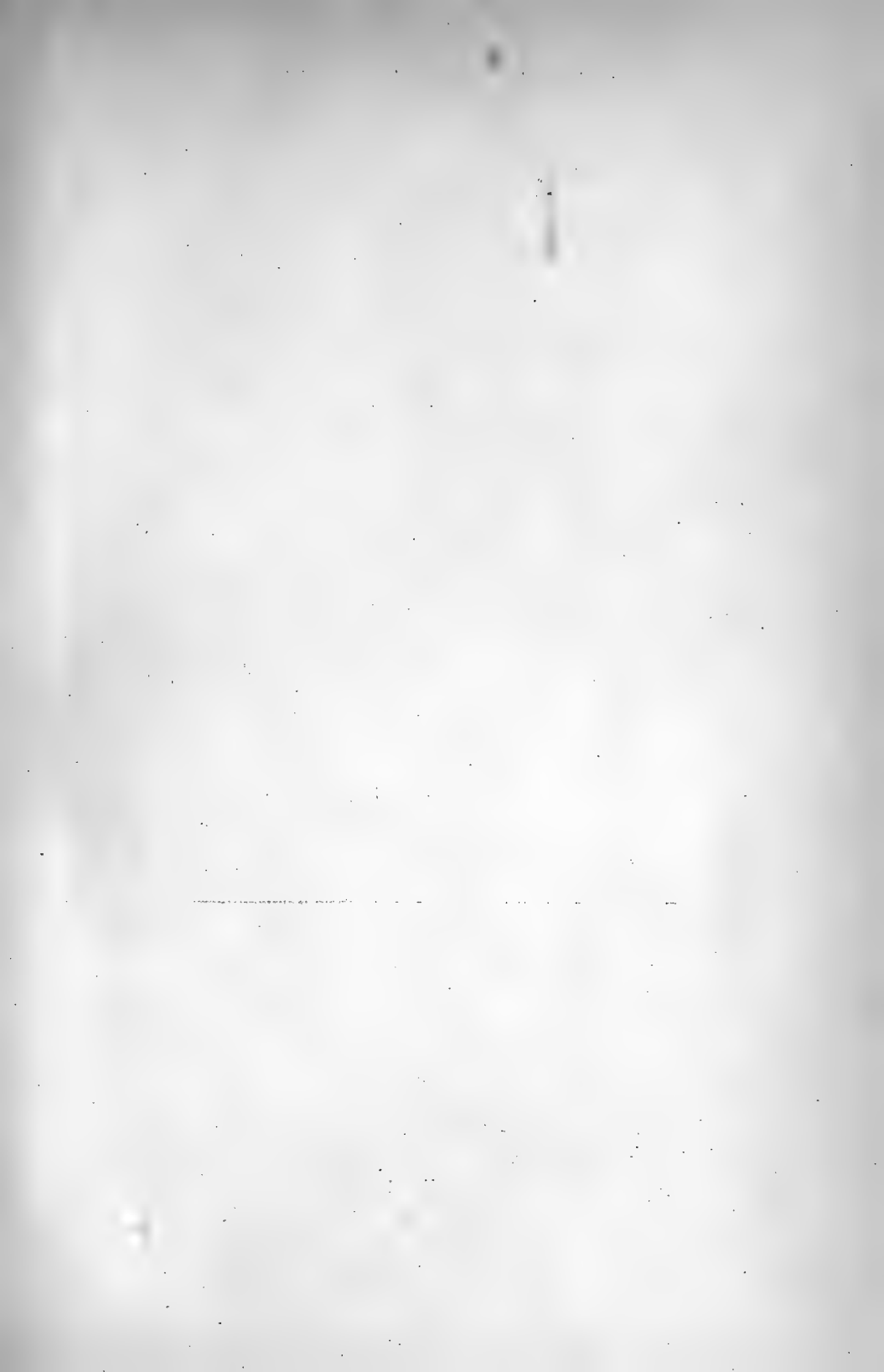


Fig. 9.



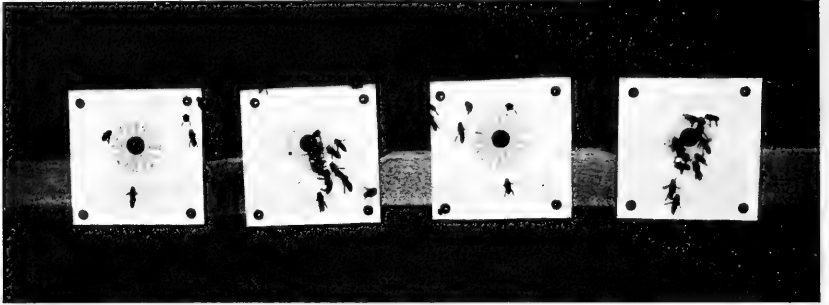


Fig. 10.



Fig. 11.

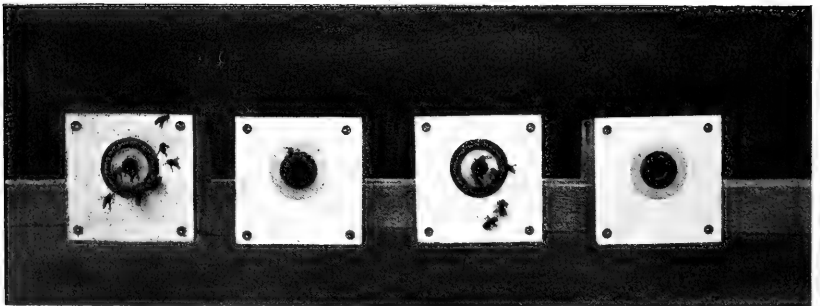


Fig. 12.

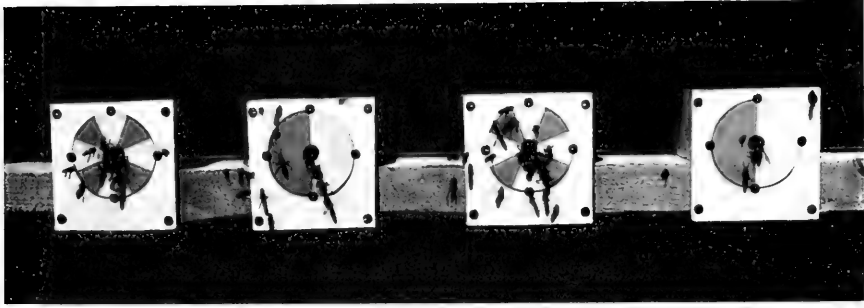


Fig. 13.

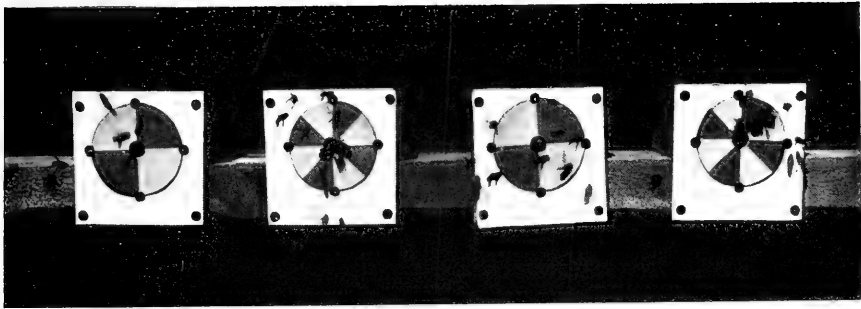


Fig. 14.

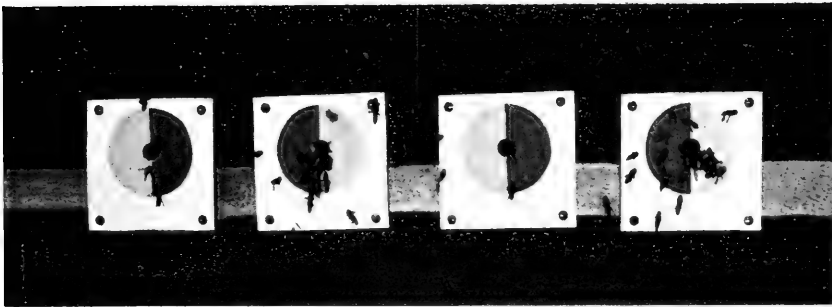


Fig. 15.

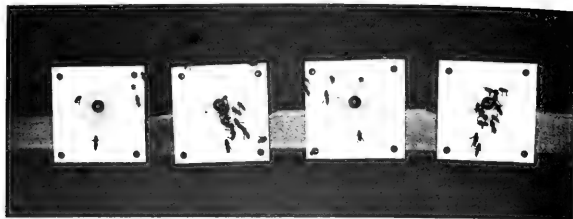


Fig. 10.

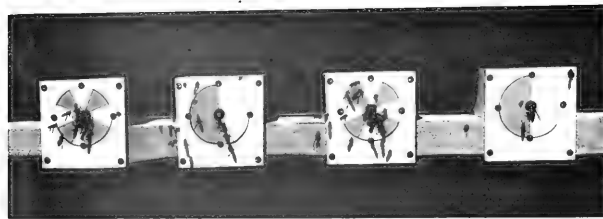


Fig. 13.

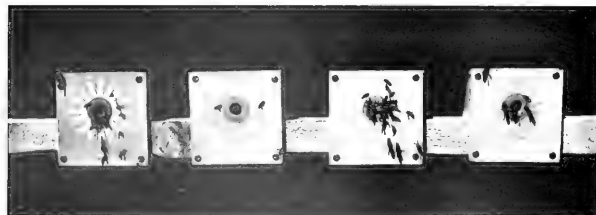


Fig. 11.

