

Smith
38

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE
DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGLER
IN GIESSEN

DREIUNDDREISSIGSTER BAND

MIT 19 TAFELN UND 79 ABBILDUNGEN IM TEXT



226570

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1913

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 9. November 1912.)

	Seite
KOHN, F. G., Formenkonstanz ohne Reinzucht bei Haushunden. Mit Tafel 1	1
KARNY, H., Über die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren. Mit Tafel 2—3	27
DEMOLL, REINHARD, Über Geschlechtsbestimmung im allgemeinen und über die Bestimmung der primären Sexualcharaktere im besonderen. Mit Tafel 4—5 und 2 Abbildungen im Text. . .	40
JORDAN, HERMANN, Wie ziehen die Regenwürmer Blätter in ihre Röhren?	95
V. FRISCH, KARL, Sind die Fische farbenblind? Mit 2 Abbildungen im Text	107
BAUER, VICTOR, Zur Kenntnis der Lebensweise von <i>Pecten jacobaeus</i> L. Mit Tafel 6 und 5 Abbildungen im Text	127
V. FRISCH, KARL, Über die Farbenanpassung des <i>Crenilabrus</i> . .	150

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 27. Januar 1913.)

STEUDEL, ALBRECHT, Absorption und Secretion im Darm von Insecten. Mit Tafel 7—9 und 3 Abbildungen im Text	165
BROCHER, FRANK, Recherches sur la respiration des insectes aqua- tiques adultes. Avec 1 figure dans le texte	225
MENZEL, HEDWIG, Einfluß der äußeren Umgebung auf die Färbung der Schmetterlingspuppen (<i>Vanessa urticae</i>). Mit Tafel 10 und 3 Abbildungen im Text	235
FRANZ, V., Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche und ihre Rolle im Freileben der Tiere. Mit 1 Abbildung im Text	259

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 25. April 1913.)

v. KAULBERSZ, GEORG J., Biologische Beobachtungen an <i>Asellus aquaticus</i> . Mit Tafel 11—12 und 13 Abbildungen im Text	287
PLESSNER, HELMUTH, Untersuchungen über die Physiologie der Seesterne. I. Mit 7 Abbildungen im Text	361
HESS, C., Neue Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Mit 9 Abbildungen im Text	387

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 11. September 1913.)

v. BUDDENBROCK, W., Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere. Zweite Mitteilung. Mit 13 Abbildungen im Text	441
POLIMANTI, OSV., Contributi alla Fisiologia di <i>Maja verrucosa</i> M. EDW. II. Con Tavole 13—19 e 9 Figure nel testo	484
SCHWAN, ALBRECHT, Über die Funktion des Hexactinellidenskelets und seine Vergleichbarkeit mit dem Radiolarienskelet. Mit 11 Abbildungen im Text	603
ERHARD, H., Über die Quantitätsunterschiede zwischen der PFLÜGERschen und der BRÜCKE-KÜLZ'schen Glykogen-Bestimmungsmethode	617

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE
DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

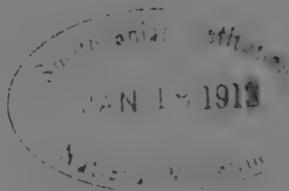
VON

PROF. DR. J. W. SPENGLER
IN GIESSEN

DREIUNDDREISSIGSTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 6 TAFELN UND 9 ABBILDUNGEN IM TEXT



J E N A

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1912

Inhaltsübersicht.

	Seite
KOHN, F. G., Formenkonstanz ohne Reinzucht bei Haushunden. Mit Tafel 1	1
KARNY, H., Über die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren. Mit Tafel 2--3	27
DEMOLL, REINHARD, Über Geschlechtsbestimmung im allgemeinen und über die Bestimmung der primären Sexualcharaktere im besonderen. Mit Tafel 4—5 und 2 Abbildungen im Text . .	40
JORDAN, HERMANN, Wie ziehen die Regenwürmer Blätter in ihre Röhren?	95
V. FRISCH, KARL, Sind die Fische farbenblind? Mit 2 Abbildungen im Text	107
BAUER, VICTOR, Zur Kenntnis der Lebensweise von Peetenjacobaeus L. Mit Tafel 6 und 5 Abbildungen im Text	127
V. FRISCH, KARL, Über die Farbanpassung des Crenilabrus . .	150

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Anthropogenie

oder

Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Keimes- und Stammesgeschichte

von
Ernst Haeckel.

Sechste verbesserte Auflage.

Zwei Teile.

Erster Teil: Keimesgeschichte oder Ontogenie.

Zweiter Teil: Stammesgeschichte oder Phylogenie.

Mit 30 Tafeln, 512 Textfiguren und 52 genetischen Tabellen.

(XXVIII, VIII u. 992 S.)

In zwei Leinenbänden M. 20.—, in zwei Halbfranzbränden M. 24.—.

Haeckels Anthropogenie bedarf keiner weiteren Empfehlung. Seit seinem ersten Erscheinen im Jahre 1877 hat sich das Werk alle Kreise der naturwissenschaftlich Interessierten erobert und hat Tausende davon überzeugt, daß eine „allgemeine Bildung“ heutzutage nicht mehr möglich ist ohne ein gewisses Maß von biologischen und anthropologischen Kenntnissen.

(Archiv f. Rassen- u. Gesellschafts-Biologie.)

„. . . Auch die neue Auflage wird, wie die vorigen, der entwicklungsgeschichtlichen Forschung das Interesse weiter Kreise und zahlreiche neue begeisterte Jünger gewinnen; . . . (Naturwissenschaftliche Rundschau.)“

Es ist dieses eigenartige Werk seit 30 Jahren das einzige geblieben, das die Entstehungsgeschichte des Menschen im ganzen Umfange behandelt. . . . schließe ich gern mit dem Bekenntnis, daß ich Haeckels Anthropogenie, die ich seit der ersten Auflage kenne, wieder „mit vielem Anteil und zu meiner Belehrung durchgelesen habe“. Das Werk wird sich wieder zahlreiche Freunde erwerben durch seinen Tatsachenreichtum und durch die Festigkeit seines unbedingten naturwissenschaftlichen Standpunktes.

(„Globus“.)

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Formenkonstanz ohne Reinzucht bei Haushunden.

Von

Dr. F. G. Kohn.

Mit Tafel 1.

Will jemand nachweisen, daß trotz der umfangreichen Literatur über Hunderassen, trotz der Beschreibung Hunderter von Formen in Werken wie BECKMANN, STREBEL, BYLANDT ein Ausbau des Themas von zoologischer Seite noch Bedürfnis ist, so hat er erstens die historischen Elemente der heute sehr einheitlichen Literatur zu sondern und zweitens die moderne Tendenz derselben zu analysieren, die von der der zoologischen Systematik wesentlich abweicht.

Die älteren Werke über Hunde verdanken wir meist Jagdschriftstellern; deren Rassebezeichnungen sind oft Gebrauchsnamen, die von vornherein keinen morphologischen Varietäten gelten müssen, wie Saufinder, Bullenbeißer, Schweißhund, Bloodhound, Setter, Foxhound, Terrier, Chien courant, Chien d'arrêt, Segugio. Noch DIETRICH A. D. WINKELL (zitiert nach HORN) zeigt bei Besprechung des Schweißhundes Anklänge an diese Auffassung: „Fast unter jeder Art von Hunden gibt es solche, die von Natur gern auf den Schweiß arbeiten.“ Manche geographische Bezeichnungen „englischer Hund“, „irischer Hetzhund“ scheinen nicht viel mehr als schmückende Beiwörter gewesen zu sein. Aus dem Wunsche, den modernen Rassen ein hohes Alter zuzuschreiben, wird vielfach in der Ausnützung dieser Vokabeln zu wenig vorsichtig vorgegangen. Wer z. B. die Publikation des St. Bernhardsklubs über den

Bernhardiner liest, kann nicht vermuten, daß noch 1877 nicht nur in dem tendenziösen Werk von LUNZE, sondern auch bei vielen seiner Zeitgenossen, z. B. HORN, STRICH-CHAPPELL, nicht nur Bernhardiner und Leonberger, sondern auch Bernhardiner und Neufundländer als nahezu identisch behandelt werden.

Verlässlichere Resultate gibt die Vergleichung alter Abbildungen, obwohl deren Naturtreue häufig viel zu wünschen übrig läßt. Aus der Vergleichung der vier Reproduktionen von Ur-Abbildungen bei HILZHEIMER, also Zeichnungen, die eine konstante Wildform darstellen sollen, läßt sich die Schwierigkeit der Erzielung richtiger Resultate aus diesen Quellen abschätzen. Die Tafeln in BUFFON oder REICHENBACH geben genug Rätsel auf.

Wenig segensreich ist der Einfluß der älteren wissenschaftlichen Zoologie, die im Haustier schon lange vor dem Sieg der Deszendenzlehre einen Gegenstand zu wüsten phylogenetischen Spekulationen fand. Pfadfinder dieser Richtung war BUFFON, der schon im 18. Jahrhundert seine Anschauungen über Stammformen, klimatische Grundrassen, einfache und doppelte Blendlinge in einer historisch wichtigen graphischen Darstellung, einer Art Stammtafel, darlegt. Spitz und Schäferhund hat er als ursprünglich erkannt, die südliche Heimat der Windhunde vermutet. Neben so weitblickenden Anschauungen stehen aber willkürliche Annahmen, der kleine Pudel sei ein Blendling des großen Pudels mit dem spanischen Wachtelhund, der kalabrische Hund ein Blendling des großen dänischen Hundes mit dem spanischen Wachtelhund usw. Das Extrem dieser phantastischen Richtung ist die groß angelegte Arbeit von FITZINGER (das 1876 in Buchform erschienene Werk desselben Autors ist nur die Umschreibung der zitierten Arbeit, um wenigstens wertvoller durch beigegebene Illustrationen), der nicht nur jede bestehende Mittelform aus der Kreuzung zweier Extreme ableitete, sondern scheinbar sogar, wo es passend schien, Mittelformen konstruierte und benannte. Neben 7 Stammformen kennt FITZINGER einfache, doppelte und dreifache Bastarde. Typisch sind die 12 Dachshundarten, bei denen er zur Erklärung einfacher Farbenvarietäten Kreuzungen mit Dogge und Tigerhund heranzieht. Identifizierungen des Zigeunerhundes, Heidenhundes, Dachsspitz und ähnlicher sind heute unmöglich. Trotzdem sind seine Anschauungen in moderne Werke durchgesickert. So referiert BREHM, der dänische Hund gelte als Blendling von Bullenbeißer und Windhund, der Otterhund als Kreuzung von Spießhund und Zottelpinscher. Die Ansicht, der Bullterrier entstamme einer

Bulldog-Terrier-Kreuzung, gegen die Neuere wohl mit Recht Stellung nehmen, finde ich bei BREHM, STRICH-CHAPELL, NOLDE, KRICHLER, BECKMANN, ILGNER (1902), BERGMILLER (1909). Eine sachliche Begründung ist nur bei BECKMANN schüchtern versucht. (Den Namen Bullterrier gebraucht FITZINGER selbst für seinen Bulldogdachs, dessen Beschreibung etwas an den modernen französischen Bulldog erinnert.)

Die neuere zoologische Richtung beschäftigt sich mehr mit prähistorisch-archäologischen Fragen und hat die Abstammung älterer Hunderassen weitgehend geklärt. Ich verweise auf RÜTIMEYER, JEITTELES, STUDER. Wenn sie jedoch, wie KELLER und WILCKENS es tun, extreme Kulturformen, z. B. den japanischen Tschin, auf eine bestimmte Wildform zurückführen will, so scheint sie bei der großen Habitusähnlichkeit der in Betracht kommenden wilden Caniden sich auch auf das Gebiet des Unbeweisbaren zu verirren.

Veterinär-anatomen haben für die Rassenlehre des Hundes nicht viel geleistet. ELLENBERGER u. BAUM besprechen an einem kleineren Musealmaterial, bei dem authentische Abstammung von reinrassigen Tieren nicht einmal gesichert scheint, Skeletunterschiede. Nur so erkläre ich mir, daß z. B. der von ihnen abgebildete Dachshundschädel dem Typus des modernen Dachshundes so wenig ähnelt. Die Angabe des Textes, daß dem Dachshund die Crista sagittalis fehle, kann ich nach Untersuchung eines sicheren Rasseschädels mit scharfer Crista keineswegs allgemein gelten lassen. Verlässlicher ist das Material von SCHMIDT. Schöne Tafeln, die weitere vergleichend anatomische Auswertung wünschen lassen, finden wir bei PÖTTING.

Eine zusammenhängende, kritische Darstellung des rassenanatomischen Materials ist mir nicht bekannt.

Zu diesen Elementen — das anatomische wird aus begreiflichen Gründen minder beachtet — fügt die Kynologie ihre Rassebeschreibungen. Diese sind jedoch keine Beschreibungen im gewöhnlichem Sinne, sondern meist die von der 1880 in Hannover konstituierten „Delegiertenkommission kynologischer Vereine“ für Preisrichter zusammengestellten Richtlinien zur Beurteilung, die sogenannten „offiziellen Rassekennzeichen“, und betonen daher gewünschte Charaktere der Rassen ohne Rücksicht auf deren wirkliches, allgemeines Vorhandensein. Ich gebe als Beispiel für die nur bedingte systematische Verwendbarkeit dieser Normen einiges dort über den Dalmatiner Gesagte: „Die Größe: Rüden 25, Hündinnen 22,5 kg Gewicht“ ist ein zu scharf

formulierter, rein theoretischer Mittelwert. Die Ohren des Dalmatiners, für die eine gute Zeichnung gewünscht wird, sind in Wirklichkeit in sehr vielen Fällen einfach dunkel, wie viele Abbildungen bei BYLANDT zeigen. Wo in diesem Werke gefleckte Ohren abgebildet sind, erkennt man leicht, daß sie idealisierten Bildern, nicht glaubhaften photographischen Kopien angehören. Auch finden sich Abbildungen preisgekrönter Hunde mit rein weißen Ruten, während die Rute „viel und regelmäßig gefleckt“ gewünscht wird. Ebenso ist die Ähnlichkeit mit dem Pointer „in den äußeren Umrissen, der Figur und der Größe“ mehr Wunsch als Wirklichkeit und kommt demnach auf den Gemäldereproduktionen weit mehr zum Ausdruck als auf photographischen. Aus dem Zweck dieser Beschreibungen folgt auch, daß Eigenschaften, die für jeden Hund ohne Unterschied der Rasse erwünscht sind, also mit der Rassebeschreibung nichts zu tun haben, in jeder solchen Beschreibung wiederholt werden, tiefe Brust, schräge Schultern usw., was den Systematiker zunächst verwirren muß. Diese offiziellen Rassekennzeichen sind eben, wissenschaftlich betrachtet, zu enge Begriffe. So gibt es in unseren Werken nur weiße, schwarze und graue Spitze, während die beiden ersteren faktisch durch eine lückenlose Übergangsreihe verbunden sind, die über ein fuchsiges Rot leitet. Auch ausstellungsfähige schwarze Spitze zeigen temporär, schlechte permanent rote Haarspitzen. Daher sind zimmtrote Exemplare, die, wie ich betone, vom Tschau zu unterscheiden sind, den schwarzen verwandtschaftlich nahestehend. An die rote Varietät schließt sich eine dunkler und eine blasser gelbe, bei weiterer Farbstoffreduktion eine weiße mit blaß rotgelbem Anflug an einzelnen Körperstellen, z. B. zwischen den Schulterblättern. Schließlich bleibt vielen weißen Spitzen der ungerne gesehene gelbliche Stich.

Wichtig ist zu betonen, daß die kynologische Systematik nicht das gesamte vorhandene Material umfaßt, sondern nur die beliebten, gezüchteten Formen herausgreift, von Naturrassen aber meist nur Notiz nimmt, wenn sie durch exotische Herkunft Raritätswert haben. Vgl. BYLANDT, Beschreibung des Chihuahua, des Bunjarahundes und der Laiki. Die Beachtung heimischer Lokalformen, wie des Rottweilers und des Appenzeller Sennenhundes, gehört unter die Ausnahmen. Aus dieser Unvollständigkeit der Beobachtung resultiert die Möglichkeit des plötzlichen Bekanntwerdens einer neuen, in Deutschland autochthonen Hunderasse, des Dobermannpinschers, noch zu unserer

Zeit, von dessen Geschichte nicht viel mehr bekannt ist, als daß ihn ein Züchter namens DOBERMANN in den Handel brachte (STREBEL). Selten wird das Vorhandensein eines solchen unbeschriebenen Restbestandes in kynologischen Schriften angedeutet (STRÖSE). Dagegen findet sich für den Paläontologen gelegentlich die Nötigung, auf dieselben hinzuweisen. Diesbezügliche Andeutungen, auf die ich unten zurückkomme, finden sich bei RÜTIMEYER und JEITTELES.