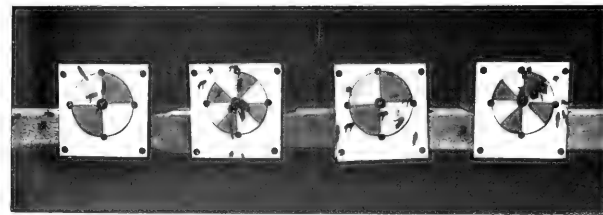


Fig. 14.

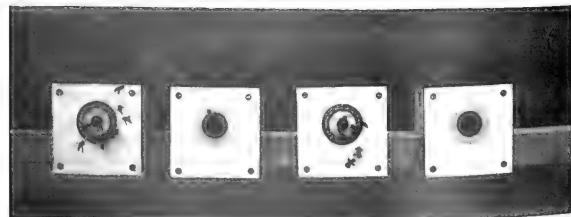


Fig. 12.

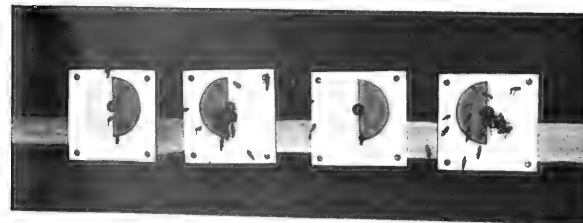


Fig. 15.



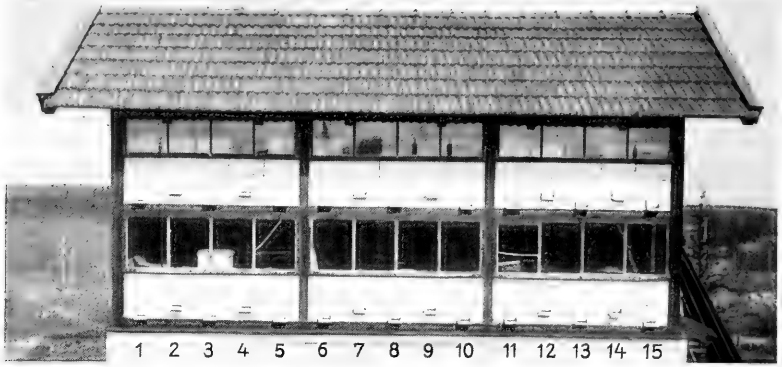


Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 18.

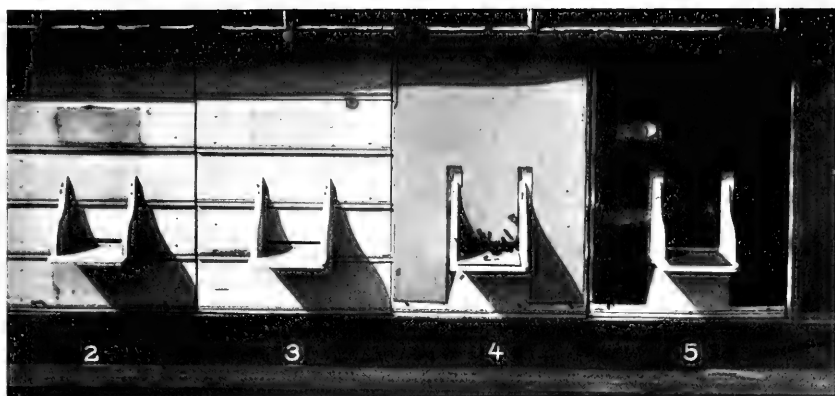


Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 21.

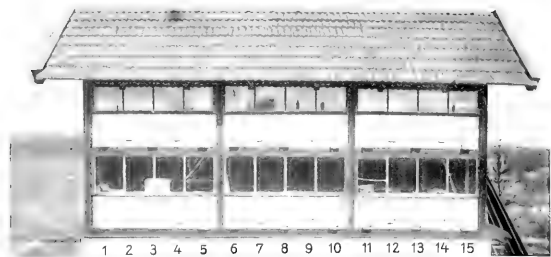


Fig. 16.

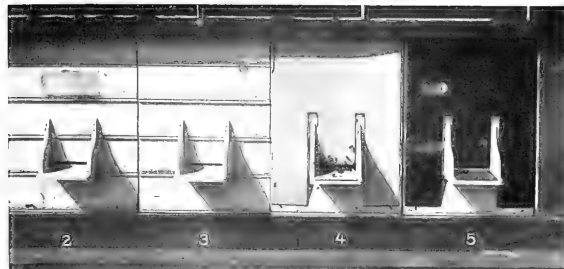


Fig. 10.



Fig. 17.

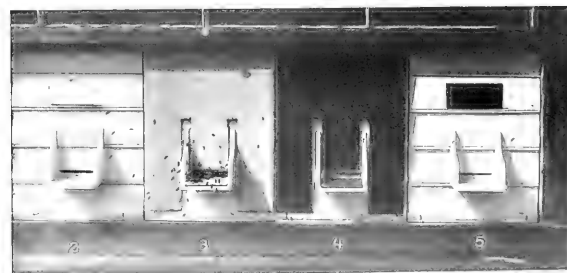


Fig. 20.

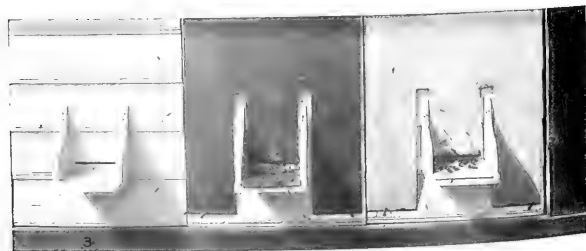


Fig. 18.

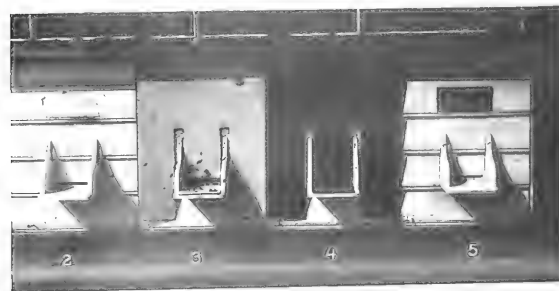


Fig. 21.

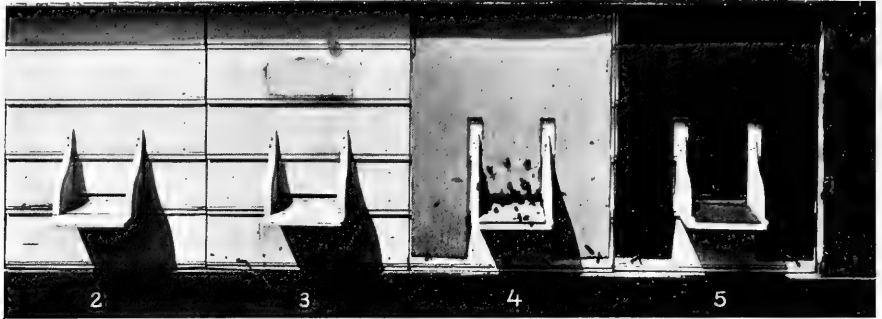


Fig. 22.

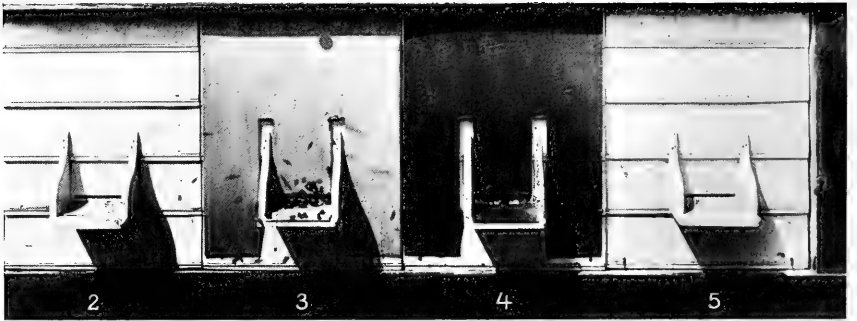


Fig. 23.

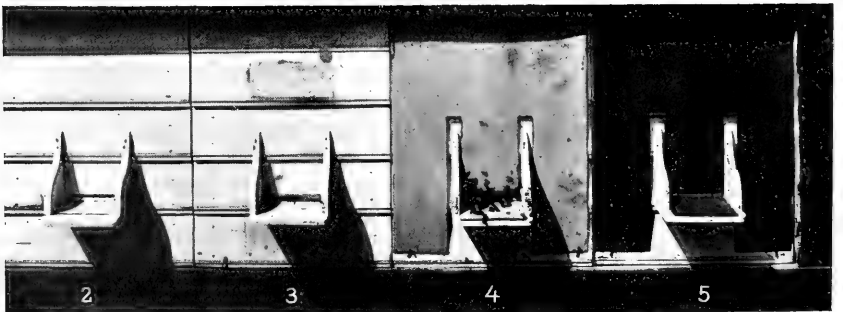


Fig. 24.

Rot No. 1



Rot No. 2



Rot No. 3



Gelb No. 4



Gelb No. 5



Gelb No. 6



Grün No. 7



Grün No. 8



„Grasgrün“



Grün No. 9



Grün No. 10



Blau No. 11



Blau No. 12



Blau No. 13



Blau No. 14



Purpur No. 15



Purpur No. 16





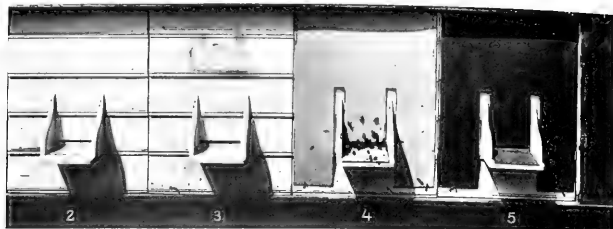


Fig. 22.



Fig. 23.