Bei der unbeschränkten Möglichkeit sexueller Vermischungen, die auch nicht durch etwa auf die eigene Rasse beschränkte Geschmacksrichtung der Hunde bei der Paarung beschränkt wird, sollte die Masse der sog. rasselosen Hunde Mischcharaktere mehrerer Rassen zeigen. Dieser Voraussetzung entsprechende Exemplare bilden aber im Wiener rasselosen Material, der Basis der folgenden Untersuchungen, nur etwa ein Drittel. Bei den restlichen zwei Dritteln lassen sich wohl teilweise Kennzeichen einer Rasse erkennen, doch kombiniert mit Merkmalen, die nicht auf Kreuzung mit einer unserer Kulturrassen hinweisen.

So gibt es Hunde, die im ganzen, vor allem in der Größe, das Gepräge der Deutschen Dogge tragen, sich von derselben aber, abgesehen von dem plumperen Körperbau und dem kürzer und dicker erscheinenden, von loserer Haut, die die Andeutung einer Wamme bildet, umgebenen Hals, durch etwas abweichende Kopfbildung unterscheidet. Entscheidender als die größere Breite in der Stirnpartie ist die mehr zugespitzte Schnauze und der Mangel jener seitlich den Unterkiefer deckenden Oberlippenpartien, die das charakteristische Profil des Doggenkopfes bestimmen. Dazu kommt häufig eine Bürstenrute, das ist eine etwas längere Behaarung an der Unterseite des Schweifes, die, bei kurzhaarigen Hunden mit größerem Haarkleid häufig, wohl als Rest der buschigen Behaarung der Rute sämtlicher Wildhunde aufzufassen ist, und bei Doggen nicht gezüchtete Farben z. B. braungelb, eine Färbung, auf deren Bedeutung später eingegangen wird. Obgleich diese weitverbreitete Hundeform nicht unter die deutsche Dogge zu subsumieren ist, kann man sie nicht als Kreuzung bezeichnen. Da bei uns der große dänische Hund und der Mastiff so gut wie gar keine Rolle spielen, käme für eine Kreuzung fast nur der stockhaarige Bernhardiner in Betracht, dessen infantile Kopfbildung aber zu ganz entgegengesetzten Mischformen leitet. Dagegen kennen wir sowohl die mäßig zugespitzte Schnauze, die breitere Stirn wie die lockere Halshaut von wilden Caniden,

vor allem dem Wolfe, der hier bei einer *inostranzewi*-Form (STUDER) das naturgemäße Vergleichsobjekt ist. Wir können diese Hunde also, gleichgültig ob sie als Rückschläge oder als wenig differenziertes Stammaterial zu gelten haben, als *inostranzewi*-Doggen auffassen. Nach den Abbildungen BYLANDT'S wäre vielleicht in ähnlicher Weise der Appenzeller Sennenhund als ein nicht auf Größe gezüchteter *inostranzewi*-Bernhardiner zu deuten. Auf weitere Übergangsglieder von Kulturrassen zu Primitivformen, deren sich noch mehrere kennzeichnen ließen, wird hier nicht eingegangen.

Bei einem nicht geringen Teil des rasselosen Materials ist aber eine Anlehnung an eine heimische Spezialrasse trotz augenfälliger Formeneinheitlichkeit unmöglich. Hierher gehört eine kleinere, mitunter an der Grenze des Zwergwuchses stehende, langhaarige Hundeform, die in Wien häufig — von 1000 Hunden wurden 32 der fraglichen Form zugerechnet — zur Beobachtung gelangt. Bei typischen Exemplaren ist der Kopf charakterisiert durch stark gerundete Schädelkapsel, deutlich abgesetzte, spitze und feine Schnauze, ziemlich große Augen und häufig wie beim Foxterrier nach vorn überhängende Ohren, welche gelegentlich aber etwas mehr abstehen als bei der genannten Rasse. Der Hals wird meist erhoben getragen. Der Brustkorb ist in der Regel schmal, der Bauch aufgezogen. Der Rumpf ist meist ziemlich lang. Die Rute besitzt oft eine unverhältnismäßige Länge und wird im Bogen getragen, keineswegs aber wie beim Spitz über den Rücken gebogen. Kurzbeinige Formen sind häufiger als etwas hochläufige. Man findet aber nicht selten gröber oder plumper gebaute Exemplare, die im Körperbau der unten zu beschreibenden kurzhaarigen Form nahe kommen. Typisch ist die Behaarung. Das seidige Langhaar liegt dem Körper ziemlich glatt an, zeigt aber auffällige Wirbel und Haarleisten, sog. Federbildung, an den Ohren, der Brust- und Bauchunterseite, der Hinterfläche der Vorderläufe, um die Anldrüsen, ferner eine reiche Fahne an der Rute. Die stets lebhaftere Färbung wechselt. Black and tan (schwarz mit gelbbraunen Marken), schwarz oder braun (letzteres von der Farbe des langhaarigen Vorstehhundes) mit weißen Abzeichen, endlich weiß mit braunen oder schwarzen Flecken sind nicht selten. Diese Hunde werden von unseren Hundefreunden weder gezogen noch benannt. Dagegen ist eine ausländische Rasse, die mir, da sie auf unseren Ausstellungen so gut wie gar keine Rolle spielt, fast nur aus BYLANDT bekannt ist, von dem beschriebenen Typus fast nur durch extremen Zwergwuchs zu unterscheiden, näm-

lich der Epagneul papillon der romanischen Länder. Eigentümlich ist, daß sich als Volksname für diese Formen neben dem nach Form und Behaarung ganz unzutreffenden Terminus „Spitz“ noch der Name „Wachtelhund“ vorfindet. In der Literatur finde ich eine Andeutung, die auf diesen Hundetyp zu passen scheint. Einen „Wachtelhund“ bringt RÜTIMEYER in nahe Beziehung zum Torfhund. Man kann von einem Forscher mit dem anatomischen Scharfblick RÜTIMEYER'S nicht annehmen, daß er *intermedius*-Formen (STUDER), wie sie die heute als deutscher Wachtelhund bezeichnete Rasse und ihre englischen Vertreter, die Spaniels, noch weniger, daß er die Wachtelhündchen, die bulldogähnlich brachycephalen Zwergspaniels, dem Torfhund nahestellt habe. Man wird vielleicht nicht fehlgreifen, in oben beschriebener Form diesen RÜTIMEYER-Wachtelhund wiederzuerkennen, wenn man einerseits die wirkliche Ähnlichkeit des Schädelbaues dieser Hunde mit dem Torfspitz, andererseits den Wachtelhundbegriff der Zeit RÜTIMEYER'S, wie wir ihn bei FITZINGER kennen lernen, in Rechnung zieht. Dort finden wir die unglückselige Zusammenfassung einer Seiden- oder Wachtelhundgruppe (*Canis familiaris extrarius*), die auf Grund der langen seidenartigen Behaarung nicht nur Spaniels und Zwergspaniels, sondern auch Bernhardiner, Neufundländer, Pudel und Zwergpinsch vereinigt. Dem Haar nach schließt sich hier der Epagneul papillon, der sicher nicht wegen der Verwandtschaft mit dem Epagneul d'arrêt, einer Jagdhundform, sondern wegen des Haares seinen Namen erhalten hat, und ebenso unsere Form an, obwohl keine von beiden nach den alten Rassebeschreibungen kenntlich ist. Zwar ließe sich auch aus den Abbildungen des großen Wachtelhundes und des spanischen Wachtelhundes bei REICHENBACH eine solche Verwandtschaft ableiten; doch sind REICHENBACH'S Illustrationen zu willkürlich, um ohne Bedenken verwendet zu werden. Die moderne Nomenklatur beschränkte den Namen Wachtelhund wieder auf die jagdlich entsprechend verwendeten Rassen und ihre wahrscheinlichen Zwergformen. Wollte man ihn für die beschriebene Form beibehalten, so wäre eine nähere Bestimmung gegenüber der alten, deutschen Jagdrasse, etwa die Bezeichnung RÜTIMEYER-Wachtelhund, geboten.

Eine analoge, kurzhaarige Form, für deren relative Formenkonstanz, Variationsbreite und Verbreitungsgebiet ich etwas mehr Material zusammengetragen habe, will ich vorläufig mit dem Namen öster-

reichischer Landhund bezeichnen¹⁾, eine Benennung, die, wie aus folgender Tabelle ersichtlich, durch ihre große Verbreitung auf österreichischem Boden gerechtfertigt wird. Diese Tabelle erhebt, da sie nur persönliche Beobachtungen weniger Jahre umfaßt, keineswegs Anspruch auf Vollständigkeit. Es sind darin nur typische Exemplare gezählt und die zahlreichen dem Typus nur nahestehenden, z. B. etwas größeren Exemplare weggelassen. Die Tabelle ist aus Notizen über 1000, in unmittelbarer Reihenfolge in Wien beobachtete Hunde und fast das ganze, seit 4 Jahren auf Reisen gesehene Hundematerial zusammengestellt. Wo nur kleine Zahlen zur Verfügung stehen, ist selbstverständlich nur ein positives Resultat entscheidend.

Verbreitungsgebiet	Zahl der beobachteten Hunde	Zahl der beobachteten Landhunde		Anmerkung
		absolut	in %	
Wien	1000	42	4,2	Davon entfallen auf: Wiental 4, Marchfeld 7, südlicher Wienerwald 4, Waldviertel 3, Scheibbs Umgebung 3
Nieder-Österreich (Land)	276	21	7,6	
Ober-Österreich	6	—	—	Nach Dr. HAUCK sehr verbreitet
Bayern	20	—	—	Gegend von Passau
Böhmen	265	12	4,5	Davon 7 auf den südlichen Böhmerwald entfallend, Beobachtungsmaterial 45 Hunde, also 15,6%, 5 aus dem Egerland, Material 222, also nur 2,3%
Ungarn	10	—	—	Nach Dr. HAUCK sehr verbreitet
Steiermark	4	—	—	
Kärnten	59	4	6,8	Gegend von Villach
Küstenland	24	1	4,2	Görz
Kroatien	74	13	17,6	Die Küstengegenden
Dalmatien	53	5	9,4	Knin-Spalato
Summa	1791	98	5,5	

1) Dieser Name hat sich bei wiederholten Besprechungen des Gegenstandes mit Herrn Dr. E. HAUCK als kurze Bezeichnung des Typus fast von selbst eingeführt. Herr Dr. HAUCK, dessen reichen Erfahrungen als Züchter und Beobachter des Hundes ich in jahrelangem, engeren Verkehr so viel Förderung danke, daß es mir heute unmöglich ist, bei den hier niedergelegten Ansichten, mein geistiges Eigentum rein abzugrenzen, ist diese Form längst bekannt.

Bei Benutzung der ergänzenden Mitteilungen des Herrn Dr. HAUCK läßt sich also feststellen, daß der Typus von Süd-Böhmen bis Dalmatien einen recht wesentlichen Teil der Gesamtzahl der Hunde einnimmt und nur in Nord-Böhmen etwas zurücktritt.

Als auffälligstes Merkmal ist hier das Haarkleid voranzustellen. Bei 90 % des beobachteten Materials war die Grundfarbe gelbbraun in verschiedenen Schattierungen. Die gewöhnlichste Nuance ist ein liches Semmelbraun mit lebhafterem Ton am Rücken. Die kürzeren Haare der Nasengegend und der Ohren sind dunkler behaart, die Iris gelbbraun. Nicht selten zeigen auch sonst einfarbige Hunde einen schwärzlichen Ring an der Schweifwurzel, ein Zeichen, das auch bei anderen glatthaarigen Hunden derselben Farbe, Dachshunden, den oben erwähnten doggenartigen Hunden, angetroffen wird und an lokalisierte Schattierungen wilder Caniden erinnert. Manchmal findet man reichlichere Einmischung schwarzer Haare im Gesicht und als eine Art Sattel am Rücken. Die Gesamtfarbe solcher Hunde ist dann mehr graubraun. Eine Beschränkung der dunklen Haare auf das Gesicht erinnert etwas an die Mopsmaske. Andererseits kann die Färbung lebhafter werden, braunrot wie die roten Dachshunde, oder seltener zur Sandfarbe der Windhunde abblassen. Eine zweite Farbe, die man bei der Form nach zweifellos hierher gehörigen Stücken antrifft, ist glattes Schwarz, zum Unterschied von den Rattlern, ohne gelbe Marken. Oft bekommt die schwarze Grundfarbe durch eingestreute rote Haare einen rötlichen Schimmer. Abzeichen von weißer Farbe sind bei Hunden beider Grundfarben nicht selten; immerhin aber sind über 50 % der Hunde ganz einfarbig, und in vielen anderen Fällen sind die Abzeichen beschränkt. Am häufigsten ist der weiße Kehllatz. Außerdem kommen mandelförmige weiße Flecken an der Stirn, ausgedehntere Zeichen am Vorderkopf und verschieden hoch emporgreifende, meist unsymmetrische Abzeichen an den Extremitäten vor. Seniles Erbleichen der Gesichtshaare ist häufig.

Das Haarkleid ist durchweg kurz, und anliegend mit scharfer Betonung der Haarwirbel, besonders des herzförmigen Halswirbels, dessen Form allerdings variiert. Bezüglich des allgemeinen Verlaufes der Wirbel brauche ich nur auf die mustergültige Beschreibung der Haarwirbel des Hundes bei KIDD zu verweisen, wo auch eine angemessene Begründung des Wirbelverlaufes versucht wird. Die hügel-förmigen Tastwarzen in der Massetergegend sind gleichfalls gut ausgesprochen.

Tabelle I. Messungen

Tz. = Tasterzirkelmaß.

	I ♂ 8jährig. Etwas niedrige Extremi- täten. Struma	II ♂ Alt. Kurz- köpfig	III ♂ Jünger. Einige Maße weg- gelassen wegen Kopf- wunde	VI ♂ Abge- magert	V ♀ Alt. Gravid.
Kopflänge Tz.	12,2	11,4	[14 B.]	[14,8 B.]	12,5
Nasenlänge B.	5,0	3,5	5,0	5,0	5,0
Innerer Augenwinkelabstand B.	4,0	3,4	4,5	3,4	3,2
Breite der Nase (Distanz der oberen Canini) Tz.	4,0	2,8	4,0	3,3	3,9
Breite der Backe (unten am vorderen Masseterrand) Tz.	4,8	6,4?	—	4,2	5,6
Stirnbreite (Kiefergelenkab- stand) Tz.	9,0	8,6	—	8,1	8,0
Tiefe der Schnauze Tz.	4,0	4,8	4,0	4,0	4,0
Länge der Ohren B.	7,5	8,0	7,0	6,3	5,5
Breite der Ohren B.	3,2	5,0	3,4	5,0	3,0
Schädellänge B.	8,0	8,5	8,6	9,8	9,5
Schnauzenumfang B.	13,0	14,0	13,8	12,0	15,0
Kopfumfang B.	25,0	29,5	—	25,0	28,0
Halslänge oben Tz.	9,5	[12,0 B.]	7,0	11,0	10,0
Halslänge unten Tz.	10,2	[9,4 B.]	10,0	10,0	8,5
Halsumfang B.	35,0	27,0	28,0	21,0	24,7
Oberer Rumpflänge B.	22,0	32,0	39,0	31,0	35,2
Rutenlänge B.	19,0	17,0	19,0	19,0	19,0
Schulterlänge B.	11,2	12,0	11,0	12,5	11,0
Oberarmlänge B.	8,0	11,0	10,0	11,0	10,2
Unterarmlänge B.	7,5	11,8	12,0	11,0	10,2
Ellbogenhöhe B.	13,0	17,0	17,0	16,5	17,0
Sprunggelenk-Zehenspitze B.	8,8	11,0	11,5	11,5	11,8
Unterschenkellänge B.	10,0	13,0	11,0	11,0	13,0
Brusttiefe Tz.	14,0	14,0	14,5	14,0	15,2
Brustbreite hinter den Ell- bogen Tz.	10,8	12,0	11,0	7,1	10,1
Flankentiefe Tz.	15,0	13,0	11,8	11,8	—
Brustumfang B.	43,0	44,0	41,4	35,0	—
Widerristhöhe B.	33,0	31,0	34,0	32,0	34,0
Körperlänge B.	63,5	73,0	91,0	77,5	66,7
Zahl der in die Mittelstrecke fallenden Maße	16	13	16	17	16
Zahl der Extremmaße	12	9	8	9	6

Während in der Beschreibung von Farbe und Haar leicht ein exakter Maßstab für vorhandene Einheitlichkeit gewonnen werden kann, ist dies bei der Formenbeschreibung weniger der Fall, weil

an 10 Hunden in cm.

B. = Bandmaß.

VI ♀ Alt. Kupierte Rute	VII ♀ Alt. Fett- leibig	VIII ♀ 1jährig. Schwarz.	IX ♀ 9jährig. Unver- hältniß- mäßiger Bauch- umfang wegen Pyometra	X ♀ 12jährig. Kurz- köpfig	Mittelzahl. Halbierungspunkt jener 1 cm-Strecke, in die die meisten Messungen fallen	Übereinstimmungs- ziffer. Zahl der Messungen, die in die in voriger Rubrik genannte Strecke fallen
12,7	12,3	12,1	14,0	11,0	12,5	5
5,3	4,1	5,0	5,0	3,3	5,0	7
3,5	4,3	3,4	4,5	3,0	3,5	7
3,5	3,1	3,7	3,8	3,8	3,5	9
4,8	4,8	5,2	5,8	4,8	5,3	7
8,0	7,2	7,8	9,2	8,5	8,3	6
3,6	4,2	4,3	5,2	4,5	4,5	8
7,5	8,0	6,0	7,0	6,5	7,5	6
3,5	5,0	5,0	5,8	4,0	4,5	5
7,8	8,0	9,0	10,5	10,0	8,5	5
—	16,0	12,0	14,0	13,0	13,5	5
26,5	26,0	25,0	28,5	29,0	25,5	4
10,2	6,8	10,2	10,0	[7,5 B.]	10,0	5
9,9	6,1	10,2	9,0	[9,0 B.]	9,5	6
23,0	25,5	25,0	25,0	38,0	25,0	4
44,0	36,0	36,0	28,5	34,0	35,5	3
17,0	—	18,0	17,0	14,0	18,5	5
10,5	13,5	13,0	10,0	11,0	11,0	5
10,0	9,0	9,0	10,0	10,0	10,5	7
10,8	10,0	11,0	11,0	11,5	11,0	5
15,0	16,0	17,0	17,0	17,0	16,5	8
11,0	11,0	9,0	12,0	11,0	11,5	8
10,5	11,5	12,0	12,0	12,0	11,5	6
14,0	13,8	13,7	14,7	13,5	14,0	8
13,0	10,0	10,0	—	11,1	10,5	5
14,8	14,8	12,0	12,8	13,5	12,3	4
44,0	52,0	46,0	47,0	45,0	44,5	3
32,0	32,0	32,0	36,0	32,0	32,5	6
76,0	—	78,0	75,0	68,5	75,5	2
17	16	21	16	17		
5	6	4	10	7		

einerseits die Terminologie hier eine wenig scharfe Umgrenzung gestattet, andererseits die aus subjektivem Ermessen sich ergebenden Fehlerquellen nicht zu umgehen sind. Daher muß hier im Maße

Tabelle II. Dieselben Maße in

	I	II	III	IV	V
Kopflänge	36,9	36,8	—	—	36,8
Nasenlänge	15,1	11,3	14,7	15,6	14,7
Innerer Augenwinkelabstand	12,1	10,9	13,2	10,6	9,4
Breite der Nase	12,1	9,0	11,8	10,3	11,5
Breite der Backe	14,5	20,6 [?]	—	13,1	16,5
Breite der Stirn	27,2	27,7	—	25,3	23,6
Tiefe der Schnauze	12,1	15,5	11,8	12,5	11,8
Länge der Ohren	22,7	25,8	20,6	19,7	16,2
Breite der Ohren	9,7	16,1	10,0	15,6	8,8
Schädellänge	24,2	27,4	25,3	30,6	27,9
Schnauzenumfang	39,4	45,1	40,6	37,5	44,1
Kopfumfang	75,8	95,1	—	78,1	82,4
Halslänge oben	28,8	—	20,6	34,4	29,4
Halslänge unten	30,9	—	29,4	31,2	25,0
Halsumfang	106,0	87,1	82,4	65,6	72,7
Obere Rumpflänge	66,6	103,2	114,7	96,6	103,5
Rutenlänge	57,6	54,8	55,8	59,4	55,8
Schulterlänge	33,9	38,7	35,3	39,1	32,4
Oberarmlänge	34,2	35,5	29,4	34,4	30,0
Unterarmlänge	22,7	38,1	35,3	34,4	30,0
Ellbogenhöhe	39,4	54,8	50,0	51,5	50,0
Sprunggelenk-Zehenspitze	26,7	35,5	33,8	35,9	34,7
Unterschenkellänge	30,3	41,9	32,4	34,4	38,2
Brusttiefe	42,4	45,1	42,7	43,8	44,7
Brustbreite hinter den Ellbogen	32,7	38,7	32,4	22,2	29,7
Flankentiefe	45,5	41,9	34,7	36,9	—
Brustumfang	130,3	141,9	121,2	109,5	—
Widerristhöhe	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Körperlänge	192,4	235,5	267,6	242,2	196,2
Zahl der in die Mittelzahlspannung fallenden Werte	14	10	19	16	16
Zahl der Extremwerte	10	12	3	7	3

ein Hilfsmittel gesucht werden, das, nach NATHUSIUS zwar „unübertrefflich als objektives Hilfsmittel bei der subjektiven Beurteilung“, beim kleineren Objekt aber, wo die unvermeidlichen (NATHUSIUS) Messungsfehler einen viel größeren Ausschlag bedingen, und beim Hunde insbesondere, an dessen Rumpf sich nur wenig markierte Knochenpunkte finden und bei dem die sehr bedeutenden Schwankungen im Ernährungszustand Ursache von großen Zahlendifferenzen sein können, noch lange kein einwandfreies Kriterium ergibt. Bezüglich des Spielraumes der Maßdifferenzen bei rassereinen Hunden einer Rasse verweise ich auf Zahlen bei BECKMANN oder STREBEL, z. B. die Maße von deutschen kürzhaarigen Vorstehhunden bei BECKMANN. Es folgen Messungen von 10 Tieren, teils am lebenden

Prozenten der Widerristhöhe.

VI	VII	VIII	IX	X	Mittelzahl. Für eine Spannung von 3%	Übereinstimmungs- ziffer.
39,7	38,4	37,8	38,9	34,4	38,2	7
16,5	12,8	15,6	13,9	10,3	15,0	7
10,9	13,4	10,6	12,5	9,4	10,9	7
10,9	9,6	11,6	10,6	11,9	10,6	9
15,0	15,0	16,2	16,1	15,0	15,0	7
25,0	22,5	24,4	25,5	26,5	25,0	6
11,3	13,1	13,4	14,4	14,1	12,8	8
23,4	25,0	18,7	19,5	20,3	20,0	5
10,9	15,6	15,6	16,1	12,5	15,0	5
24,4	25,0	28,1	29,2	31,1	25,9	5
—	50,0	37,5	38,9	40,6	40,0	4
82,8	81,2	78,1	79,2	90,6	79,6	3
31,9	21,2	31,9	27,8	—	30,4	3
30,9	19,1	31,9	25,0	—	30,4	5
71,9	79,7	78,1	69,4	118,7	72,0	2
137,5	112,5	112,5	79,2	106,2	113,5	3
53,1	—	56,2	47,2	43,8	56,1	5
32,8	42,2	40,6	27,8	34,4	33,9	5
31,1	28,1	28,1	27,8	31,2	29,6	6
33,7	31,2	34,4	30,6	35,9	34,0	4
46,9	50,0	53,1	47,2	53,1	51,5	4
34,4	34,4	28,1	33,3	34,4	34,5	8
32,8	35,9	37,5	33,3	37,5	33,9	4
43,8	43,1	42,8	40,8	42,2	43,6	9
40,6	31,2	31,2	—	34,7	31,2	4
46,2	46,2	37,5	35,6	42,2	36,0	4
137,5	162,5	143,7	130,6	140,6	142,0	2
100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	
237,5	—	243,5	208,3	214,1	236,0	2
19	13	20	13	13		
7	7	3	3	6		

Tier, teils am Kadaver gewonnen, in zwei Tabellen. Die erste gibt die absoluten Maßzahlen in Zentimetern, mit Hervorhebung der Maximal- und Minimalzahl. Als Mittelwert wurde nicht die Durchschnittszahl, sondern die am häufigsten vorkommende Maßzahl angeführt, wodurch einerseits die bei den Extremzahlen unterlaufenen Fehler, andererseits auch anormale Maße ausgeschaltet werden. Die Zahl der dieser Mittelzahl nahestehenden Werte in der letzten Rubrik gibt einen Maßstab für den Grad der Übereinstimmung, der allerdings, da als Spielraum 0,5 cm auf- und abwärts von der Mittelzahl festgesetzt ist, für große Zahlen strenger ist als für kleinere.

Um neben den absoluten Maßen einen Einblick in die Proportionen der Tiere zu geben, folgen in Tabelle II dieselben Maße, auf

die Widerristhöhe als Einheit bezogen. Da jede Differenz in Prozentzahlen im vorliegenden Falle sich numerisch verdreifacht, mußte auch der Spielraum der Mittelzahl mit drei multipliziert werden; d. h. er beträgt 3%. Bezüglich der erklärenden Daten wird auf Tabelle I verwiesen.

Bei der Beurteilung dieses Materials muß in Betracht gezogen werden, daß mir zur genauen Untersuchung keineswegs die schönsten gesehenen Exemplare, sondern, wie aus den Bemerkungen in Tab. I ersichtlich, vielfach krankes Material der Verteilungsstation der Tierärztlichen Hochschule Wien und einige Tiere aus dem Krankenstand der Geburtshilflichen Klinik daselbst zu Gebote standen. Äußere Gründe, vor allem die lokale Entfernung aus dem Verbreitungszentrum des Typus, hindern mich an der Erweiterung des Materials.

Meine Vergleichsbasis für die Übereinstimmung, ein Spielraum von $\frac{1}{2}$ cm (= 1,5% der Körperhöhe) über und unter der Mittelzahl, ist so eng gewählt, daß sie, wie jeder, der an Säugetieren, besonders am lebenden Objekt, gemessen hat, bestätigen muß, noch in die unvermeidliche Fehlergrenze der Einzelmessung fällt, also fast völlige Identität verlangt. Wenn bei No. VIII von den 29 Maßen in Tab. I 21, in Tab. II 20 dieser Forderung genügen, während von den restlich 8, bzw. 9 Maßen, die abweichendsten, nämlich Sprunggelenk-Zehenspitze nur 2,5 cm (in Tab. II = 6,4%) und Körperlänge nur 2,5 cm (in Tab. II = 7,5%) Differenz von der Mittelzahl zeigen, kann die treueste Wiedergabe des in den Mittelzahlen gefundenen allgemeinen Typus, sowohl was absolute als relative Maße betrifft, nicht in Abrede gestellt werden. Ähnlich verhält sich No. VI. Hierauf folgen in Tab. I No. IV und No. X, in Tab. II No. III. In mehr als der Hälfte der Maßzahlen entsprechen in Tab. I 9, in Tab. II 5 Tiere. Aus den Messungen ergibt sich also, daß der Einheitlichkeit der Farbe des untersuchten Hundetypus auch eine Übereinstimmung in Größe und Proportionen entspricht, die ohne weiteres der vieler gezüchteten Rassen an die Seite gestellt werden kann. Die merkliche Differenz der Übereinstimmungsziffern in Tab. I und II erinnert an die Ansicht ZUCKERKANDL'S¹⁾, daß sich Größencharaktere von in dieser Beziehung heteromorphen Eltern auf verschiedene Körperteile einzeln übertragen können. Trifft dies in gewissem Grade zu, so

1) Mir nur aus seinen topographisch-anatomischen Vorlesungen bekannt.

ist es, da ja der heterogene Ursprung unseres Materials sehr wahrscheinlich ist, erklärlich, warum die Körperproportionen mehr variieren als die absoluten Maße. Allerdings gibt es auch eine völlig proportionierte Vergrößerung des Typus, wie mein größtes Exemplar, (IX) beweist, bei dem von den in Tab. I gefundenen 10 Extremwerten in Tab. II nur 1 Maximalwert und 2 Minimalwerte erhalten sind, während die rechtlichen 7 Maximalwerte in den Proportionen verschwinden, die abgesehen von 3 auch sonst allgemein vorhandenen Differenzpunkten, deren Besprechung sofort folgt, den Typ sehr gut wiedergeben. Von individuellen Abweichungen abgesehen, als welche sich in Tab. II die Extremitätenmaße von I und die anomalen Kopfmaße von II leicht dokumentieren, sind in hohem Grade inkonstant die Rumpflänge und infolgedessen auch die ganze Körperlänge. Die Variabilität dieser Maße, 70 bzw. 67 %, kann nicht allein durch den übrigens sicher beträchtlichen Unterschied zwischen dem Opisthotonus des starren Kadavers und der geduckten Stellung des lebenden, durch die Untersuchung stets stark beunruhigten Hundes erklärt werden. Differenzen im Brustumfang sind von keiner großen systematischen Bedeutung, da die Brusttiefe, die für den Habitus der bestimmendere Faktor ist, gerade zu den am regelmäßigsten sich verhaltenden Maßen gehört. Von den Kopfmaßen variieren am meisten Länge und Breite der Ohren, obzwar sich dies eigentümlicherweise im Habitus wenig ausspricht.

Vor der Formenbeschreibung sei, weil bei dieser Gelegenheit der Vergleich mit Rassen verwandter Dimensionen notwendig wird, noch auf die Größe (Widerristhöhe im Mittel 32 cm) hingewiesen, wonach der Landhund unter die kleinen Rassen, aber noch über den Zwerghunden s. str. einzureihen ist.

Der Kopf (Fig. 2 u. 3) erscheint plumper als der in der Größe nahestehender Rassen, z. B. kürzer als die gestreckten modernen Terrier- und Pinscherköpfe, und andererseits minder gegliedert als der Zwergrottlerkopf mit seiner feinen Schnauze und dem Apfelschädel (kugelförmig gewölbter Schädelteil). Die Schnauze ist an der Spitze weder auffallend tief noch breit, erweitert sich aber nach rückwärts in beiden Dimensionen, besonders in der Breite. Die Lippen liegen dem Kiefer ziemlich glatt an, zeigen also nicht die manchen Rassen (Bulldog, Dachshund) eigentümliche Neigung zum Überhängen. Der Stirnabsatz ist weniger markiert als bei den meisten Edelzuchten. Dafür findet sich eine oft schon in der hinteren Nasenpartie beginnenden Furche in dieser Gegend, die sich bis

hinter die Augen fortsetzt und sich dort zu einer kleinen, medianen grubigen Vertiefung erweitert (Fig. 2). Durch diese Bildung erscheint die Augendistanz größer, als sie tatsächlich ist. Die Stirn selbst (bzw. der Schädelteil) erscheint breit und ist stets länger als der Gesichtsteil. Die Wölbung wechselt, ist aber nie bedeutend. Die Augen, bei größeren Stücken von proportionaler Größe, sind bei den kleineren, wie bei kleinen Hunden überhaupt (BAYER), vergrößert. Bei diesen zeigen sich dann oft die für manche Zwerghunde (z. B. Malteser) rasseeigentümlich gewordenen, pathologischen Folgeerscheinungen, congenitaler Lagophthalmus und konsekutiver chronischer Lidkatarrh. Die tief angesetzten (d. h. weit auseinanderstehenden) Ohren gleichen denen des Foxterriers. Sie sind also V-förmig, überhängend und liegen nicht rein seitlich, sondern etwas nach vorn gerichtet, den Wangen an. (Fig. 3.) Da jedoch die Ohrmuskeln noch funktionsfähig sind, können sie in der Erregung etwas aufgestellt nach rückwärts gerichtet werden (Fig. 2). In Einzelfällen ist noch das ursprüngliche Stehohr erhalten. Bezüglich gleicher Differenzen in der Ohrstellung bei Kulturrassen verweise ich auf die Abbildungen des Whippet bei BYLANDT. Stehorige Köpfe erinnern mit ihren langen Lauschern etwas an den Schakal. Es ist nicht unmöglich, daß die schakalähnlichen Typen, die JEITTELES als moderne Vertreter des Torfhundes in Wien, Salzburg, Bayern und der Schweiz anspricht, solche stehohrige Landhunde von der graubrauneren Abart waren. Dagegen spricht die stets hängend getragene Rute der von JEITTELES gesehenen Tiere.

Der Hals wird öfter aufgerichtet als wagrecht getragen und ist meist ziemlich kurz und so dick, daß der Umfang wenig hinter dem Kopfumfang zurückbleibt oder diesen sogar beträchtlich übertrifft. Die Haut liegt sehr locker dem Körper an und bildet gelegentlich ventral eine Art Wamme.