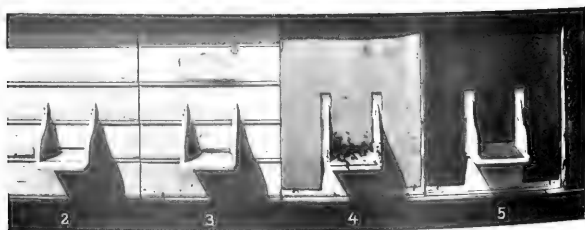


Fig. 24.

v. Frisch.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Rot No. 1



Rot No. 2



Rot No. 3



Gelb No. 4



Gelb No. 5



Gelb No. 6



Grün No. 7



Grün No. 8



„Grasgrün“



Grün No. 9



Grün No. 10



Blau No. 11



Blau No. 12



Blau No. 13



Blau No. 14



Purpur No. 15



Purpur No. 16

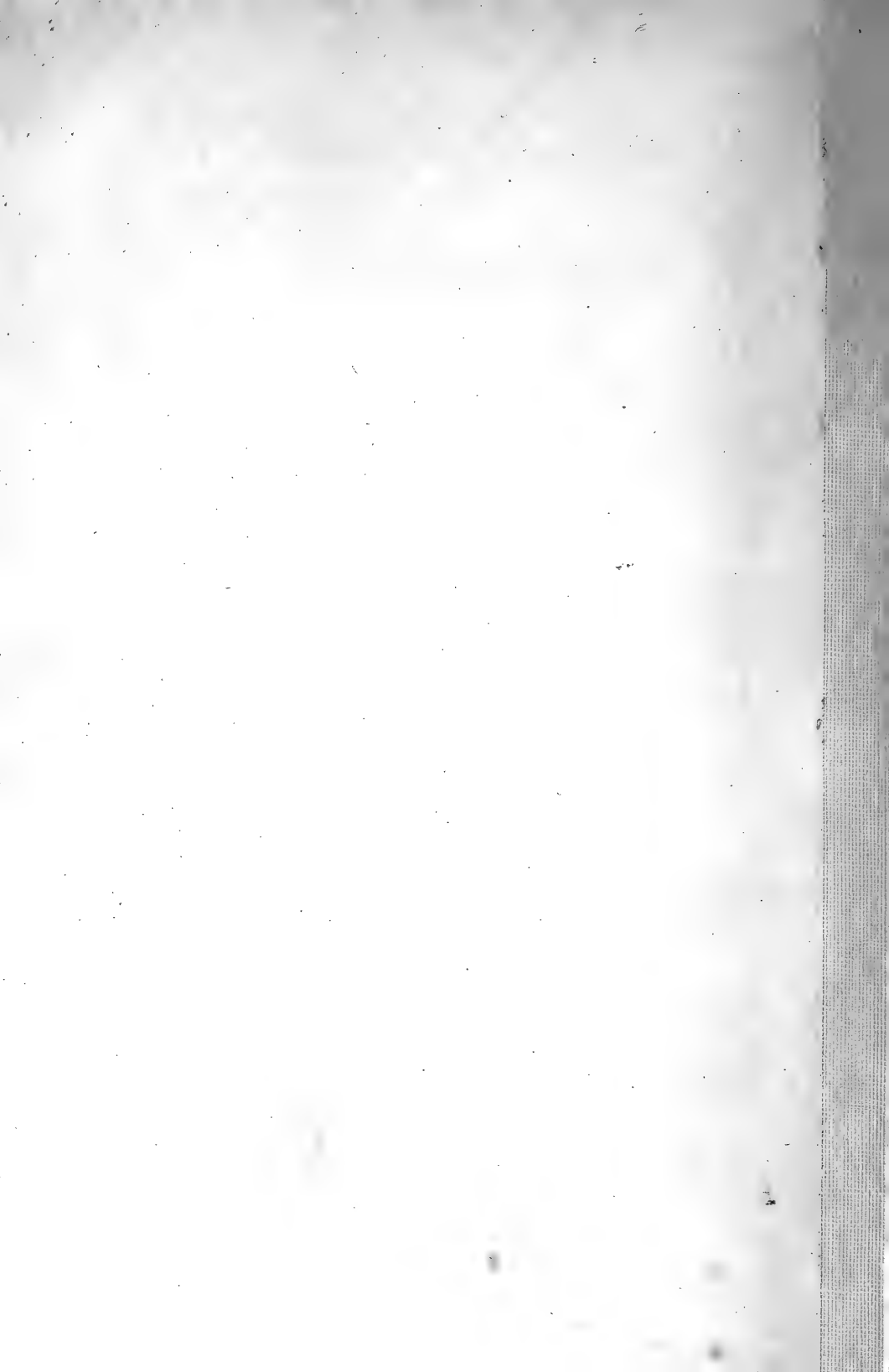


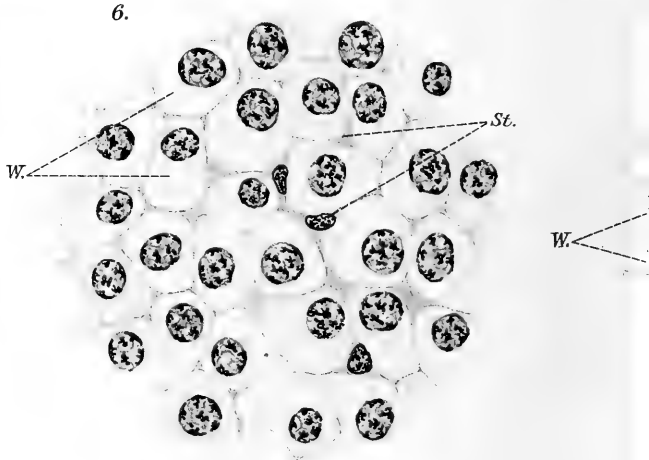
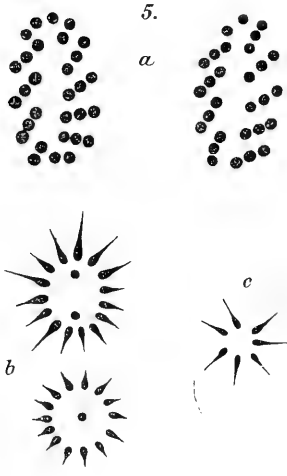
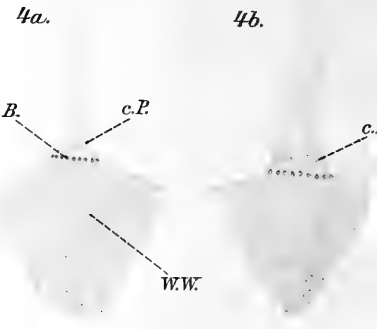
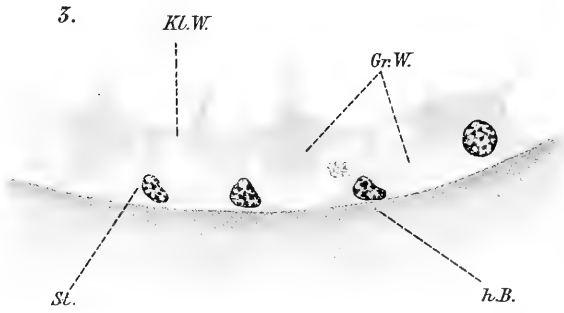
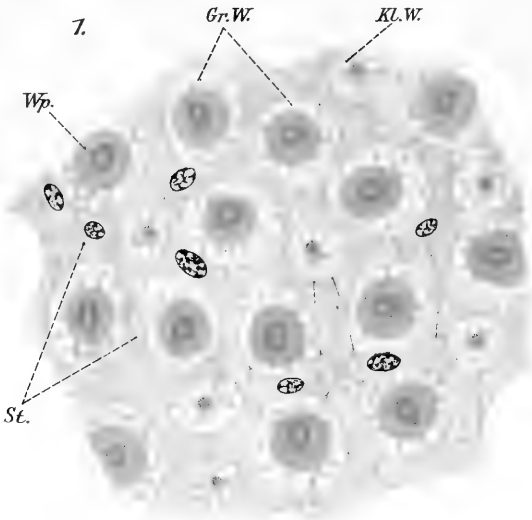


Prell

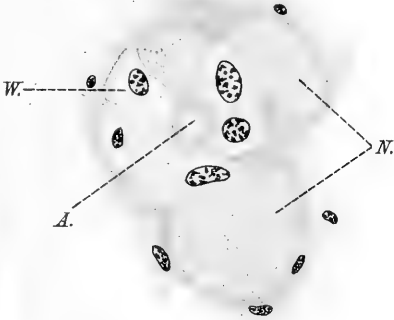
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Werner u. Winter repr. Frankfurt a. M.

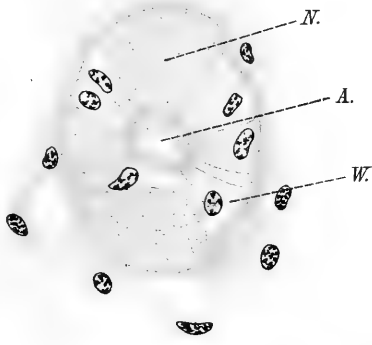




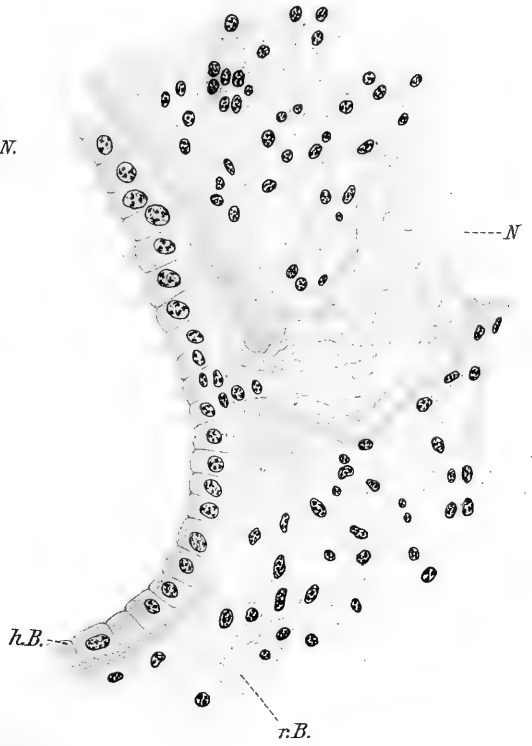
10 a.