Der Rumpf ähnelt bei regelmäßig gebauten, nicht überernährten Exemplaren in der Seitenansicht dem eines größeren Zwergrattlers, in der Vorderansicht der beträchtlichen Breitenentwicklung wegen mehr dem des Mopses.

Die Rute ist nicht gerade dünn und keineswegs kurz, erscheint jedoch, da sie stets schlaff geringelt getragen wird, kürzer, als sie ist. Sie wird hängend oder, und zwar häufiger, nach rückwärts gestreckt getragen, wobei die Spitze infolge der Ringelung regelmäßig über die obere Rumpfbegrenzung aufragt. Oft ragt schon die

Schweifwurzel in die Höhe. Doch ist die Ringelung nicht so intensiv wie bei Mops oder Spitz.

Die Extremitäten sind mittelhoch und ziemlich grazil, ohne daß der Hund hochgestellt wäre. Vielfach kommt eine geringe Einwärtsbiegung der Unterarme zur Beobachtung, die Andeutung der bei Hunden häufigen rhachitischen Veranlagung. Fernere Details sind den Tabellen zu entnehmen.

Weitere Richtungspunkte wurden am skeletierten Schädel gesucht. Mir standen 5 Schädel zur Verfügung, von denen einer einem kleinen kurzköpfigen, ein zweiter einem stark vergrößerten und 3 typischen Exemplaren entstammen. Der abgebildete (Fig. 4, 5) gehört der No. VIII der Tabellen, also einem sehr regelmäßig gebauten Tier, an. Derselbe kann als Muster eines kleineren Hundeschädels mit ausgesprochenen Domestikationsmerkmalen, aber ohne spezielle Rassekennzeichen gelten. An der eiförmig gerundeten Schädelkapsel findet man an Stelle der Crista sagittalis eine breite Interparietalfläche (ELLENBERGER u. BAUM), an der die Parietalia in ihrer ganzen Längenausdehnung Anteil haben, wenig ausgesprochene Lineae nuchales und nur stumpfe, kleinere, höckerbildende Proc. zygomatici ossis frontalis. Die bei der exterieuristischen Beschreibung erwähnte Einsenkung an der Nasenwurzel ist als internasale und interfrontale Furche (Stirngrube, ELLENBERGER u. BAUM) auch am Schädel deutlich zu erkennen. Das Foramen magnum zeigt eine rundliche Grundform, aber überdies eine 5 mm hohe und ebenso breite Erweiterung gegen die Protuberantia occipitalis externa. Ein Knochendefekt im Planum nuchale, der Rest eines Fonticulus mastoideus, ist linkerseits vorhanden. Die beiden anderen typischen Schädel unterscheiden sich nur durch größere Fontanellenreste der Nuchalfläche. Bei einem ist auch die Erweiterung des Hinterhauptloches völlig asymmetrisch ausgebildet. Erhebliche Differenzen zeigt der größere Schädel. Vor allem reicht eine scharfe Crista sagittalis bis zum Vorderrand der Parietalia. Die Trennung der Nuchalfläche des Schädels von der Parietalfläche erfolgt durch einen scharfen, mehrere Millimeter vorspringenden Kamm. Demgemäß ist auch die Protuberantia occipitalis externa nicht wie in den vorigen Fällen eine stumpfe Erhebung, sondern eine im Profil gegen 5 mm über die Nuchalfläche herausragender Vorsprung. Proc. zygomatici ossis frontalis und noch mehr der Proc. frontalis ossis jugalis sind sehr scharf ausgeprägt. Das Foramen magnum ist kaum erweitert und rautenförmig. Dagegen zeigt der kleinere Schädel deutliche Andeutungen

der Mopsköpfigkeit, Verkürzung des Oberkiefers und der Nasenbeine, geringgradige Auftreibung der Schädelkapsel in der Parietalregion, unverhältnismäßige Vergrößerung der Orbitae, deren Jochfortsätze minimal ausgebildet sind. Die Dimensionen des Foramen magnum, das in der Form an die ersten 2 Fälle sich anschließt, sind sehr große. Aus diesen sehr beträchtlichen Differenzen — in einem Extrem sehen wir von ELLENBERGER u. BAUM für den dolichocephalen Typus, in dem anderen für den brachycephalen angegebene Merkmale vorwalten — weitgehende Schlüsse auf die Heterogenität der Rasse zu ziehen, wäre jedoch vorschnell. Die tierärztliche Hochschule Wien besitzt eine sehr schöne Serie von verbürgten Bulldogschädeln, die, obwohl der Bulldog unzweifelhaft in die brachycephale Gruppe zu rechnen ist, in vielen Abstufungen Übergänge von Typen mit sehr starker Crista sagittalis, Protuberantia occipitalis und energischen Jochfortsätzen zu kugligen Schädeln mit breiter Interparietalfläche und unbedeutenden Vorsprüngen bietet (vgl. auch PÖTTING). Im allgemeinen sind die großen Schädel zur ersten Form, die kleinen zur zweiten gehörig, d. h. die muskelstärkeren, größeren Individuen einer Rasse entwickeln die Knochenkämme, welche auf den Habitus des Schädels so großen Einfluß haben, stärker als die kleineren. Die Form der Schädel innerhalb der Rasse variiert also, und zwar im allgemeinen proportional der Größe des Individuums. Bei den kleineren Bulldogschädeln variiert die Form des Foramen magnum noch stärker als beim Landhund und ist keineswegs durchaus, wie ELLENBERGER u. BAUM angeben, fast kreisrund. Ebenso zeigen nur die kleineren, rundschädlicheren Typen größere Knochendefekte. Bei Betrachtung von Schädeln von Hunden verschiedenster Rassen wird überhaupt wahrscheinlich, daß die Eigenschaften der brachycephalen Schädel mit dem Stehenbleiben auf einer geringen Körpergröße, zum Teil auch, wie SCHMITT betont, mit der Persistenz embryonaler Merkmale am Schädel innig zusammenhängen. Daher zeigen Schädel der verschiedensten Rassen konvergente Merkmale. So konnte ich weitgehendes Offenbleiben der großen Fontanellen und durch Knochendefekte hochgradig erweitertes Foramen magnum bei Zwergbulldoggen, Ring-Charles, Chin und Zwergrottler konstatieren. Ein Schädel, der meinen typischen Schädeln überaus ähnelte, stammte von einem Zwergspitz, der sich seinerseits durch die Abrundung der Schädelkapsel und die schwachen Knochenvorsprünge von dem Schädel des Spitzes ziemlich beträchtlich entfernte. Hier muß auch daran erinnert werden, daß die Be-

schreibung der Schädelcharaktere des Torfhundes, von geringen Größenunterschieden zuungunsten meiner Schädel abgesehen, auch auf mein typisches Material paßt. Die einzige mir bekannte Abbildung zeigt wohl etwas stärkere Knochenkämme, vor allem eine ausgeprägte Protuberantia occipitalis externa. Indes sind hieraus allein kaum weitgehende Schlüsse zu ziehen; denn die Systematik der Hunderassenschädel scheint mir vielmehr an genaue Messungen im Hinblick auf die exterieuristische Eigenschaften des Kopfes von Rassetieren als an direkte osteologische Merkmale anknüpfen zu sollen, bezüglich deren erst aus einem großen Vergleichsmateriale mit Recht auf Konstanz geschlossen werden darf.

Auch das Gebiß meiner Schädel verdient kurze Berücksichtigung. Keiner der 4 zu diesem Zweck brauchbaren Schädel — der 5. ist durch Caries entstellt — zeigt die schematische Hundeformel:

$$\frac{2413 | 3142}{3413 | 3143}, \text{ sondern die Zahlen sind folgende: } \frac{2413 | 3142}{3413 | 3133}; \frac{2413 | 3142}{2413 | 3142};$$

$$\frac{2413 | 3142}{2313 | 3142}; \frac{1413 | 3141}{2413 | \text{Unbestimmbar (Caries)}}$$

Da mir die Resultate einschlägiger Arbeiten (HILZHEIMER) nicht zugänglich sind, stütze ich mich zum Vergleich auf in der Anmerkung folgende selbst gewonnene Gebißformeln kleinerer Rasse-schädel.¹⁾ Diese ergeben, wie ich schon seinerzeit (SCHEUER u. KOHN)

1) Englischer Bulldog:	$\frac{613 316}{613 316}; \frac{513 316}{613 316}$
Französischer Bulldog:	$\frac{614 316}{413 314}$
Dachshund:	$\frac{613 316}{613 316}$
Zwergspitz:	$\frac{413 314}{613 315}$
Affenpinscher:	$\frac{513 315}{513 214}$
Zwergrattler:	$\frac{513 315}{613 316}; \frac{312 215}{311 014}$
King Charles:	$\frac{413 314}{212 213}$
Chin:	$\frac{513 215}{513 317}$
Nackthund:	$\frac{313 212}{402 313}$

gegenüber der von YARRELL, WATERHOUSE und BECKMANN hervorgehobenen Zahnarmut des Nackthundes betont wurde, daß bei kleineren Hunden fast nie vollständige Gebisse gefunden werden. Mögen diese Anomalien auch vielfach erst im Laufe der ersten Lebensjahre entstanden sein — die Asymmetrie bei fast jedem Individuum weist ja auf das fast Zufällige ihrer Ausbildung hin —, so sind sie doch in letzter Linie auf die Kürze des Unterkiefers und den Platzmangel der einzelnen Zähne, also eine anatomische Ursache, zurückzuführen. Auf dieselbe Ursache geht eine zweite Besonderheit des Gebisses der kleineren Landhundschädel zurück, nämlich eine auffällig starke Bogenstellung der Backzahnreihe mit maximaler Gaumenbreite zwischen den Reißzähnen. Auch hierin ist keine Besonderheit der Rasse, sondern eine allgemeine Eigenschaft der kleinen oder, wenn man will, brachycephalen Hundegebisse zu erblicken.

Während nach obigen Hinweisen eine weitere Diskussion des Verhältnisses zum Torfspitz unnötig erscheint, muß die Möglichkeit von Beziehungen zu lebenden Rassen noch erörtert werden. Diesbezügliche Erkundigungen bei Besitzern solcher Tiere blieben resultatlos. In das klinische Aufnahmeprotokoll der Wiener Tierärztlichen Hochschule werden sie als „Rattler“ eingetragen. Der Ausdruck „semmelgelber Rattlerbastard“ bei BAYER scheint gleichfalls die Form bezeichnen zu wollen. Die Bezeichnung „Rattler“ ist nun mehrdeutig. In den gebräuchlichen Werken findet man sie meist noch auf den rauhhaarigen deutschen Pinscher, der ebenso wie der ihm gleichfarbige und gleichgroße glatthaarige deutsche Pinscher von den beschriebenen Formen sehr verschieden ist, bezogen. Eine zweite Kulturrasse ist der Zwergrattler, der in schwarzen oder dunkelbraunen Exemplaren, stets mit gelber Marke gezeichnet, gezogen wird. Für größere Formen dieses Typus wird häufig mit gewissem Recht der für den oben genannten deutschen Pinscher unmodern werdende Name Rattler gebraucht. Dieser gleichfalls kaum gezüchtete und oft gröber gebaute Hund behält aber die Farbe der Kulturform treu bei und divergiert auch in Ohren- und Schweifbildung von der Landhundform mehr oder weniger. Für diese ist sonach die Einbeziehung in den ohnedies unscharfen und daher wenig brauchbaren Rattlerbegriff abzulehnen. Ein naher Zusammenhang mit den orientalischen Pariaformen ist nach den wenig reichlichen Beschreibungen (BREHM) und Abbildungen (BYLANDT) — eine diese

Formen genauer beschreibende kritische Darstellung scheint zu fehlen — unwahrscheinlich, da es sich im Durchschnitt dort um größere und teilweise an Windhundformen anschließende Tiere handelt. Ganz ausgeschlossen ist der direkte Anschluß an irgendeine Wildform, denen sogar Kulturrassen (Wolfsspitze, deutscher Schäferhund), vor allem aber die Gruppe der Nordlandshunde und gewisse kurzhaarige, südliche Spitzformen viel näher stehen. Wir finden im Gegenteil eine Häufung von Domestikationserscheinungen und sind daher berechtigt, die Form als Domestikationskümmerform zu bezeichnen. Schon die Größe ist Domestikationserscheinung; denn sie sinkt weit unter die irgendeiner Wolf- oder Schakalform. Neben der Glatthaarigkeit, die den Vorzug der leichteren Reinhaltung bietet, bedingte wohl gerade die geringe Größe die unbewußte Bevorzugung des Typus (unconscious selection, DARWIN) als Hausgenossen, da ein kleinerer Hund leichter unterzubringen und zu ernähren ist als ein großer, während die eigentlichen Zwerghunde ihrer zarten Gesundheit, geringen Fruchtbarkeit und schwierigen Aufzucht wegen stets Luxusobjekte bleiben müssen. Daß diese Geschmacksrichtung tatsächlich besteht, zeigen folgende Zahlen. In Wien stimmten von 1000 Hunden 654 in der Größe, 631 in der Behaarung, in Niederösterreich von 276 Hunden 142 in Größe und 146 in der Behaarung mit dem Landhundtypus überein. Die Domestikationsmerkmale des Skelets, Abrundung der Schädelkapsel, Schwäche der Knochenleisten und Gebißreduktion sind sogar oft weiter vorgeschritten als bei anderen Rassen derselben Größe, z. B. bei Dachshund und Foxterrier, bei denen wohl die gelegentliche jagdliche Verwendung ursprünglichere Formen konserviert hat. Endlich sind Hängeohr und Ringelrute ausgesprochene Haustierformen. Trotzdem haben wir eine in keiner Richtung spezialisierte Haushundform (Naturrasse im Sinn SETTEGAST's), d. h. ihr fehlen Monstrositäten und sonstige Liebhabermerkmale vollständig; doch läßt sich eine gewisse Verwandtschaft mit dem glatthaarigen Rattler (Typus: Zwergrattler) einerseits und den kleineren glatthaarigen englischen Terriers andererseits nicht in Abrede stellen, die sich beide von einem gemeinsamen Stammaterial, das dem Landhund ähnelte, abgelöst haben dürften, aber erhöhten züchterischen Ansprüchen zufolge nach unserem Geschmack schönere Formen angenommen haben. Hierfür spricht die Reproduktion eines alten Bildes bei STREBEL, auf die mich Herr Dr. HAUCK aufmerksam

gemacht hat, das einen angeblichen Foxterrier darstellt, der aber neben dunkler Farbe die Formen unseres Landhundes ziemlich treu zeigt. In einem Punkte zeigt dieser aber auch einen alten Charakter, der den verwandten Rassen völlig abhanden gekommen ist, mit großer Zähigkeit, nämlich in der Farbe. Ebenso wie die *livia*-Rückschläge der Haustaube zur Farbe der Stammart zurückkehren (DARWIN), wird beim Landhundmaterial fast stets die gelbbraune Erdfarbe angetroffen, die bei wilden Caniden aller Untergruppen häufig ist. Angaben über gleichfarbige Naturrassen kommen größtenteils aus tropischen Ländern. Die nach STREBEL ursprünglichste lebende Hundeform, der Battakspitz, variiert nach diesem Autor in ähnlichen Nuancen wie der Landhund, nämlich von Rot über Rostbraun, Graubraun, Lehmfarbig zu fast Weiß. Auch rein Schwarze finden sich wie bei unserer Form. Nach BREEHM beschreibt SCHWEINFURTH Rassen derselben Farbe aus Inner-Afrika, FINSCH aus Neuguinea. Die Dingobeschreibung BREEHM's, die sich heranziehen ließe, ist nicht unangefochten geblieben. Auch ein angeblicher Dingo, den ich sah, war anders gefärbt. Dagegen besitzt der Dingo des Zoologischen Gartens Berlin ebenso wie die ebendort gehaltenen Konstantinopler Straßenhunde Landhundfarbe. Der spanische Podenco ist häufig rot oder gelb (KRICHLER). Zurückgedrängte heimische Rassen, die Schweißhunde, hannoverscher wie bayrischer Gebirgstypus, die rauhaarige steirische Hochgebirgsbracke PEINTINGER'scher Richtung (n. BECKMANN), die Heidbracke, der Thurgauer Laufhund und die Dachsbracken sind größtenteils ähnlich gefärbt. Unter den häufigen Kulturrassen dagegen ist die Farbe weder beliebt noch häufig. Nur beim Dachshund wird sie oft, bei anderen, z. B. Boxern und deutschen Schäferhunden, gelegentlich angetroffen. Die Seltenheit gelber und roter Tiere bei den meisten beliebten Rassen mit Ausschluß der Dachshunde, an deren so ausgesprochene Monstrositätsmerkmale bei unserem Material keine Anklänge getroffen werden, muß als wichtige Stütze unserer Behauptung der Selbständigkeit der Landhundform besonders betont werden.