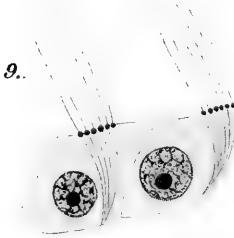
10 b.



11.



9.

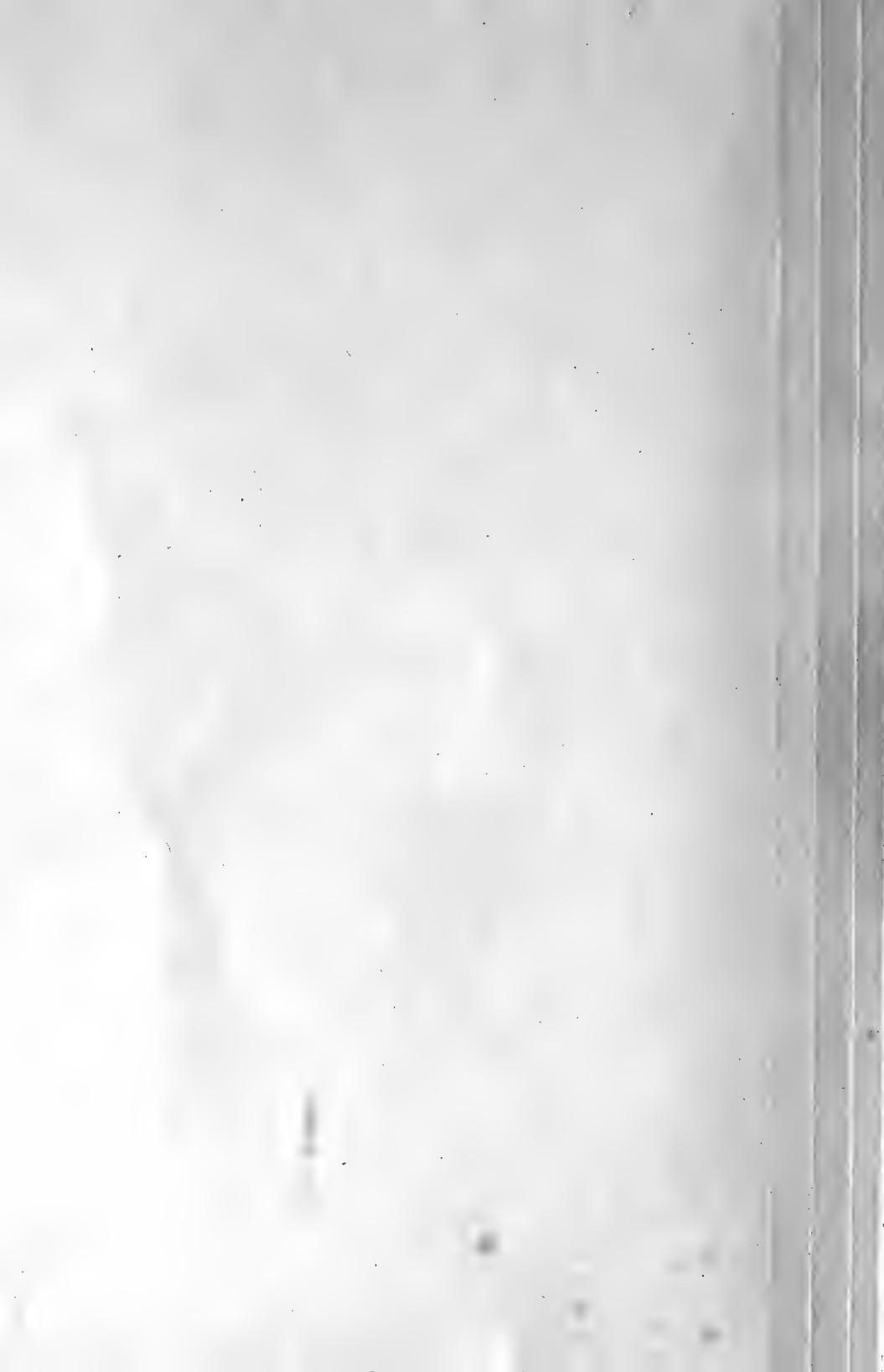


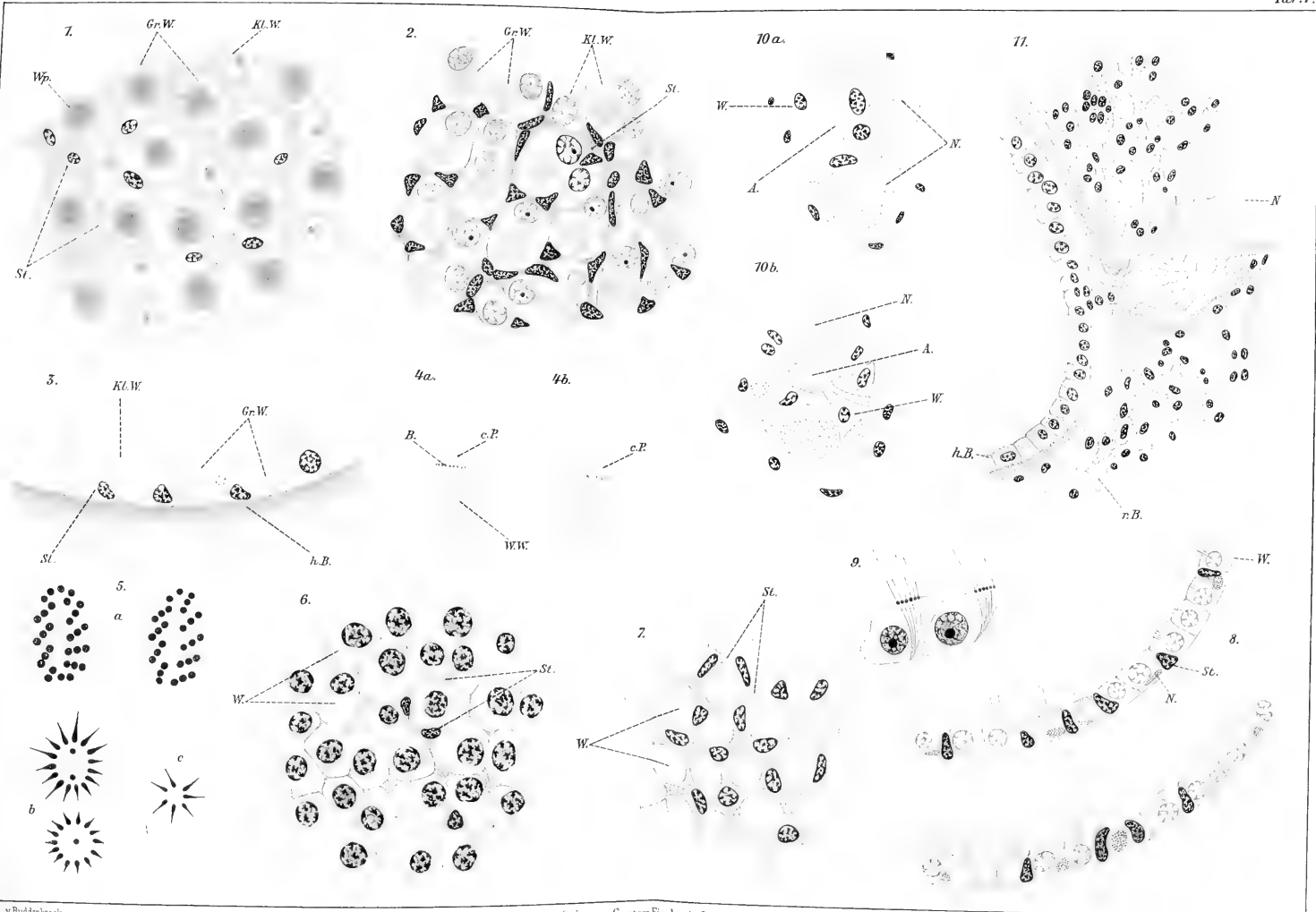
St.

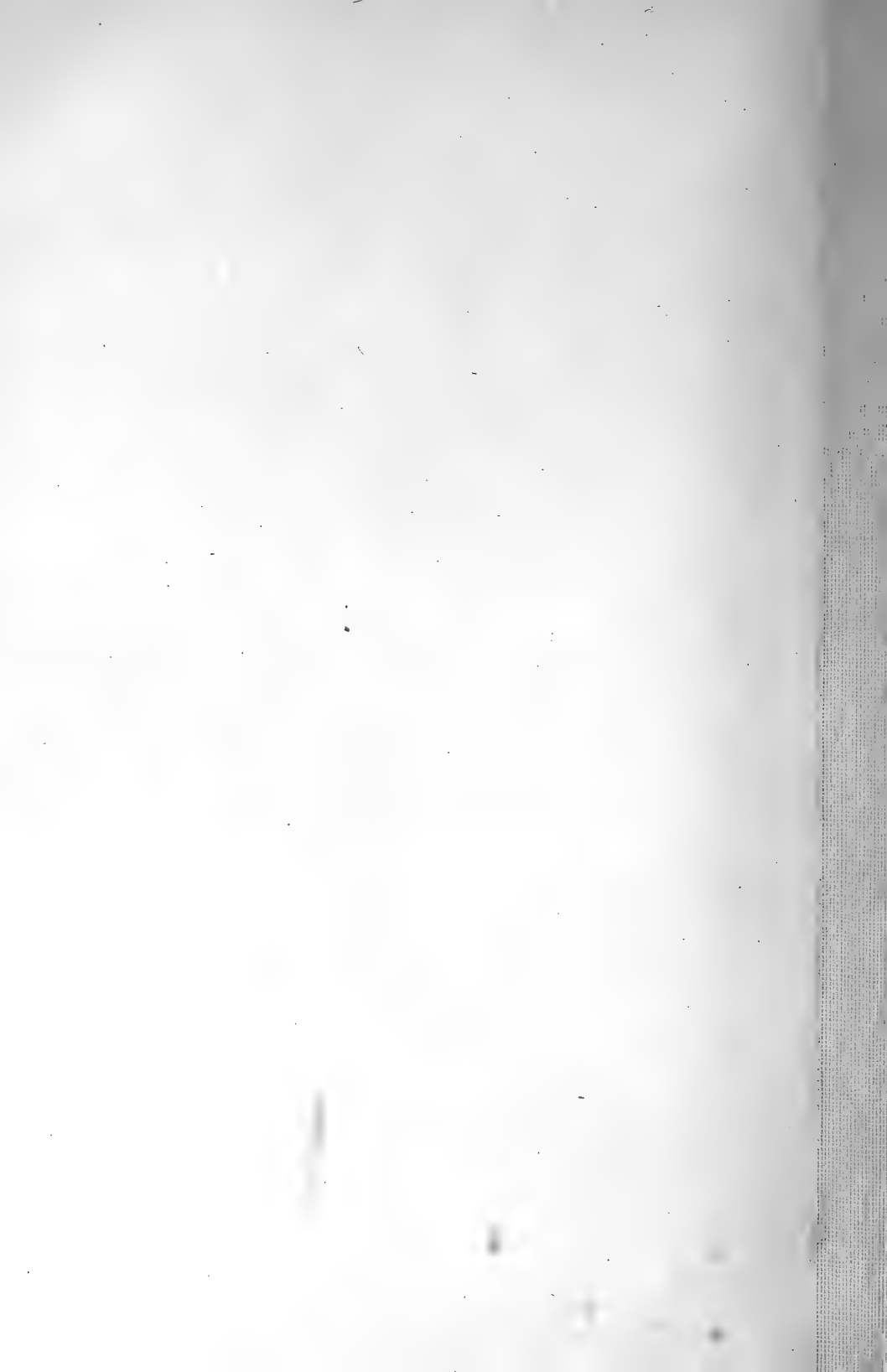


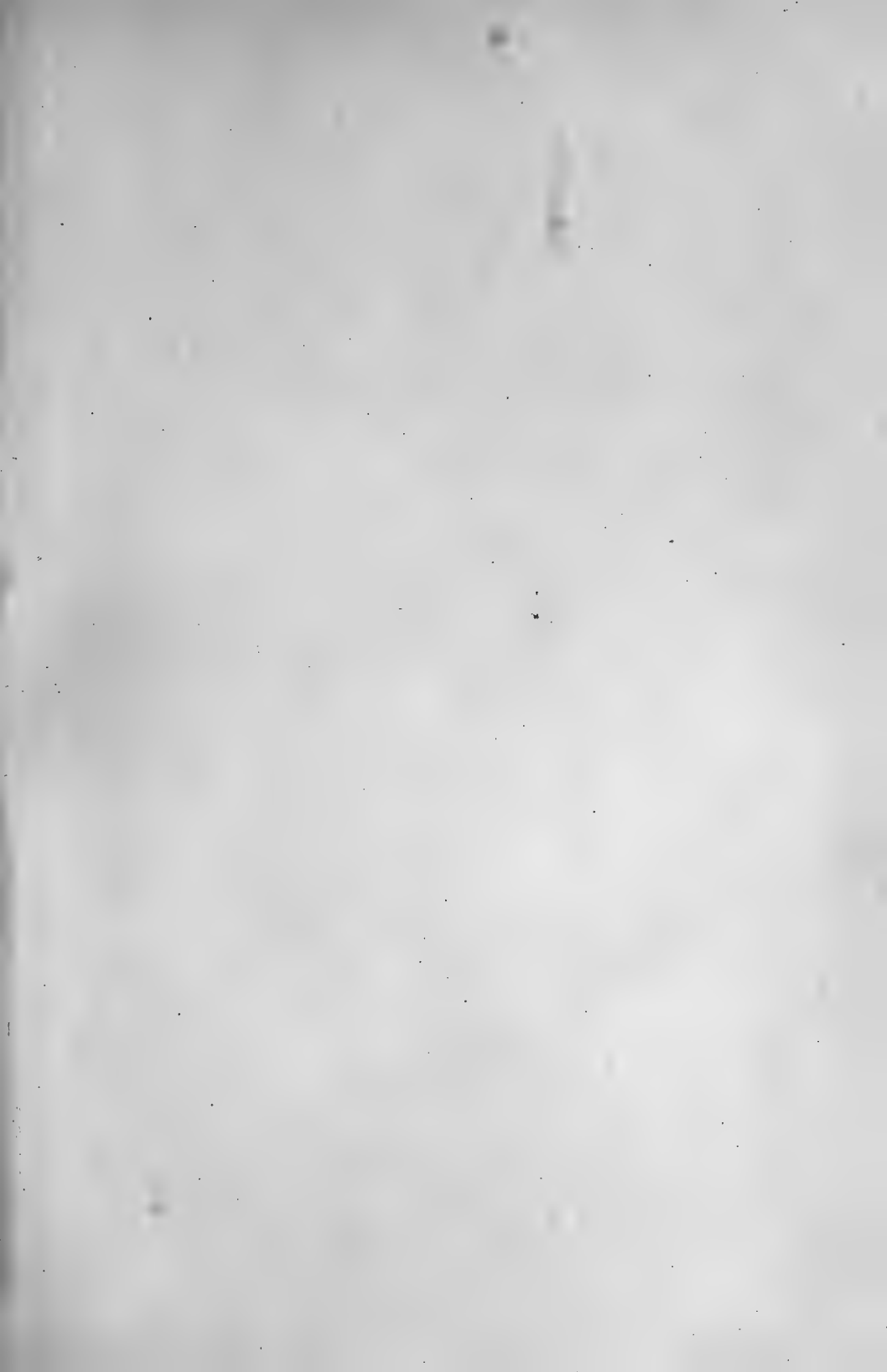
8.



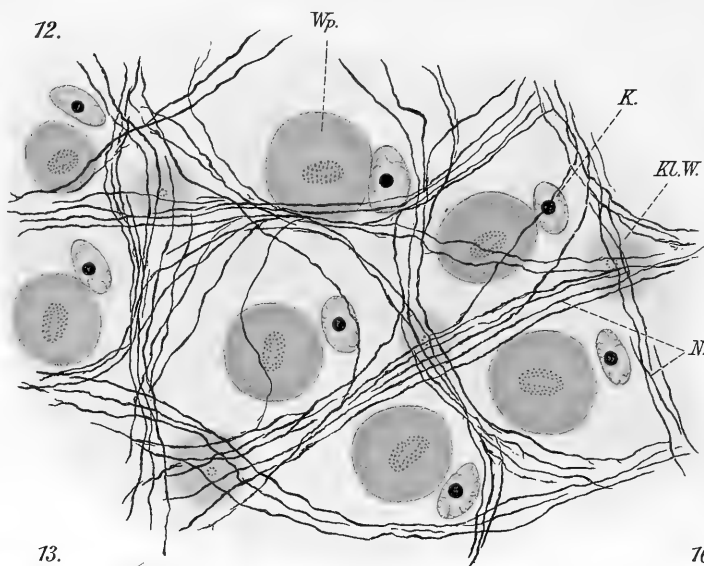




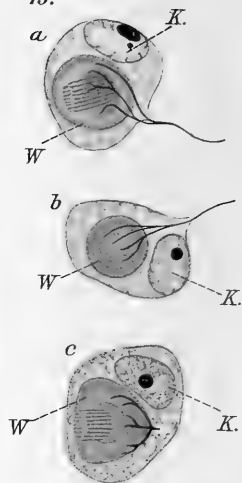




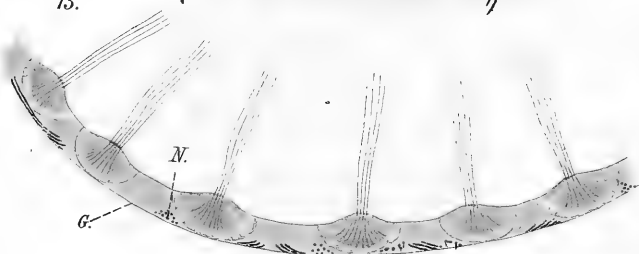
12.



15.



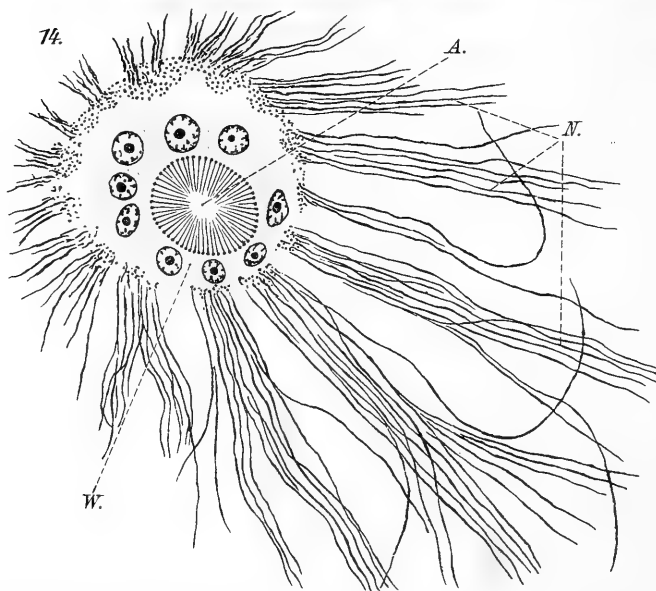
13.