Ich habe hier eine durch morphologische Eigenschaften gesonderte Form beschrieben, ohne Erfahrungen darüber zu haben, daß die Träger derselben ihre Eigenschaften in direkter Linie regelmäßig vererben, da ein geplanter Zuchtversuch aus äußeren Gründen unterbleiben mußte. Dagegen habe ich mehrere Würfe von zufällig gedeckten Landhündinnen unmittelbar nach der Geburt gesehen, also zu einer Zeit, wo sich über das spätere Aussehen noch fast

nichts aussagen läßt. Dabei bewies die Verschiedenheit der Farben jedoch schon, daß wenigstens in diesem für unseren Fall wichtigen Punkte die Prävalenz mütterlicher Eigenschaften bei vielen Jungen ausgeschlossen war. Auch zeigt eine einfache Überlegung, daß die Reinzucht in vorliegendem Fall bei der Erhaltung des Typus so gut wie gar keine Rolle spielt. Ist im Wiener Material die Wahrscheinlichkeit, daß der weibliche Landhund von einem männlichen gedeckt werde, für die erste Generation $\frac{1}{25}$, so sinkt sie schon in der zweiten Generation für die Wiederholung des Falles auf $\frac{1}{625}$, in der dritten auf $\frac{1}{15625}$ usw. Hierdurch ist die Möglichkeit des reinen Typus aber keineswegs negiert; denn die Reinzucht ist, wie die an MENDEL anschließende neuere Forschung — ich verweise auf die Darstellung der Resultate dieser heute schon schwer zu übersehenden Literatur bei CORRENS und PLATE — ergibt keine *conditio sine qua non* für die Erhaltung von Eigenschaften, und neben den früher allein anerkannten Typen der Mosaikvererbung und intermediären Vererbung (PLATE) bei Kreuzungen ist das vollständige Wiedererscheinen von Eigenschaften eines Elters unmittelbar (dominant) oder selbst mittelbar nach scheinbarer Zurückdrängung (recessiv, beide Merkmale bei Zea-Typus) zweifellos festgestellt. Der Hund zeigt häufig, wie mir das Studium des Nackthundes bewies (KOHN, SCHEUER u. KOHN), reine Spaltung elterlicher Eigenschaften, wobei, wie bei den Nackthund-Dachshund-Kreuzungen, die große Merkmalgruppe fast aller Dachshundeigenschaften korrelativ auftreten kann. Ich stehe daher nicht an, die Meinung auszusprechen, daß wir in Formen, wie es die oben beschriebenen sind, Typen vor uns sehen, bei denen ohne Reinzucht allein durch die Macht der Spaltungsregel äußere Eigenschaften in solcher Menge in konstanter Korrelation vererbt werden, daß uns in ihnen das Bild einer konstanten Rasse entgegentritt. Die Feststellung des genauen Vererbungstypus sowie die Aufdeckung analoger Hundeformen aus anderen Gegenden wäre ein dankbarer Gegenstand weiterer Untersuchungen.

Literaturverzeichnis.

1. BAYER, Tierärztliche Augenheilkunde, in: Handb. tierärztl. Chirurgie Geburtshilfe, Wien 1906.
2. BECKMANN, Geschichte und Beschreibung der Rassen des Hundes, Braunschweig 1895.
3. BERGMILLER, Unsere Hunde. Ihre Eigenschaften, Aufzucht, Pflege und Rassen, 1909.
4. BREHM, Tierleben, Vol. 2, 1876.
5. BUFFON, Histoire naturelle, Übers. Brünn 1792.
6. BYLANDT, Hunderassen.
7. CORRENS, Über Vererbungsgesetze, Berlin 1903.
8. DARWIN, Ges. Werke, Stuttgart 1888.
9. ELLENBERGER u. BAUM, Systematische und topographische Anatomie des Hundes, Berlin 1895.
10. FITZINGER, Die Racen des zahmen Hundes, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 56, 1867.
11. HILZHEIMER, Variationen des Canidengebisses, in: Ztschr. Morphol. Anthropol., Vol. 9.
12. —, Wie hat der Ur ausgesehen? Eine kritische Zusammenstellung der bisher bekannten Urabbildungen und der Schriften, die den Ur erwähnen, in: Jahrb. wiss. prakt. Tierzucht, Vol. 14.
13. HORN, Handbuch des Hundesports, Wien 1882.
14. ILGNER, Gebrauchs- und Luxushunde, Magdeburg 1902.
15. JEITTELES, Stammväter unserer Hunderassen, Wien 1877.
16. KELLER, Naturgeschichte der Haustiere, 1905.
17. KIDD, Certain habits of animals traced in the arrangement of their hair, in: Proc. zool. Soc. London, 1902.
18. KOHN, F. G., Beitrag zur Kenntnis der Haut des Nackthundes, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat., 1911.
19. KRICHLER, Katechismus der Hunderassen, Leipzig 1892.

20. LUNZE, Die Hundezucht im Lichte der DARWIN'schen Theorie, Berlin 1877.
 21. MENDEL, Versuche über Pflanzenhybride, in: OSTWALD's Classiker Naturw., 1901.
 22. MORGAN, Der Hund, in: Monogr. unserer Haustiere, Vol. 3, Stuttgart 1909.
 23. NATHUSIUS, Aufgabe, Durchführung und bisheriges Ergebnis von Messungen am lebenden Pferde, in: 6. Flugschr. Gesellsch. Züchtungskunde Berlin, 1910.
 24. NOLDE, Gallerie edler Hunderacen. Vollständiges Handbuch für jeden Jäger und Hundeliebhaber, Leipzig.
 25. PLATE, Über Vererbung und die Notwendigkeit einer Versuchsanstalt für Vererbungs- und Züchtungskunde, in: 1. Flugschr. Gesellsch. Züchtungskunde Berlin, 1910.
 26. PÖTTING, Untersuchung über die Entstehung und historische Entwicklung der Bulldogge und des Mopses, Braunschweig 1909.
 27. Rassekennzeichen der Hunde. Nach offiziellen Festsetzungen, München 1895.
 28. REICHENBACH, Der Hund in seinen Haupt- und Nebenrassen, Leipzig 1836.
 29. RÜTMEYER, Fauna der Pfahlbauten.
 30. SCHEUER u. F. G. KOHN, Vergleichende Befunde bei Hypotrichosis des Menschen und des Hundes, in: Arch. Dermatol., Vol. 109, 1911.
 31. SCHMIDT, Über das postembryonale Wachstum des Schädels verschiedener Hunderassen, in: Arch. Naturg., Jg. 69, Bd. 1.
 32. SETTEGAST, Die Tierzucht, Breslau 1888.
 33. St. Bernhardsclub, München. Der St. Bernhardshund, München 1905.
 34. STREBEL, Die deutschen Hunde und ihre Abstammung. Ausführliches Handbuch über Zucht, Haltung und Pflege des Hundes, München 1904—1905.
 35. STRICH-CHAPPELL, Das Buch der Hundeliebhaber. Mit spezieller Berücksichtigung der Ausstellungen von England, Frankreich und Deutschland. Von Hundefreunden des In- und Auslandes.
 36. STRÖSE, Unsere Hunde, Neu-Wied, 1902.
 37. STUDER, Die prähistorischen Hunde und ihre Beziehung zu den gegenwärtigen Rassen, in: Abh. Schweiz. paläontol. Ges., 1901 (zit. n. KELLER).
 38. WATERHOUSE (zit. n. DARWIN).
 39. WILCKENS, Grundzüge der Naturgeschichte der Haustiere, Berlin 1880.
 40. WINCKELL, A. D., Handbuch für Jäger, Leipzig 1858 (zit. n. HORN).
 41. YARRELL (zit. n. DARWIN).
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Fig. 1. Typus des RÜTIMEYER-Wachtelhundes, der größeren Form. Phot. Aufn. aus der Umgebung von Bruck a. d. L., Niederösterreich.

Fig. 2. Typus des österreichischen Landhundes, Weibchen, unmittelbar post partum, d. h. Vergrößerung des Abdomens und der Mammae. Tierärztl. Hochschule Wien (Phot. Prof. Dr. KELLER).

Fig. 3. Profilansicht (etwas von oben getroffen) des Kopfes eines Landhundes. Vergrößerung mit ABBÉ'schem Zeichenapparat nach der Photographie eines schlafenden Hundes. Siveric, Dalmatien.

Fig. 4. Schädel eines typischen Landhundes von vorn. Tier VIII der Tabellenzeichnung ca. $\frac{2}{3}$ d. nat. Gr. mit ABBÉ'schem Zeichenapparat nach dem Objekt entworfen.

Fig. 5. Derselbe Schädel im Profil. Näheres s. Fig. 4.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren.

Ein Beitrag zu DOLLO's Irreversibilitätsgesetz.

Von

H. Karny, Elbogen a. d. Eger (Böhmen).

Mit Tafel 2—3.

Als vor einem halben Jahrhundert der Descendenzgedanke in der Naturwissenschaft neu erwachte, beschäftigte sich zunächst alle Diskussion nur mit der Tatsache der Descendenz. Man fragte sich, ob die neue Lehre überhaupt richtig sei, ob die Arten wirklich veränderlich und nicht, wie man früher gedacht, konstant seien. Als man sich in diesen Punkten zu einer gewissen Klarheit durchgerungen hatte, nahm die Forscher ein neues Problem in Anspruch, nämlich betreffs der Ursachen der Descendenz. Man legte sich die Frage vor, warum sich die Arten wohl verändern und welche Faktoren bei der Artbildung maßgebend seien, ob Selektion oder direkte Bewirkung dabei die entscheidende Rolle spielen, ob wir uns die Entstehung der Arten im darwinistischen oder im lamarckistischen Sinne zu denken haben. Wenn nun allerdings in dieser Beziehung bisher noch keine endgültige Klärung eingetreten ist, da hierzu das Studium einer großen Zahl von Spezialfällen notwendig wäre und namentlich dem Entomologen sich hier ein weites, fast noch unbe-

tretenes Arbeitsfeld eröffnet, so ist die descendenztheoretische Forschung dennoch schon zu einer neuen Problemstellung fortgeschritten, indem sie sich der Erforschung der Gesetze der Descendenz zuwandte: man fragt sich jetzt nicht mehr bloß, warum sich die Arten verändern, sondern auch innerhalb welcher Normen solche Veränderungen möglich, welche Regelmäßigkeiten hierbei zu bemerken sind, welche Gesetze bei der phylogenetischen Entwicklung der Arten beobachtet werden.

Das wichtigste hier in Betracht kommende Gesetz ist wohl das vom Paläontologen L. DOLLO (Brüssel) aufgestellte Irreversibilitätsgesetz oder das Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung, welches besagt, daß die phylogenetische Entwicklung nicht umkehrbar ist, daß also in einer bestimmten Richtung abgeänderte Organe niemals wieder auf einen ihrem früheren vollkommen gleichen Zustand zurückgebracht werden können, sondern daß sich vielmehr die vergangene phylogenetische Entwicklung auch dem Bau des Organs aufprägt. Als spezielle Folgerung ergibt sich hieraus, daß ein rudimentär gewordenes Organ niemals wieder seine ehemalige Funktion übernehmen kann; daher beobachten wir, daß diese Funktion dann von einem anderen Organ übernommen wird oder — wenn dies nicht möglich — daß die betreffende Tierform ausstirbt. Eine weitere Folge aus dem Irreversibilitätsgesetz ist die, daß die einem Organ offen stehenden Entwicklungsmöglichkeiten im Lauf der Phylogenie fortschreitend eingeschränkt und vermindert werden, und da sich dies natürlich auf alle Organsysteme der betreffenden Formengruppe bezieht, folgt daraus, daß die Möglichkeit von Veränderungen in dieser Formengruppe fortwährend abnehmen muß, daß der Bautypus immer konstanter und die Variabilität immer geringer wird (Gesetz von der progressiven Reduktion der Variabilität, ROSA). Hieraus ergibt sich dann weiter, daß hoch spezialisierte Formengruppen, die die erwähnte Konstanz schon erreicht haben, bei Veränderung der Lebensbedingungen nicht mehr imstande sind, sich denselben durch entsprechende Veränderungen ihres Organismus anzupassen, sondern daß sie dann vielmehr aussterben. Daher bilden hochentwickelte oder weitgehend spezialisierte Formen niemals den Ausgangspunkt für neue Typen, sondern diese leiten sich von weniger weit spezialisierten Formen ab (Law of the unspecialized, COPE).

Wer von der durchgehenden Parallele der ontogenetischen mit der phylogenetischen Entwicklung (HAECKEL'S sogenanntes bio-

genetisches Grundgesetz) überzeugt ist, der könnte auch an der Richtigkeit von DOLLO's Irreversibilitätsgesetz nicht zweifeln: da die ontogenetische Entwicklung nicht umkehrbar ist, kann es auch die phylogenetische nicht sein. Da aber immer noch viele Forscher von der Allgemeingültigkeit des Irreversibilitätsgesetzes nichts wissen wollen, sei zunächst daran erinnert, daß noch kein einziger Fall nachgewiesen werden konnte, der mit diesem Gesetze nicht in Einklang gebracht werden kann; ferner aber ist es notwendig, daß möglichst viele Fälle, welche dieses Gesetz bestätigen, untersucht, gesammelt und veröffentlicht werden.

Speziell die Entomologie wäre wegen der außerordentlich großen Formen- und Artenmannigfaltigkeit der Insecten hierzu berufen, hat dies aber leider bisher unterlassen. Ich will deshalb hier einige Fälle zusammenstellen, die der Gruppe der Orthopteren entnommen sind und für die Nichtumkehrbarkeit der phylogenetischen Entwicklung sprechen. Der Gedanke zu der vorliegenden Arbeit kam mir schon vor längerer Zeit, als ich noch mit der Bearbeitung der Orthopterenfauna von Südwest-Afrika beschäftigt war; doch verhinderten mich bisher stets andere, dringendere Arbeiten an der Ausführung.

Es zeigt sich namentlich bei den südwest-afrikanischen Pamphagiden aus der Gattung *Xiphicera* (LAMARCK pt., auctt. = *Lamarckiana* KIRBY), daß die Reduktion der Flugorgane nicht etwa in der Weise erfolgt, daß die Flügel (besonders deutlich bei den vorderen) in allen ihren Teilen gleichmäßig verkleinert und reduziert werden, sondern bei dieser Reduktion geht zunächst der Apicalteil gänzlich verloren, während der Basalteil noch ziemlich gut entwickelt sein kann. Ein Hinweis auf die beigegebenen Abbildungen wird dies klar machen. Fig. 11 zeigt Vorder- und Hinterflügel von *Xiphicera canescens* ♂. Namentlich beim Vorderflügel ist das Geäder äußerst charakteristisch. Das breite Präcostalfeld reicht distalwärts wenig über die Flügelmitte, im basalen Teil besitzt es ein dichtes, wirres Netzwerk von Neben- und Queradern, im apicalen Teil sind dieselben viel weiter voneinander entfernt und regelmäßiger angeordnet; nach hinten wird es durch die S-förmig geschwungene Costa abgeschlossen, die sich noch in ziemlicher Entfernung vom Vorderrande mit der ungefähr geraden Subcosta vereinigt. Letztere erreicht den Flügelvorderrand etwas distalwärts von der Mitte. Hinter ihr und zu ihr parallel ziehen Radius und Media. Der Radius entsendet in der Flügelmitte nach hinten den Radii Sector, der weiterhin noch 3 Seitenzweige

abgibt. Die Media ist etwas vor der Mitte in 2 Äste gegabelt. Cubitus und Anales bieten nichts Bemerkenswertes.

Vergleichen wir damit die Elytren von *Xiphicera sabulosa* ♂ (Fig. 10), so sehen wir sofort, daß dieselben zwar ganz nach demselben Typus gebaut sind wie bei *X. canescens*, aber sie entsprechen nur der basalen Hälfte der Elytren dieser Species: Das charakteristische, sonst ganz wie bei *canescens* gebaute Präcostalfeld reicht bei *sabulosa* bis zur Flügelspitze; die Costa vereinigt sich erst hinter der Flügelmitte mit der Subcosta; der Radii Sector fehlt gänzlich, die Media gabelt sich erst knapp vor der Flügelspitze. Mit einem Wort: würden wir die Elytren von *X. canescens* in der Mitte gerundet abstutzen, so würden wir jene Form erhalten, die sich uns bei *X. sabulosa* bietet.

Derselbe Reduktionstypus — der meines Wissens für alle Orthopteren Geltung hat — läßt sich auch noch bei einer ganz anderen südwest-afrikanischen Heuschreckengruppe schön beobachten, nämlich bei den Sagiden. Vergleichen wir in dieser Beziehung die Genera *Clonia* und *Hemiclonia*, die sich voneinander im wesentlichen nur durch die Ausbildung der Flugorgane unterscheiden.