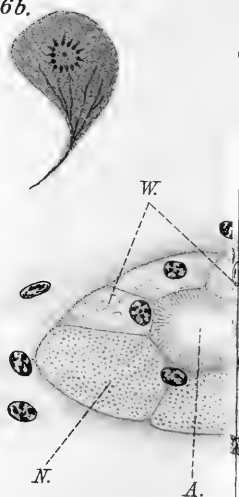
16a.



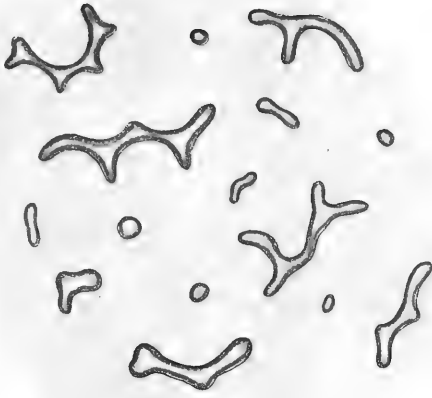
14.



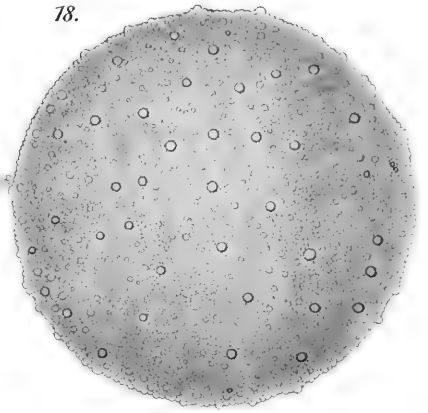
16b.



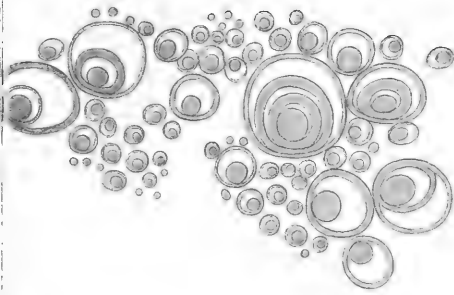
20.



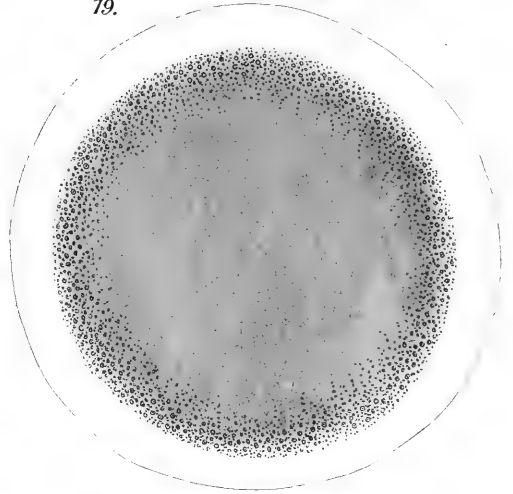
78.



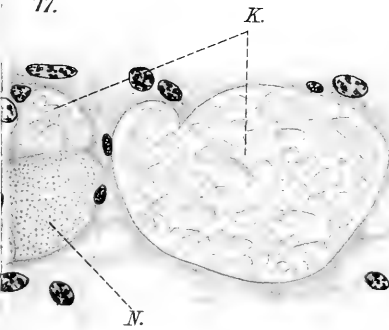
22.



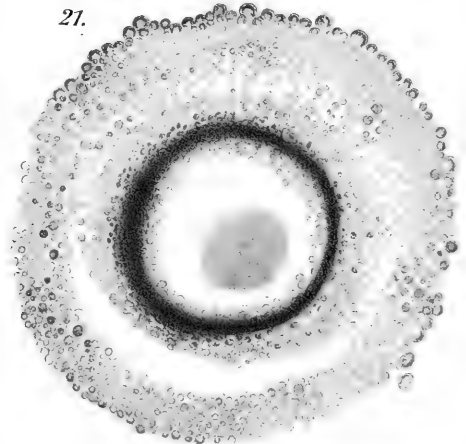
79.



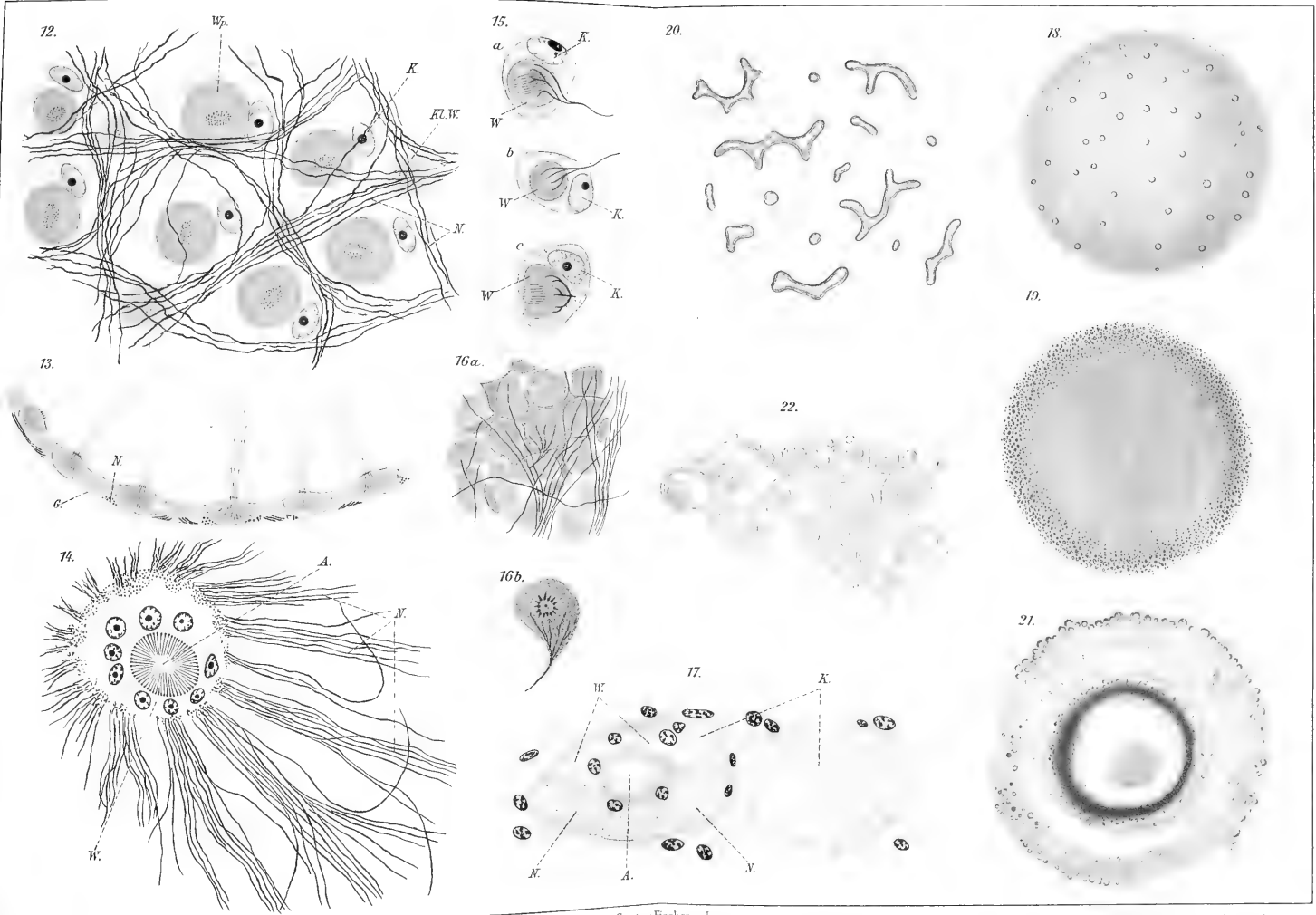
17.

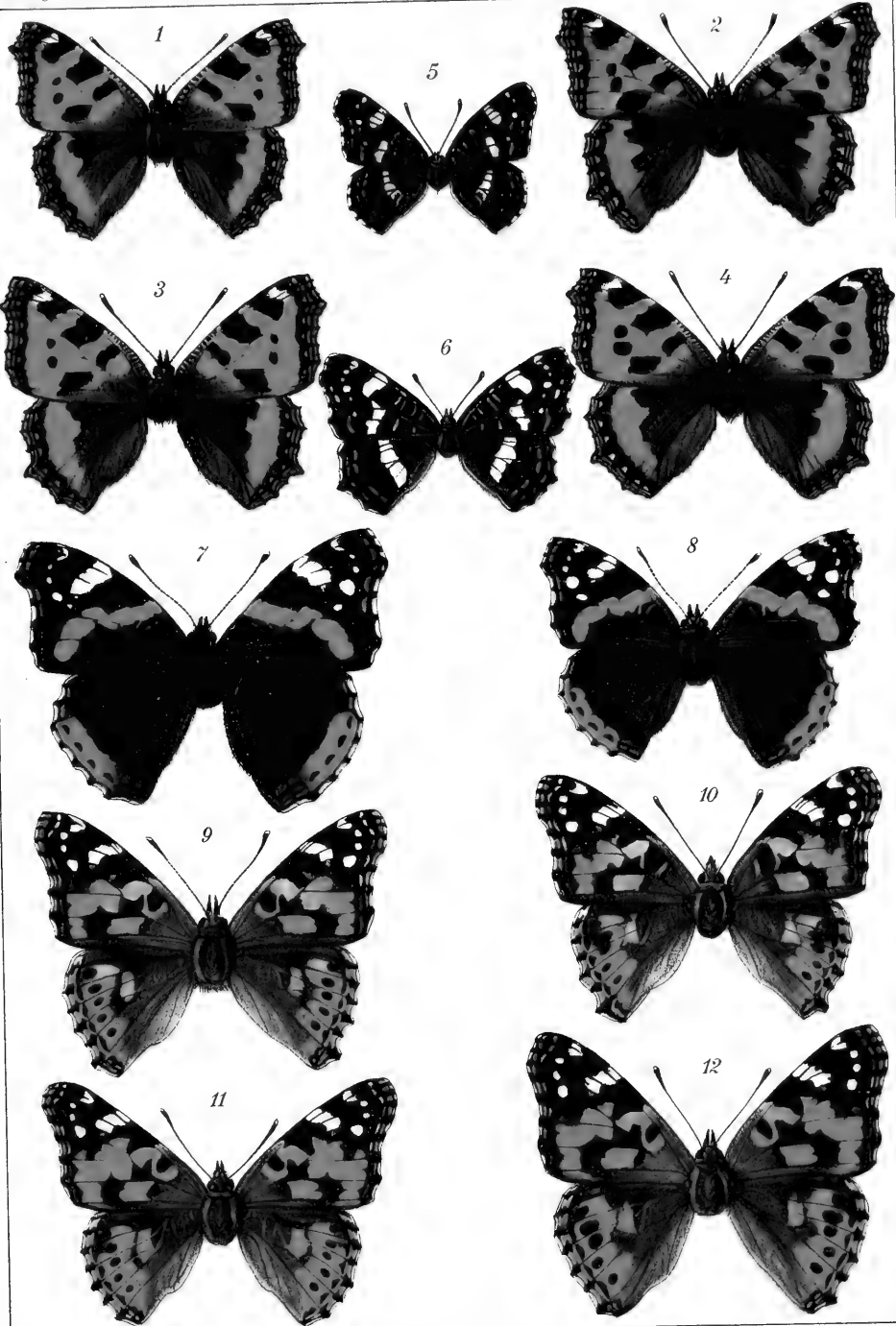


21.









Max Verworn:

- Psycho-physiologische Protisten-Studien.** Experimentelle Untersuchungen. Mit 6 Tafeln und 27 Abbildungen. im Text. 1889. Preis: 10 Mark. (Vergriffen.)
- Die Bewegung der lebendigen Substanz.** Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Kontraktionserscheinungen. Mit 19 Abbildungen im Text. 1892. Preis: 3 Mark.
- Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems.** Erster Teil. Die sog. Hypnose der Tiere. 1898. Preis: 2 Mark 50 Pf.
- Das Neuron in Anatomie und Physiologie.** Vortrag, gehalten in der allgemeinen Sitzung der med. Hauptgruppe der 72. Vers. deutscher Naturforscher und Ärzte zu Aachen am 19. Sept. 1900. Preis: 1 Mark 50 Pf.
- Die Aufgaben des physiologischen Unterrichts.** Rede, gehalten bei Beginn der physiologischen Vorlesungen an der Universität Göttingen im April 1901. Preis: 60 Pf.
- Die Biogenhypothese.** Eine kritisch-experimentelle Studie über die Vorgänge in der lebendigen Substanz. 1903. Preis: 2 Mark 50 Pf. (z. Z. vergriffen.)
- Die Lokalisation der Atmung in der Zelle.** (Ernst Haeckel.) gr. 4^o. 1904. Preis: 2 Mark.
- Prinzipienfragen in der Naturwissenschaft.** 1905. Preis: 80 Pf. (z. Zt. vergriffen.)
- Die Frage nach den Grenzen der Erkenntnis.** Ein Vortrag. 1908. Preis: 80 Pf. (z. Zt. vergriffen.)
- Die Erforschung des Lebens.** Ein Vortrag. Zweite Aufl. 1911. Preis: 80 Pf.
- Die Entwicklung des menschlichen Geistes.** Ein Vortrag. Zweite Auflage. 1912. Preis: 1 Mark
- Frankfurter Zeitung v. 26. März 1911:
... großzügige meisterhaft durchgeführte resümierende Behandlung des gewaltigen herangezogenen Wissensstoffes. Diese ist, von hochragendem Gesichtspunkte aus, so meisterhaft durchgeführt, daß der Vortrag zutreffend als diejenige Schrift bezeichnet werden kann, in welcher der Werdegang menschlicher Kultur, bei völliger Wahrung historischer Treue und strikter Sachlichkeit, auf die kürzeste Form und zur äußersten Konzentration gebracht wurde. . . . Es ist unstreitig ein glänzender Essay, dessen Lektüre für jeden Gebildeten einen Hochgenuß bedeutet und kritisch veranlagten Köpfen reichliche Veranlassung zum Nachdenken bietet. Demjenigen Leser aber, welcher sich um eine wirklich großzügige Auffassung der Kulturgeschichte, zumal in ihren früheren, ungeschriebenen Phasen interessiert, muß dieser Vortrag geradezu als bahnbrechend bezeichnet werden. E. A. Göldi.
- Kausale und konditionale Weltanschauung.** 1912. Preis: 1 Mark.
- Es war die Absicht des Verfassers, die konditionale Betrachtungsweise der Dinge, die er seit einer Reihe von Jahren bei verschiedenen Gelegenheiten zum Ausdruck gebracht hat und deren Wert für die Behandlung der Probleme aller wissenschaftlichen Forschung allmählich immer schärfer hervorgetreten ist, einmal für sich besonders zu erörtern und zusammenfassend darzustellen, um vor allen Dingen an einer Reihe von fundamentalen Problemen der Weltanschauung zu zeigen, wie der Konditionismus, weit entfernt eine bloß äußerliche Darstellungsform zu sein, das gesamte Weltbild in tief eingreifender Weise bestimmt.
- Der in der Freien Studentenschaft und im Aerzteverein von Bonn wiederholt gehaltene Vortrag wird dazu beitragen, der konditionalen Weltbetrachtung zu den Anhängern, die sie sich auf verschiedenen Gebieten bereits erworben hat, neue Freunde zu gewinnen.
- Soeben erschienen:
- Die biologischen Grundlagen der Kulturpolitik.** Ein. Betrachtung zum Weltkriege. 1915. Preis: 1 Mark 20 Pf.

Narkose. Mit 2 Abbildungen im Text. 1912. Preis: 1 Mark.

Die vorliegende Schrift bildet den deutschen Text des Vortrages über Narkose, den Prof. Verworn auf Einladung der „Harvey Society“ in Newyork im Oktober 1911 gehalten hat. Sie enthält eine Zusammenfassung der Ergebnisse, die er seit 10 Jahren mit seinen Mitarbeitern in der Frage nach dem Mechanismus der Narkosewirkung auf experimentellem Wege gewonnen hat.

Physiologisches Praktikum für Mediziner. Zweite Auflage. Mit 141 Abbildungen im Text. 1912. Preis: 6 Mark, geb. 7 Mark.

Inhalt: 1. Allgemeine Physiologie. 2. Ernährung. 3. Atmung. 4. Blut. 5. Harn. 6. Wärme. 7. Bewegung. 8. Elektrizitätsproduktion. 9. Nervensystem. 10. Sinnesorgane. 11. Physiologische Apparate.

Schmidts Jahrbücher für die gesamte Medizin, Nov. 1912:

... Die Auswahl des Stoffes aus den verschiedenen Teilgebieten der Physiologie, wie sie der Verfasser getroffen, ist als sehr glücklich zu bezeichnen, keine Spezialrichtung wurde gegenüber der anderen irgendwie bevorzugt. Bei der für die Bedürfnisse des angehenden Mediziners fast erschöpfenden Reichhaltigkeit des Gebotenen kann das Buch jedem Studierenden nur aufs wärmste empfohlen werden. Dittler (Leipzig).

Erregung und Lähmung. Eine allgemeine Physiologie der Reizwirkungen. Mit 113 Abbildungen im Text. 1914. (X, 304 S. gr. 8^o.) Preis: 10 Mark, geb. 11 Mark.

Inhalt: Einleitung. — 1. Die Geschichte der Irreabilitätslehre. — 2. Der Begriff des Reizes. — 3. Die spezielle Charakteristik der Reize. — 4. Die allgemeinen Reizwirkungen. — 5. Die Analyse des Erregungsvorganges. — 6. Die Erregungsleitung. — 7. Refraktärstadium und Ermüdung. — 8. Die Interferenz von Reizwirkungen. — 9. Rhythmische Entladungen. — 10. Die Lähmungsvorgänge. — 11. Die spezifischen Leistungen der lebenden Systeme.

Münchener medizinische Wochenschrift, Nr. 18 vom 5. Mai 1914:

Der bekannte Bonner Physiologe gibt in diesem Buche eine Zusammenstellung der Arbeiten seines Laboratoriums aus den letzten Jahren. Wäre ein solches Unternehmen schon an und für sich des Dankes der Fachgenossen sicher, so ist das vorliegende Buch es in erhöhtem Maße, da es besonders die grundlegenden Gedanken betont, die die einzelnen Untersuchungen miteinander verbinden. Man erkennt aus dem Buche, wie bewundernswert es der Verf. verstanden hat, die Kräfte seines Laboratoriums zu fruchtbarer Arbeit zu verwenden. ... Für diejenigen, den die allgemeine Physiologie des Nervensystems interessiert, gibt das Buch eine vorzügliche Einführung in den heutigen Stand des Wissens. Paul Hoffmann-Würzburg.