Fig 7 zeigt Vorder- und Hinterflügel der langflügeligen Form *Clonia wahlbergi* (♂). Die Elytren sind auffallend lang und schmal, ihre Hauptadern untereinander und zum Vorderrand parallel. Der Radius entsendet schon nach seinem ersten Viertel schief nach hinten den Radii Sector, der bald nach seinem Ursprung mit dem vorderen Aste der Media sich vereinigt und dann parallel zum Radius bis zur Flügelspitze verläuft; auf diesem Wege gibt er 4 Seitenzweige schräge nach rückwärts ab. Die Media verläuft von der Basis an parallel zum Radius und ist ungefähr an der Stelle, wo aus dem Radius sein Sector entspringt, einfach gegabelt: ihr Vorderast läuft geradlinig weiter und vereinigt sich mit dem Radii Sector, ihr Hinterast zieht schräge nach rückwärts gegen den Hinterrand. Der Cubitus erreicht den Hinterrand schon gleich hinter dem ersten Viertel der Flügellänge. Die Adern der Hinterflügel sind einfach, nur Radius und Media besitzen 2—3 Äste.

Demselben Typus entspricht das Geäder der kurzflügeligen Form *Hemiclonia lalandei* (Fig. 6; ♀), doch zeigt sich auch hier wieder der Verlust des Apicalteils der Flugorgane sehr deutlich: der Sector Radii der Vorderflügel entspringt erst ein Drittel der Flügellänge vor der Flügelspitze und ist nur einfach gegabelt. Daß von der Media der vordere mit dem Radii Sector verschmelzende Ast nicht wahr-

zunehmen ist, betrachte ich als unwesentlich; ihr hinterer Ast erreicht erst kurz vor der Flügelspitze den Hinterrand, bei *Clonia* dagegen noch weit vor der Flügelmitte. Der Cubitus vereinigt sich mit dem Hinterrand erst hinter der Mitte. Alle Adern der Hinterflügel sind einfach. Also auch hier entspricht der Flügel der brachypteren Form nur dem basalen Teil des Flügels der macropteren, ganz so wie wir dies bei *Xiphicera* beobachteten, und zwar gilt dieses Gesetz, wie wir hier sehen, sowohl für die Vorder- als auch für die Hinterflügel.

Die Reduktion der Flugorgane geht aber bekanntlich bei den Sagiden noch viel weiter: beim Genus eponymon der Gruppe — *Saga* — fehlen die Flügel beim ♀ vollständig, beim ♂ sind nur vom Vorderflügel die ganz kleinen Zirporgane noch erhalten (eine Abbildung davon gab KRAUSS, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl., Vol. 78, tab. 3 fig. 4 A, 1878). Es wird wohl auch der entschiedenste Gegner des Irreversibilitätsgesetzes zugeben müssen, daß sich niemals bei *Saga* normal entwickelte, funktionsfähige Flügel aus diesen Rudimenten wieder bilden können. Ganz ebenso wird man dies wohl auch bei anderen Orthopteren-Gattungen, bei denen die Reduktion schon so weit vorgeschritten ist, ohne weiteres zugeben, also z. B. bei den Decticiden-Genera *Pholidoptera*, *Rhacocleis*, *Pachytrachelus*, *Anterastes* etc. Tatsächlich sind von diesen auch nie macroptere Formen bekannt geworden.

Anders steht die Frage vielleicht, wenn die Flugorgane zwar schon in Rückbildung begriffen, aber noch nicht ganz rudimentär sind, sondern sich etwa in jenem Stadium befinden, wie bei *Xiphicera sabulosa* und bei *Hemiclonia lalandei*. Können in solchen Fällen macroptere Formen auftreten, und sind die Flügel derselben dann auch den Flügeln der macropteren Vorfahren wirklich gleich?

Bekanntlich finden sich langflügelige Varietäten normal kurzflügeliger Arten in den verschiedensten Orthopteren-Gruppen, und ihnen müssen wir daher jetzt unser Augenmerk zuwenden. Da aber solche macroptere Formen meist sehr selten sind, ist es nicht verwunderlich, daß sie von exotischen Arten nicht bekannt sind, namentlich bei so seltenen Species wie *Xiphicera sabulosa* und *Hemiclonia lalandei*. Wir haben daher solche Formen nur in sehr gut durchforschten Faunengebieten zu erwarten und wollen deshalb unsere weiteren Untersuchungen an mitteleuropäischen Arten anstellen.

Hierzu bot mir die den Sagiden ganz nahe verwandte Gruppe der Conocephaliden Gelegenheit, als EBNER in der Wiener

Gegend 1 ♀ der zuerst von BURE aus England angegebenen macropteren Form von *Xiphidion dorsale* entdeckte. EBNER hat diese Form in: Mitt. naturw. Ver. Univ. Wien, Vol. 8, p. 142, 143, 1910 beschrieben und l. c., fig. 1 u. 2 abgebildet. Außerdem hatte er die Freundlichkeit, mir das wertvolle Exemplar zur Untersuchung zu überlassen, so daß ich in der Lage bin, die Flügel desselben hier wiederzugeben (Fig. 14) und über dieselben nähere Angaben zu machen. Vorher aber müssen wir die typische (brachyptere) Form mit dem normal langflügeligen *Xiphidion fuscum* vergleichen.

Wir wollen dabei wieder wie in den früheren Fällen zur Orientierung auf dem Flügel hauptsächlich den Radii Sector und die Media verwenden. Wie aus Fig. 12 ersichtlich, entspringt der erstere bei *Xiphidion fuscum* ungefähr $\frac{1}{3}$ vor der Elytrenspitze, vereinigt sich dann mit der Media, die bis dahin 2 Seitenzweige schräge nach dem Hinterrand entsandt hat, und gibt dann noch 3 Seitenäste schräge gegen den Hinterrand ab. Bei der normalen, brachypteren Form von *Xiphidion dorsale* (Fig. 13) entspringt der Radii Sector etwas weiter distalwärts und ist ebenso wie die Media einfach oder einfach gegabelt. Es zeigt sich also hier wieder derselbe Reduktions-typus wie in den früher besprochenen Fällen: der Basalteil bleibt ziemlich unverändert erhalten, der Apicalteil geht verloren.

Vergleichen wir damit jetzt die macroptere Var. *burri*. Dieselbe stellt keineswegs eine Rückkehr zum *fuscum*-Typus dar, sondern auch bei ihr ist — wie bei der typischen Form — der Basalteil auf Kosten des Apicalteils vergrößert: der Radii Sector entspringt etwas weiter distal als bei *X. fuscum* und ist nur einfach gegabelt; auch die Media hat nur 2 Zweige. Wenn auch hier der Apicalteil vielleicht verhältnismäßig etwas besser entwickelt ist als bei der typischen, brachypteren Form, so hat er doch keineswegs das ursprüngliche Stadium der macropteren Vorfahren wieder erreicht. Dasselbe zeigt sich auch in allen anderen Fällen, die ich weiterhin noch besprechen will und die ganz verschiedenen Heuschrecken-gruppen entnommen sind.

Ein sehr lehrreiches Beispiel liefert uns namentlich auch die Gruppe der Dectididen und unter diesen speziell wieder das Genus *Platypleis*. In dieser Gattung finden sich nämlich alle Stadien der Flügelrückbildung von normal entwickelten, gut ausgebildeten Flugorganen bis zu ganz kleinen, lappenförmigen Rudimenten. Der erstere Typus zeigt sich bei den Arten der *grisea*-Gruppe. Diese stimmen in ihrem Flügelgeäder vollständig mit anderen macropteren

Decticiden überein, z. B. mit *Decticus verrucivorus* (Fig. 5). Hier ist der Apicalteil gut ausgebildet, der Radii Sector der Elytren entspringt deutlich vor der Mitte und entsendet einige Seitenzweige schräge nach rückwärts; die Media ist mächtig entwickelt und gibt zahlreiche Äste gegen den Hinterrand ab. Auch in den Hinterflügeln sind die beiden genannten Adern stark verzweigt.

Der Beginn der Reduktion zeigt sich schon bei *Platypleis stricta* und *montana*: hier besitzt die Media nur noch 4 Seitenzweige. Daß bei *Pl. montana* der Radii Sector mit der Media in Verbindung tritt, während dies bei *Pl. stricta* nicht der Fall ist, erscheint mir für unsere Betrachtung unwesentlich.

Noch weiter läßt sich die Reduktion des Apicalteils der Flugorgane in der *tessellata*-Gruppe verfolgen. Bei *Pl. tessellata* selbst gibt die Media nur noch 2—3 Seitenzweige ab. Bei *Pl. vittata* sind die Elytren schon kürzer als der Hinterleib; Radii Sector und Media sind schon stark in Rückbildung begriffen und zeigen in ihrer Ausbildung eine auffallende Variabilität: meist sind sie voneinander getrennt, doch können sie auch (wie bei *Pl. montana*) miteinander in Verbindung treten. Der Radii Sector entspringt schon hinter der Mitte, ist meist einfach, mitunter einfach gegabelt. Die Media ist ebenfalls einfach oder hat höchstens 2 Seitenzweige. Am weitesten geht in dieser Artengruppe die Rückbildung bei *Pl. orina*. Die Elytren sind kaum mehr halb-hinterleibslang; Radii Sector und Media sind vereinigt (die Verbindung zum Radius kann sogar häufig sehr undeutlich sein) und bilden miteinander eine einfache oder erst ganz am Ende einfach gegabelte Längsader.

Am interessantesten ist für unsere Untersuchung die *brachyptera-modesta*-Gruppe, einerseits deshalb, weil bei dieser die Reduktion der Flugorgane am weitesten fortschreitet, andererseits weil hier von einigen normal brachypteren Arten macroptere Varietäten bekannt geworden sind. Bei dieser Gruppe sind (bei den brachypteren Formen) Radii Sector und Media stets einfach oder höchstens einfach gegabelt. *Pl. brachyptera* steht hinsichtlich der Reduktion der Flugorgane auf demselben Stadium wie *Pl. vittata*, wie man aus dem Vergleich der oben gegebenen Beschreibung mit der Fig. 3 ersieht. Bei *Pl. roeselii* wird der Radii Sector erst knapp vor der Flügelspitze abgegeben. Dasselbe ist bei *Pl. modesta* der Fall, doch tritt er hier mitunter mit der Media in Verbindung, so daß er von dieser auszugehen scheint. Diese Erscheinung zeigt sich regelmäßig bei *Pl. raia* und *Pl. prenjica*. Bei *Pl. sepium* endlich sind die beiden

Adern stets miteinander vollständig vereinigt, so daß sie nur einen einzigen Längsstamm bilden, der meist vom Flügelgrunde ausgeht (Media; basaler Teil des Radii Sector verkümmert), seltner vom Radius (Radii Sector; basaler Teil der Media verkümmert), mitunter sind auch beide Ursprungsarme deutlich erhalten.

Es ist beachtenswert, daß bei den zuletzt genannten Arten, bei denen die Reduktion der Flugorgane hinsichtlich des Geäders — wenn auch nicht immer hinsichtlich der Größe der Elytren — am weitesten vorgeschritten ist, macroptere Formen nicht bekannt sind. Solche finden sich vielmehr nur bei *Pl. brachyptera* (Var. *marginata*), bei *Pl. roeselii* (Var. *diluta*) und bei *Pl. bicolor* (Var. *sieboldii*). Alle 3 langflügeligen Formen verhalten sich hinsichtlich ihres Flügelgeäders gleich, als Beispiel mag uns *marginata*¹⁾ dienen (Fig. 4). Der Apicalteil der Elytren ist weniger gut entwickelt als beim macropteren Stammtypus (*grisea*-Gruppe, *Decticus*): Radii Sector und Media haben nur je 1 oder 2 Seitenzweige (sehr selten 3). Auch bei den Hinterflügeln ist die Zahl ihrer Äste geringer geblieben, namentlich die distalen Seitenzweige bleiben verloren. Es zeigt sich uns also hier wiederum, was wir schon bei Besprechung der Xiphidien gesehen, daß bei den macropteren Formen normal brachypterer Arten zwar der Apicalteil der Flügel etwas besser entwickelt sein kann als bei den normalen, kurzflügeligen Formen; er kehrt aber niemals wieder zu der Entwicklungshöhe der langflügeligen Stammformen zurück, sondern im Vergleich mit dieser erscheint der Basalteil auf Kosten des apicalen vergrößert wie bei der typisch-brachypteren Form.

Wir wollen nun noch einige Fälle aus der Gruppe der Feldheuschrecken einer näheren Betrachtung unterziehen. Einen Beleg für die bisher stets konstatierte Regel bietet uns z. B. die Gattung *Arcyptera*. Bei der gewöhnlichen *A. fusca* ist bekanntlich das ♂ langflügelig, das ♀ brachypter. Wenn wir die Flügel der beiden Geschlechter vergleichen, so finden wir, daß das Präcostalfeld der Elytren beim ♂ (Fig. 20) wenig entwickelt ist, das Costalfeld (dessen Hauptteil weiter distal liegt) ist viel größer und breiter; der Radii Sector entspringt ungefähr $\frac{1}{3}$ vor der Spitze der Vorderflügel und gibt wie die ebenfalls wohlentwickelte Media mehrere Seitenzweige

1) Ich fand diese Varietät sehr zahlreich in der Nähe des Csorba-Sees (Hohe Tatra), selten und nur vereinzelt auf der Rohrerwiese am Hermanskögel bei Wien.

nach hinten ab. Ganz anders verhalten sich die Elytren beim ♀ (Fig. 21). Das Präcostalfeld reicht über die Flügelmitte und ist kaum schmaler als das Costalfeld. Radii Sector und Media entspringen weiter distal als beim ♂ und sind viel schwächer entwickelt und weniger verzweigt. Noch stärker ist der Apicalteil der Hinterflügel reduziert. Es zeigt sich also auch in diesem Falle wieder sehr deutlich, daß die Reduktion zuerst den distalen Teil der Flugorgane erfaßt und daß daher der proximale gewissermaßen auf Kosten des distalen vergrößert erscheint.

Dies ist noch auffälliger, wenn wir mit *Arcyptera fusca* die in beiden Geschlechtern brachyptere *A. brevipennis* vergleichen. Die beiden Arten stehen einander so nahe, daß BRUNNER anfangs die letztere nur für eine Varietät der ersteren gehalten hat. Das ♂ von *A. brevipennis* (Fig. 24) wiederholt nun im Bau seiner Elytren genau den Typus von *A. fusca* ♀: das Präcostalfeld ist verhältnismäßig viel besser, das Costalfeld viel schwächer entwickelt als bei *A. fusca* ♂, Radii Sector und Media treten relativ zurück. Und dabei bleibt es auch, wenn die Species gelegentlich per varietatem macroptere auftritt. Fig. 22 zeigt 1 ♀, Fig. 23 1 ♂ der langflügeligen Varietät von *A. brevipennis*, und es ist ohne weiteres zu ersehen, daß dieselbe keineswegs eine Rückkehr zum Ahnentypus (*A. fusca* ♂) darstellt, sondern daß die phylogenetische Geschichte der Flugorgane dem Geäder ihren unauslöschlichen Stempel aufgedrückt hat. Wie bei der brachypteren Form (Fig. 24) ist der Apicalteil weniger gut entwickelt als bei *A. fusca* ♂ (Fig. 20) und zwar beim ♀ (Fig. 22), dessen Flugorgane im Verhältnis zur Körperlänge kürzer sind, noch weniger als beim ♂ (Fig. 23).

Die bisher durchgehends vorgefundene Gesetzmäßigkeit gibt uns ein Mittel an die Hand, in etwaigen zweifelhaften Fällen zu entscheiden, ob eine vorliegende macroptere Form oder Art den ursprünglichen Stammtypus oder ein sekundär entstandenes abgeleitetes Stadium repräsentiert. Ich will dies an zwei Beispielen erläutern.

Bleiben wir zunächst bei den Chorthippen und betrachten jetzt die Gattung *Chorthippus* selbst. Hier haben wir in *Ch. pulvinatus* (Fig. 8) und *Ch. declivis* (Fig. 9) zwei Formen, die einander entschieden sehr nahe stehen und daher meist auch nur als Varietäten einer einzigen Species angesehen werden. Ich will dagegen nichts einwenden, möchte aber nur darauf hinweisen, daß sie voneinander mindestens ebenso verschieden sind wie *Stauroderus vagans* und

lesinensis oder wie *Stenobothrus nigromaculatus* und *istrianus* (welche KIRBY, Catal. Vol. 3, p. 161, 162 voneinander trennt). *Ch. declivis* unterscheidet sich von *pulvinatus* hauptsächlich durch den noch dickeren Kopf und die verkürzten Flugorgane. Wie wir das bisher immer gesehen haben, so ist auch hier der Apicalteil bei der macropteren Form weit besser entwickelt als bei der brachypteren: die Reduktion der Flugorgane ist auf Kosten des Apicalteils vor sich gegangen. *Ch. pulvinatus* entspricht also — um es mit dem vorher erwähnten Beispiel zu vergleichen — der Entwicklungsstufe von *Arcyptera fusca* ♂, *declivis* der von *A. brevipennis*.