Zur Psychologie der primitiven Kunst. Abdruck aus Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F., VI. Bd. Mit 35 Abbildungen im Text. 1908. Preis: 80 Pf.

Die Anfänge der Kunst. Ein Vortrag. Mit 3 Tafeln und 32 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Ideoplastische Kunst. Ein Vortrag. Mit 71 Abbildungen im Text. 1914. Preis: 1 Mark 50 Pf.

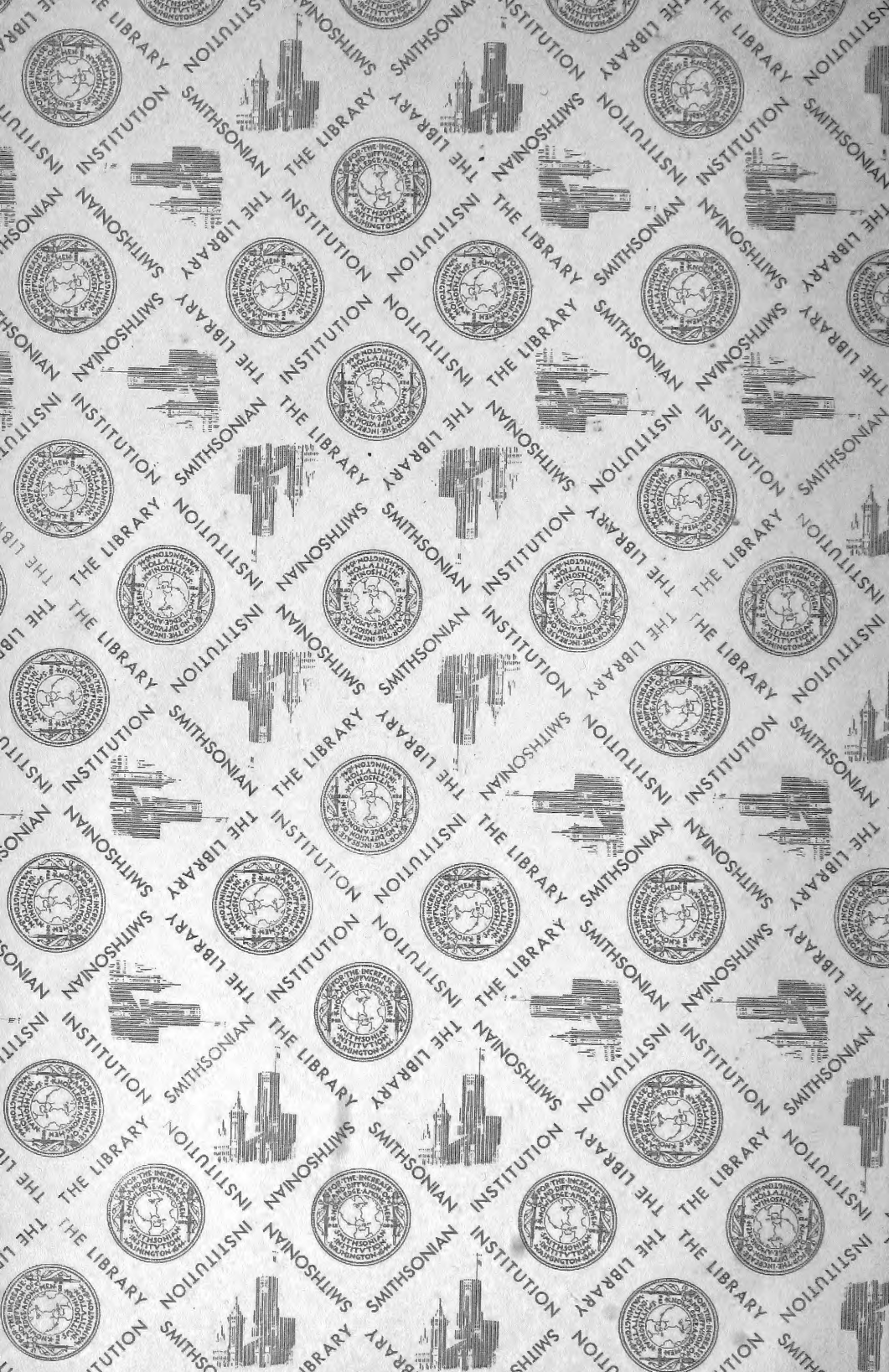
Auch die Kunst ist wie die Sprache, die Schrift usw. ein Ausdrucksmittel für geistige Vorgänge. Verfasser, der sich bereits mit der gleichen Materie in seinen beiden Vorträgen: „Zur Psychologie der primitiven Kunst“ und „Die Anfänge der Kunst“ beschäftigt hat, versucht hier an einer speziellen Richtung der bildenden Kunst, nämlich der von der Naturwahrheit abgewendeten Kunst, die in der prähistorischen Zeit sowohl wie in der geschichtlichen und in der Gegenwart (Expressionisten, Futuristen), bei Natur-sowohl wie Kulturvölkern, im jugendlichen Lebensalter sowohl wie beim Erwachsenen eine ungeheure Verbreitung hat, zu zeigen, wie scharf die Kunstproduktion die verborgensten Winkel des Empfindens, Denkens und Fühlens erleuchtet. Aus dem Vortrage, dessen Inhalt an einer großen Reihe von Abbildungen noch besonders veranschaulicht wird, dürften Künstler, Zeichner, Pädagogen und Psychologen manche brauchbare Anregung für ihren praktischen Beruf erschöpfen können.

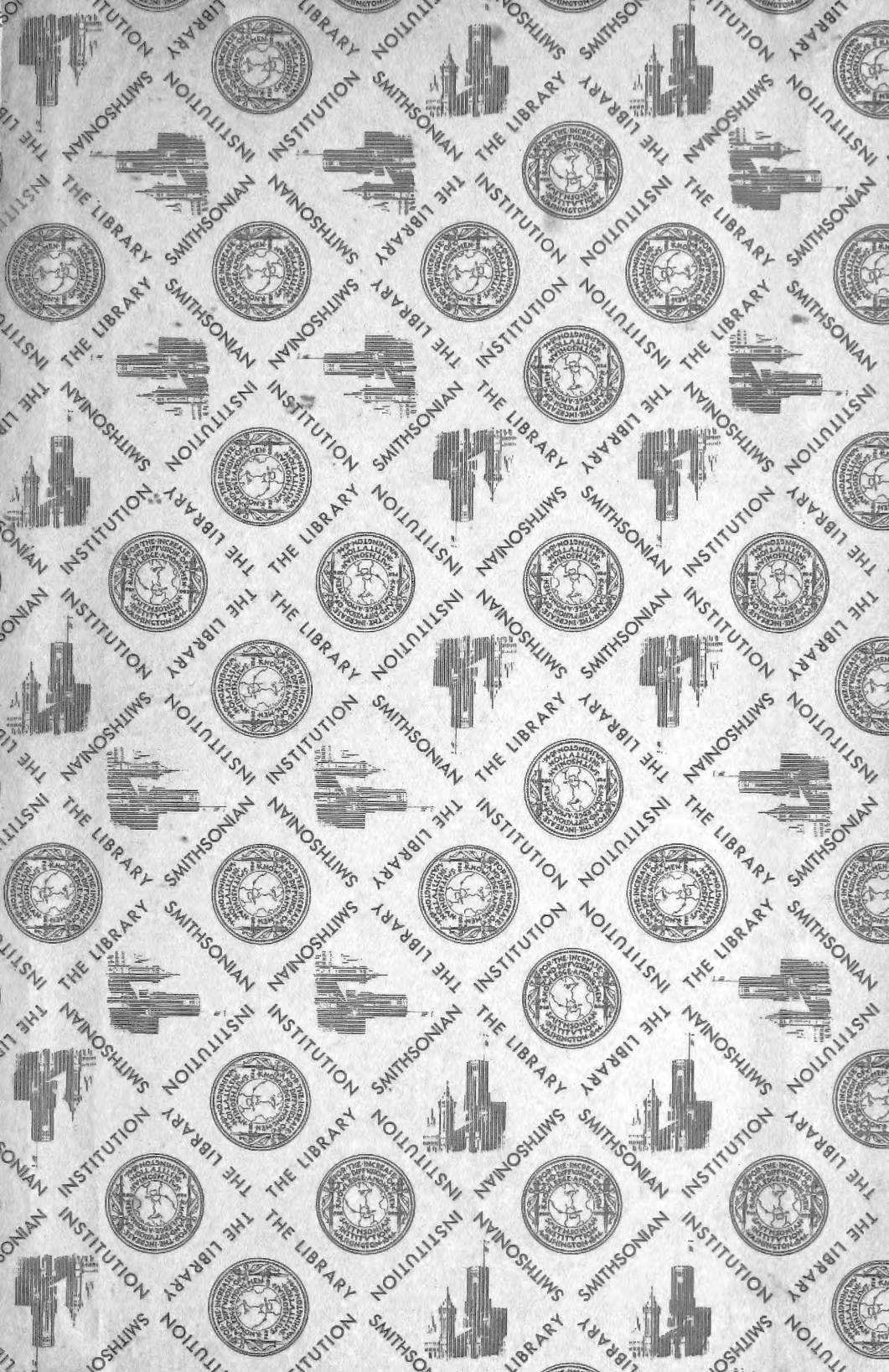
Beiträge zur Frage des naturwissenschaftlichen Unterrichts an den höheren Schulen. Von W. Detmer-Jena, H. Hertwig-München, M. Verworn-Göttingen, H. Wagner-Göttingen, J. Wagner-Leipzig, J. Walther-Jena. Gesammelt und herausgegeben von Max Verworn. 1904. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Diesem Heft liegt ein Prospekt bei vom Verlag Gustav Fischer in Jena betr. „Fritz Müller. Werke. Briefe u. Leben. Band I.“









SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 00805 1138