Anders liegt die Sache bei *Chorthippus parallelus*. Auch hier findet sich — besonders deutlich beim ♀ — eine brachyptere (Fig. 1) und eine macroptere Form (Fig. 2). Die erstere folgt dem Typus von *Ch. declivis*; die macroptere dagegen entspricht nicht dem *Ch. pulvinatus*, sondern ist nichts als eine einfache Vergrößerung des *declivis*-Stadiums: der Apicalteil der Elytren ist relativ nicht besser entwickelt als bei der brachypteren Form. Hieraus ist leicht zu ersehen, daß wir in *Ch. pulvinatus* den ursprünglichen macropteren Ahnentypus vor uns haben, in *Ch. declivis* und *Ch. parallelus typicus* die brachypteren Deszendenten, während die langflügelige Form von *parallelus* erst eine sekundär aus der kurzflügeligen abgeleitete macroptere Entwicklungsstufe darstellt.

Noch augenfälliger zeigt sich dasselbe in der Gruppe der Zapfenheuschrecken, und zwar beim Genus *Podisma*. Hier ist die Erscheinung so auffallend, daß schon BRUNNER darauf aufmerksam wurde, obwohl er die Veränderungen des Flügelgeäders beim Reduktionsprozeß nicht eingehender im Detail studierte. Er sagt (Prodr., p. 225) von *P. alpina*:

„Die beiden Varietäten bieten ein vorzügliches Beispiel für die Entstehung der Arten durch allmähliche Modifikation der Charactere. Die gedrungene alpine Form mit kurzen Flügelrudimenten und abgestutztem Pronotumrande ist offenbar das letzte Extrem einer mit langen Flugorganen und dreieckigem Pronotumrande versehenen Species, welche am Amur vorkommt (c. m.) und für welche die oben als Var. *collina* angeführte Abänderung den Übergang bildet.“

Und weiter heißt es dann bei *Podisma pedestris* (l. c., p. 227):

„Die Exemplare mit vollkommen ausgebildeten Flugorganen weichen im übrigen Bau nur dadurch ab, dass das Pronotum sich rückwärts stark erweitert, die Form des Hinterrandes jedoch nicht verändert. Stellt man die einzeln vorkommenden, vollständig aus-

gebildeten Flugorgane mit ihrem unsicher verlaufenden Geäder neben die zwar kurzen, aber vollständig ausgebildeten Flügel des *P. alpinus* var. *collina*, so erhält man den Eindruck, dass die ersteren durch eine monströse Ausbildung der verkürzten Lappen entstanden sind, und daher eine Rückbildung darstellen, während die letzteren die im Niedergange befindlichen ursprünglichen Organe sind.“

Wir wollen diese Behauptung nun an der Hand der im Vorausgehenden bezüglich der Veränderung des Flügelgeäders bei der Reduktion der Flugorgane gemachten Erfahrungen nachprüfen. Als Vertreter der primär macropteren Zapfenheuschrecken kann von unseren einheimischen Arten *Calliptamus italicus* (Fig. 15) gelten. Der Apicalteil der Elytren ist hier nur um ganz wenig kürzer als der basale und ist von zahlreichen, dicht parallel nebeneinander verlaufenden Längsadern durchzogen: den Zweigen des Sector Radii und der Media sowie den zwischen ihnen eingeschalteten Venae spuriae.

Noch näher verwandt als *Calliptamus* sind mit *Podisma* die beiden amerikanischen Genera *Osmilia* und *Melanoplus*, weshalb auch über sie hier einige Worte gesagt seien. *Osmilia* repräsentiert so recht den ursprünglich macropteren Typus. Die Elytren sind hier lang und schmal, ihr Discoidalfeld reicht nicht einmal bis zur Mitte, der Apicalteil der Vorderflügel ist daher länger als der basale. Bei *Melanoplus* setzt allmählich die Reduktion der Flugorgane ein und zwar natürlich zunächst am Distalende. Bei den macropteren *Melanoplus*-Arten (z. B. *herbaceus*, *differentialis*, *bivittatus*) sind Apical- und Basalteil der Elytren ungefähr gleichlang, das Discoidalfeld reicht etwa bis zur Mitte. Die Rückbildung schreitet aber weiter. Die distalen Aderäste werden allmählich immer mehr reduziert, das Discoidalfeld reicht bis über die Mitte. Dieses Stadium repräsentiert etwa z. B. *Melanoplus devastator* und *Podisma alpina collina* (Fig. 16). Wenn die Reduktion jetzt noch weiter geht, so werden die Flugorgane endlich zu unansehnlichen Lappen mit (namentlich im Apicalteil) ziemlich reduziertem Geäder, z. B. bei *Melanoplus inops*, *Podisma alpina alpina* (Fig. 17), *P. frigida*, *P. pedestris* (Fig. 18); diese Lappen werden immer kleiner und schmaler (*P. schmidtii* und *P. fieberi*) und gehen endlich spurlos verloren (*P. salamandra*).

Diese Betrachtung hat uns bisher eigentlich noch nichts besonders Merkwürdiges gebracht; dies bietet sich uns vielmehr erst in der Tatsache, daß von *Podisma pedestris*, jener Species mit den auffallend stark reduzierten lappenförmigen Elytren, gelegentlich

macroptere Exemplare gefunden werden, deren Flügellänge die doppelte von gleichgroßen *collina*-Stücken erreichen kann. Von dieser Form sind Vorder- und Hinterflügel in Fig. 19 wiedergegeben. Obwohl diese also bedeutend größer sind als bei *collina*, stehen sie doch hinter derselben in bezug auf die Ausbildung des Geäders (namentlich im Apicalteil) relativ sehr zurück. Wie aus Fig. 19 ersichtlich, ist das Discoidalfeld im Verhältnis zur Elytrenlänge viel länger als bei *collina*, der Apicalteil daher kürzer, seine Adern nicht gut entwickelt. Während der hier bei *collina* zur Verfügung stehende Raum möglichst ausgenützt wird, indem die Längsadern dort dicht nebeneinander verlaufen, ist dies bei *P. pedestris longipennis* durchaus nicht der Fall: hier sind Radii Sector und Media nicht oder wenig verzweigt, und die von ihnen gebildeten Längsäste sind weit voneinander entfernt: die übrigbleibenden Zwischenräume sind von Venae intercalatae und von regellosem Quergeäder erfüllt. Also auch hier wiederum keine Rückkehr zum ursprünglichen macropteren Typus, sondern die im Laufe der Phylogenie durchgemachte Reduktion hat auch der sekundär langflügeligen Form ein charakteristisches Gepräge verliehen. Es ist also tatsächlich, wie schon BRUNNER angab, *collina* die in Rückbildung begriffene, von einem macropteren Ahnentypus stammende Form, die schließlich zu *alpina* führt, *pedestris longipennis* dagegen eine sekundär langflügelige Varietät der brachypteren *pedestris*, wie aus dem Flügelgeäder leicht nachzuweisen ist.

Wenn ich die Resultate meiner Untersuchungen zusammenfasse, so möchte ich sie in folgenden Hauptsätzen formulieren:

1. Die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren erfolgt in ganz gesetzmäßiger Weise, und zwar nicht etwa durch gleichmäßige Verkleinerung oder Rückbildung aller Teile, sondern vielmehr gewissermaßen vom Apicalende aus, so daß der distale Teil bedeutend stärker reduziert wird als der proximale.

2. Wenn die Reduktion der Flugorgane genügend weit fortgeschritten ist, so ist die neuerliche Entwicklung macropterer Formen unmöglich.

3. Wenn bei einer in Flügelreduktion begriffenen Formenreihe wieder macroptere Formen auftreten, so stellen diese keineswegs eine Rückkehr zum ursprünglichen macropteren Ahnentypus dar, sondern die bereits durchgemachte Rückbildung spiegelt sich im Bau und Geäder der Flügel deutlich wieder.

4. Auf Grund dieser Tatsachen ist es in Formenreihen, bei

welchen sich eine Reduktion der Flugorgane geltend macht, möglich, nach Merkmalen im Bau und Geäder der Flügel primär langflügelige Formen von solchen, die erst sekundär wieder macropter geworden sind, mit Sicherheit zu unterscheiden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 2.

- Fig. 1. Vorder- und Hinterflügel von *Chorthippus parallelus typicus* ♀.
 Fig. 2. Vorderflügel eines macropteren *Chorthippus parallelus* ♀.
 Fig. 3. Vorderflügel von *Platycleis brachyptera* ♀.
 Fig. 4. Vorder- und Hinterflügel von *Platycleis brachyptera* var. *marginata* ♂.
 Fig. 5. Vorder- und Hinterflügel von *Decticus verrucivorus* ♂.
 Fig. 6. Vorder- und Hinterflügel von *Hemiclonia lalandei* ♀.
 Fig. 7. Vorder- und Hinterflügel von *Clonia wahlbergi* ♂.
 Fig. 8. Vorder- und Hinterflügel von *Chorthippus pulvinatus* ♀.
 Fig. 9. Vorder- und Hinterflügel von *Chorthippus declivis* ♀.
 Fig. 10. Vorder- und Hinterflügel von *Xiphicera sabulosa* ♂.
 Fig. 11. Vorder- und Hinterflügel von *Xiphicera canescens* ♂.

Tafel 3.

- Fig. 12. Vorder- und Hinterflügel von *Xiphidion fuscum* ♂.
 Fig. 13. Vorderflügel von *Xiphidion dorsale* ♀.
 Fig. 14. Vorder- und Hinterflügel von *Xiphidion dorsale* var. *burri* ♀.
 Fig. 15. Vorder- und Hinterflügel von *Calliptamus italicus* ♀.
 Fig. 16. Vorder- und Hinterflügel von *Podisma alpina collina* ♂.
 Fig. 17. Vorderflügel von *Podisma alpina alpina* ♀.
 Fig. 18. Vorderflügel von *Podisma pedestris typica* ♀.

Fig. 19. Vorder- und Hinterflügel von *Podisma pedestris longipennis* ♀.

Fig. 20. Vorder- und Hinterflügel von *Arcyptera fusca* ♂.

Fig. 21. Vorder- und Hinterflügel von *Arcyptera fusca* ♀.

Fig. 22. Vorder- und Hinterflügel einer macropteren *Arcyptera brevipennis* ♀.

Fig. 23. Vorder- und Hinterflügel einer macropteren *Arcyptera brevipennis* ♂.

Fig. 24. Vorderflügel einer typischen *Arcyptera brevipennis* ♂.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über Geschlechtsbestimmung im allgemeinen und über die Bestimmung der primären Sexualcharaktere im besonderen.

Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Oogenese
von *Helix pomatia*.

Von

Reinhard Demoll,

Privatdozent und Assistent am Zoolog. Institut in Gießen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen.)

Mit Tafel 4—5 und 2 Abbildungen im Text.

Wenn auch die Untersuchungen der letzten Jahre gezeigt haben, daß den „Geschlechtschromosomen“ eine größere Verbreitung im Tierreich zukommt, als man ursprünglich anzunehmen geneigt war, und wenn auch gerade diese neueren Befunde wieder wichtige Stützen geboten haben für die Auffassung dieser Gebilde als Geschlechtsbestimmende Faktoren, so liegen doch noch genügend Schwierigkeiten vor, die uns abhalten müssen, eine Abhängigkeit des Geschlechts von ihnen als Tatsache hinzustellen, die über jeden Zweifel erhaben ist. Es ist wenig Hoffnung, auch durch eine noch so ausgedehnte kritische Untersuchung des gegebenen Materials die Sachlage nach der einen oder anderen Richtung hin heute schon vollständig entscheiden zu können. Und mit Resignation müssen

wir gestehen, daß wir nur so viel mit Sicherheit behaupten können, daß Geschlecht und akzessorische Chromosomen in irgendeiner Weise miteinander verknüpft sein müssen. Und selbst dieser Satz wird, wie wir im Verlauf der Betrachtung sehen werden, noch eine wichtige Einschränkung zu erfahren haben. Lassen wir ihn aber zunächst in dieser Form stehen, so gilt es nun zu entscheiden, ob das verschiedene Verhalten der Chromosomen eine für das Geschlecht irrelevante Begleiterscheinung derselben ist (Indexhypothese, HAECKER 1911) oder ob die Beziehungen derart sind, daß die betreffenden Chromosomen einen notwendigen Faktor bei der Ausbildung des Geschlechtscharakters darstellen, wobei es zunächst offen bleiben soll, ob ihnen eine Geschlechtsdeterminierung oder nur eine ausführende Funktion zugeschrieben wird.

Neigt man zu der zuerst angeführten Auffassung, so läßt man die Verantwortung auf sich zu zeigen, worauf diese an sich bedeutungslose, aber sicher vorhandene Verknüpfung des verschiedenen Verhaltens der akzessorischen Chromosomen mit dem Geschlecht beruht. Man mag darauf hinweisen, daß die Bedingungen, die Ei und Sperma den Chromosomen bieten, verschieden sind und daß es daher vorstellbar ist, daß diesen verschiedenen Bedingungen auch ein verschiedenes Gebaren eines Teiles der Chromosomen, nämlich derer, die sich in Degeneration befinden, entspricht und daß so eine Differenz in der Aktionsweise dieser Gebilde bei beiden Geschlechtern entsteht. Mit Absicht muß hier auf das verschiedene Verhalten und nicht auf einen verschiedenen Chromosomenbestand hingewiesen werden. Denn gerade Anhänger dieser Auffassung (GROSS 1906) deuten die akzessorischen Chromosomen im männlichen Geschlecht bei den Insecten in der Weise, daß sie das eine Chromosom als bivalent und insofern als den zwei weiblichen äquivalent ansprechen. Dann fordert nur das für jede der beiden Keimzellen spezifizierte Verhalten eine Erklärung; und diese wurde in eben angedeutetem Sinne versucht. Aber befriedigen kann sie, wie mir scheint, nicht.

Zunächst einige Worte über die Art der Deutung. Die Untersuchungen von STEVENS 1905, 1909, MORGAN 1906, 1909, v. BAEHR 1909, SCHLEIP 1911, BOVERI 1911, ZARNIK 1911, 1912 und DEMOLL 1911, 1912 haben ergeben, daß auch in solchen Fällen, wo Männchen entweder parthenogenetisch oder aus Zwittern entstehen, die Keimzellen derselben sich voneinander in der üblichen Weise unterscheiden. Ist nun bei den Männchen nur das Verhalten der akzessorischen Chromosomen ein verschiedenes gegenüber dem der Weibchen,

der Bestand aber derselbe, so läge hier kein besonderer Fall vor. Ist es aber die Zahl, die die Geschlechter unterscheidet, dann müssen hier in irgendeiner Weise Chromosomen eliminiert werden, damit die männlichen Keimzellen zu dem üblichen Chromosomenbestand gelangen können.¹⁾ Da aber das Entfernen von einem Chromosom tatsächlich beobachtet wurde, so liegt kein Grund vor zu zweifeln, daß in beiden Geschlechtern der Chromosomenbestand ein verschiedener ist.

Wenn sich auch bei Molluskenzwittern die Regelung der Chromosomenzahl nicht durch Elimination vollzieht, so entkräftet dies die Bedeutung der anderen Tatsachen in dieser Richtung keineswegs. Die Befunde an *Angiostomum* und *Aphis* erschweren aber noch wesentlich die Aufgabe, eine bedeutungslose Verbindung zwischen akzessorischen Chromosomen und dem Geschlecht zu konstruieren. Nehmen wir auch für diesen Fall an, daß das verschiedene Milieu ursprünglich solche Verhältnisse entstehen ließ, wie wir sie jetzt finden, daß also auch hier, so wie es in allgemein gehaltenen Hypothesen und in solchen, die ausdrücklich an die oben skizzierte Deutung anknüpfen, angenommen wird, die akzessorischen Chromosomen im Ei aktiver sind als in der männlichen Keimzelle und daß dieser verschiedene Grad von Aktivität die Unterschiede bedingt, so erweckt diese Vorstellung an sich schon, wie mir scheinen will, Zweifel, ganz unabhängig von den Zweifeln, die sich auf ihren erklärenden Wert beziehen. Ich glaube, die Betrachtung einer Reifeteilung lehrt uns, daß die gleiche oder ungleiche Verteilung der Heterochromosomen ganz unabhängig ist von einer eventuell ihnen zukommenden größeren oder geringeren Aktivität. Bei *Helix pomatia* fand ich, daß das akzessorische Chromosomenpaar sich hier durch nichts von den übrigen Chromosomen unterscheidet. In den Stadien, die die Vorbereitung für die Reifeteilungen darstellen, erkennt man nichts, was bei ihnen auf Degeneration oder

1) GROSS sagt 1906 von gelegentlich auftretenden Insectenzwittern: „Selbst wenn man das Vorhandensein von verschiedenen Chromosomenzahlen in den Zellen eines und desselben Organismus ruhig hinnehmen wollte, so müsste man doch ganz sonderbare Zellteilungsvorgänge bei der Entwicklung eines solchen Wesens annehmen“ p. 326—327. Da nun solche „sonderbare“ Teilungen bei regelmäßig auftretenden Zwittern (*Angiostomum*) und auch für den ähnlichen Fall bei *Aphis* gefunden werden konnten, so läßt dies doch die andere Auffassung als die wahrscheinlichere erscheinen.

geringere Aktivität hinwies. Dennoch verhalten sie sich bei der ersten Teilung anders als alle übrigen. Sie gehen zusammen nach einem Pol. Das, was aber besonders wichtig ist, ist die Tatsache, daß mit diesem Chromosomenpaar — wie ich in meiner früheren Untersuchung betonte — „soviel ich sehen konnte, nur eine einzige Spindelfaser, sicher aber nur Fasern des einen Poles in Beziehung treten“ (im Original nicht gesperrt), p. 118. Der Unterschied in beiden Geschlechtern beruht also hier lediglich im verschiedenen Verhalten der beiden Spindelfasern und nicht der Chromosomen selbst. Man müßte also schon, um diese Auffassung zu retten, in diesem Belegen des Chromosomenpaares von nur einem Pol aus den Ausdruck einer geringeren Aktivität sehen wollen. Und dies müßte doch wohl sehr gezwungen erscheinen.

Ebenso könnte hier angeführt werden die Art, wie bei *Angiostomum* das eine Chromosom eliminiert wird. SCHLEIP (1911a u. b) zeigte, daß es bei der Teilung zwischen den Tochterkernen liegen bleibt, während sein Partner in eine der beiden Kerne übergeht. Hier müßte das gleiche Milieu in den beiden Chromosomen eine verschiedene Aktivität hervorrufen.

Sollte sich die von GULICK (1911) angegebene Deutung der Erscheinung der Geschlecht-begrenzten Vererbung mit der Zeit als zutreffend erweisen — und es scheint alles dafür zu sprechen —, so dürfte dies insofern bei der Entscheidung dieser Frage mit herangezogen werden, als dann gezeigt wäre, daß Eigenschaften, die im akzessorischen Chromosom lokalisiert sind, in gleicher Weise im männlichen wie im weiblichen Geschlecht aktiviert werden können. Damit wäre ein weiterer Hinweis gegeben, daß es nicht die durch das verschiedene Milieu in differenter Weise beeinflusste Aktivität der akzessorischen Chromosomen ist, die in beiden Geschlechtern ihr verschiedenes Verhalten bestimmt. Doch scheinen mir schon die Beobachtungen über den Teilungsvorgang zu genügen, um dieser Auffassung gegenüber sehr skeptisch zu stimmen.

Wir wollen aber nicht über die Indexhypothese ein Urteil fällen, bevor wir ihre wichtigsten Stützen kennen gelernt haben. Zwei Beobachtungen sind hier anzuführen. v. BAEHR (1909) fand, daß bei *Aphis saliceti* das akzessorische Chromosom in diejenige Spermatocyte II. Ordnung wandert, die vorher schon durch Größe und Mitochondrienansammlung dazu bestimmt war. Inwiefern diese Tatsache für die Indexhypothese ins Feld geführt werden kann, ist nicht recht klar. Denn erstens wird mit dieser Verteilung noch kein Geschlecht be-

stimmt. Doch mag dies noch gelten, da man die Fiktion machen könnte, daß sich ein Spermatozoon parthenogenetisch entwickle und daß insofern hier im Prinzip eine Geschlechtsbestimmung vorliege. Aber inwiefern soll die Beobachtung, daß bestimmte Ursachen den akzessorischen Chromosomen einen bestimmten Weg vorschreiben, dies zu einer bedeutungslosen Begleiterscheinung herabdrücken? Darf man denn überhaupt erwarten, daß das Geschlechtschromosom autonom handelt, daß es unbekümmert um die Umwelt sich in die Zelle begibt, die es selbst erstrebt? Ich denke, wir nehmen ohne weiteres an, daß die Chromosomen geleitet werden und daß also der ungleiche Zustand der Mutterzelle in den verschiedenen Regionen und direkt der hieraus resultierende ungleiche Zustand der beiden Spindelpole die Entscheidung trifft. Wir nehmen dies stillschweigend an, ohne daß wir direkt andere Hinweise für diese Differenz finden als eben das Belegen der akzessorischen Chromosomen von nur einem Pol aus. Treten aber bei einem Objekt auch noch andere Erscheinungen zutage, die eine Ungleichheit der beiden Tochterzellen deutlich dokumentieren, so findet man plötzlich hierin einen Beweis, daß das akzessorische Chromosom etwas Bedeutungsloses darstellt, da es in seinen Bewegungen äußeren Ursachen zugänglich ist. Ich meine, wenn die Beobachtung von v. BAEHR hier vorgebracht werden dürfte, so hätte man mit dem gleichen Recht schon jede ungleiche Teilung in diesem Sinne verwerten dürfen, falls man an dem wohlbegründeten Satze BOVERI's festhält: der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt.

Beachtenswerter ist der Hinweis auf die Befunde von MORGAN (1909) an *Phylloxera*. Hier sind die Eier, die sich zu Männchen entwickeln und die daher ein akzessorisches Chromosom ausstoßen, bereits vorher zu erkennen. Hier liegt nicht eine Alternative vor wie oben, wo irgend etwas für diese oder jene Zelle entscheiden muß. Hier haben wir ein Problem, das uns vielleicht noch deutlicher und einfacher bei den Zwitterdrüsen der Pulmonaten entgegnet. Hier sind, wie wir sehen werden, männliche und weibliche Sexualzellen lange Zeit vollständig identisch. Dennoch kann man sagen, der Lage nach kann diese Zelle später sich zu einer Eizelle entwickeln, und jene wird entsprechend ihrem Milieu zu einer Samenzelle werden müssen. In beiden verhalten sich dann auch die akzessorischen Chromosomen verschieden. Wir fragen uns also: wird die Bedeutungslosigkeit der akzessorischen Chromosomen dadurch erwiesen, daß äußere Einflüsse entscheiden, ob in einer Zelle

die für die Eireifung oder ob in ihr die für die Samenreifung spezifischen Prozesse ablaufen sollen? Stellen wir zunächst die Gegenfrage: wäre in den angegebenen Fällen überhaupt ein anderer Weg möglich gewesen, der in geringerem Grade die akzessorischen Chromosomen von dem Milieu hätte abhängig werden lassen? Wenn wir die Fälle erwägen, die hier in Betracht kommen, so muß unsere Antwort lauten: nein. Wir sprachen von *Phylloxera*-Weibchen, die unbefruchtet verschiedenartige Individuen aus sich hervorgehen lassen sollen, deren Chromatinbestand als verschieden gefordert wird. Wir zogen ferner die Zwitter in den Kreis der Betrachtung, wo ebenfalls aus ein und derselben Urgeschlechtszellen verschiedene Keimzellen entstehen sollen. Hier müssen äußere Ursachen in der Weise eingreifen, daß es den Anschein erwecken könnte, als seien die Geschlechtschromosomen in ihrem differenten Verhalten nur ein Spielball des verschiedenen Milieus. Wenn aber hier nur dieser Weg übrig ist, so kann auch hierauf kein Beweis gegründet werden.

Und nun noch eine Frage an die Anhänger der Indexhypothese. Wie erklärt es sich nach dieser Hypothese, daß akzessorische Chromosomen eliminiert werden und daß sie gerade da eliminiert werden, wo es gefordert wird, wenn ihnen eine geschlechtsbestimmende Bedeutung zukommt? Mir scheint, die Befunde an *Phylloxera* und die an *Angiostomum* setzten den Anhänger der Indexhypothese in eine schwierigere Lage als ihren Gegner. Damit verlassen wir die Hypothese, die den akzessorischen Chromosomen keinen Einfluß bei der Geschlechtsbestimmung zugestehen will.

Neigen wir aber mehr zur anderen Ansicht und räumen den akzessorischen Chromosomen einen solchen Einfluß ein, so bieten sich uns zwei Wege dar. Wir können in diesen Gebilden die das Geschlecht determinierende Ursache vermuten, oder wir können ihnen nur eine ausführende Funktion zuerkennen. Zwischen diesen beiden Möglichkeiten hat man zu wählen. So schien es wenigstens bisher. Aber die Entscheidung wollte nicht gelingen, und man stieß hier wie dort auf Schwierigkeiten.

Da wurde von BOVERI (1911) das Augenmerk auf eine dritte Möglichkeit gelenkt, und unabhängig von ihm kam auch SCHLEIP (1911b) zur selben Vorstellung. Es handelt sich darum zu prüfen, ob nicht der Sachverhalt derart sein könne, daß die akzessorischen Chromosomen lediglich das Geschlecht des Somas bestimmen, daß aber das der Keimdrüsen anderen Einwirkungen unterliege. Zu dieser Auffassung wurden BOVERI und SCHLEIP durch das Studium des Chromosomen-

zyklus von *Angiostomum* hingeleitet. Und sie hat in der Tat etwas Bestechendes; denn sie löst nicht nur die Schwierigkeiten für diese Form, sondern auch für die zwittrigen Mollusken, bei denen ebenfalls Geschlechtschromosomen vorkommen. All diese Tiere sind, wie HESCHELER (1900) früher ausführte, nur zwittrig hinsichtlich der Keimdrüsen, während das Soma nur weibliche Charaktere enthält. Nur dieses entspricht also der Chromosomenzahl $n + 2x$, die trotz der Ungleichheit der Spermatozoen $\left(\frac{n}{2} + x \text{ und } \frac{n}{2}\right)$ dadurch garantiert wird, daß die Spermatozoen mit $\frac{n}{2}$ Chromosomen nicht zur Befruchtung gelangen (SCHLEIP, BOVERI, ZARNIK, DEMOLL). — Mit dieser Annahme müssen auch die Beweise gegen die „Geschlechtschromosomen“ verschwinden, die man aus den bei Farnen und ihren Prothallien beobachteten Verhältnissen gezogen hat. Denn hier handelt es sich immer nur um primäre Sexualcharaktere. Das ist überhaupt bei den Pflanzen stets zu beachten. —

Versuchen wir nun auf dem von BOVERI gewiesenen Pfad weiter vorzudringen und den verschiedenen Möglichkeiten der Geschlechtsbestimmung nachzugehen und sie zu prüfen, um den Kreis derjenigen, die in Betracht kommen können, enger zu ziehen.

Wir nehmen zunächst die sekundären Geschlechtscharaktere vor und werden dies Problem ganz unabhängig von dem, das uns die Keimdrüsen aufgeben, fortführen können. Manche Überlegungen gelten freilich hier wie dort, doch zwingt uns nichts in das zweite Problem tiefer einzudringen, um dem ersten näher kommen zu können.

Da die Erscheinungen, die man in den MENDEL'schen Gesetzen zum Ausdruck bringt, eine unverhoffte Präzision und Faßbarkeit des fast unentwirrbar scheinenden Vererbungsproblems offenbaren, so lag schon früh die Vermutung und wohl auch der Wunsch nahe, auch in der Bestimmung des Geschlechtes mendelnde Faktoren am Werke zu finden. Bei MENDEL selbst finden sich schon entsprechende Äußerungen. Und als seine Entdeckungen vor einem Jahrzehnt begannen Einfluß zu gewinnen auf die Biologie, da wurde dann auch bald dieser Gedanke MENDEL's wieder aufgegriffen (STRASBURGER, CASTLE u. A.). Seither ist schon viel für und wider diese Hypothese vorgebracht, die verschiedenen Eventualitäten scharfsinnig durchdacht und die Resultate zahlreicher Experimente auf diese und jene Deutungsmöglichkeit hin analysiert worden. Doch konnte eine Einigung noch nicht erzielt werden, wenn sich auch wohl schon bemerken läßt, daß die Kritik

der letzten Jahre doch mehr und mehr dazu beigetragen hat, dem liebgewordenen Gedanken skeptischer gegenüberzutreten.

Auf jeden Fall war es diese Idee wohl wert, lebhaft diskutiert zu werden. Und sie ist es heute noch, wenn man auch die Hoffnung aufgeben muß, die Einfachheit der Erscheinungen hier wiederzufinden, wie sie manche somatische Eigenschaften hinsichtlich ihrer Übertragung auf die Nachkommenschaft zeigen.

Wenn ich jetzt dazu übergehe, nach Art einer Disposition, die uns nachher leiten soll, die verschiedenen Möglichkeiten, die für die Bestimmung der sekundären Geschlechtscharaktere — so weit ich sehe — in Betracht kommen, aufzuführen, so werde ich an die Spitze die Frage stellen, ob das Geschlecht mendelt. Die Diskussion dieses Punktes wird uns manches zu erwähnen zwingen, worauf wir uns hier und dort wieder berufen können.

Es sei hier darauf hingewiesen, daß wir oben zur Ansicht geführt wurden, daß der Verkettung der akzessorischen Chromosomen mit dem Geschlecht der sekundären Sexualcharaktere eine Bedeutung zuerkannt werden muß.¹⁾ Auf dieser Auffassung baut sich das folgende auf.

Die Möglichkeiten, die für die Bestimmung der sekundären Geschlechtscharaktere in Betracht kommen können.

1. Die Anlagen, die das sekundäre Geschlecht repräsentieren, mendeln.

2. Nicht die Anlage, sondern ein Faktor, der jeweils ein bestimmtes Geschlecht auslöst, mendelt.

3. Der Faktor, der das sekundäre Geschlecht bestimmt, mendelt nicht. Er wird gegeben durch:

a) die Quantität der akzessorischen Chromosomen. Wir bezeichnen diese Annahme als Volumenhypothese.

b) die Zahl der akzessorischen Chromosomen = Portionenhypothese.

c) den Zustand der akzessorischen Chromosomen = Bindungshypothese.

ad 1. Die Anlagen, die das sekundäre Geschlecht repräsentieren, mendeln. CASTLE trat dieser Frage zuerst näher. Er kam zu der Vorstellung, daß beide Geschlechter heterozygot seien.

1) Wenn bei *Ascaris megalcephala* die akzessorischen Chromosomen bei der Diminution abgeworfen werden, so scheint dies dafür zu sprechen, daß ihnen hier nur ein Einfluß auf die Keimdrüsen zukommt. Doch bleibt unsere Behauptung auch dann bestehen, wenn die Bestimmung eine mittelbare, durch die Keimzellen bewirkte ist.

Also F(M) und M(F). Bei der Befruchtung müßte also immer der Zufall entscheiden, ob F oder M dominant wird. Außerdem ist selektive Befruchtung vorauszusetzen, und schließlich läßt diese Hypothese eine Bezugnahme auf die akzessorischen Chromosomen vermissen. Nur der zweite Punkt verlangt, etwas näher auf ihn einzugehen. Da wir jedoch der gleichen Forderung (selektive Befruchtung) auch in der allgemeiner angenommenen Ausarbeitung dieses Gedankens von BATESON, PUNNETT und G. SMITH begegnen, so werden wir diese Diskussion hier anknüpfen.

Nach diesen Autoren ist nur das eine Geschlecht, und zwar das mit den beiden akzessorischen Chromosomen, heterozygot, das andere homozygot. Nehmen wir also an, das Weibchen hat den vollen Chromosomenbestand, so enthält es die Allelomorphen W (dominant) und m (recessiv). Das Männchen enthält nur m.

Die Schwierigkeiten, die dieser Annahme entgegenstehen, wurden von WILSON und MORGAN deutlich hervorgehoben.

Zwei Konsequenzen sind gegeben, die eine Entscheidung über die Annehmbarkeit der Hypothese zulassen. Einmal muß ein Geschlecht homozygot sein, d. h. es darf nur die Anlagen für einen der beiden sekundären Charaktere aufweisen. Dann wird eine selektive Befruchtung gefordert, da sonst die Konstellation Wm und m nicht gewahrt bliebe.

Wir wollen erst untersuchen, was hiergegen vorgebracht werden kann, und werden dann zu prüfen haben, inwieweit die Gründe, die diese Hypothese stützen sollen, ihre Aufgabe erfüllen.

Eine selektive Befruchtung ist an sich schon insofern etwas unwahrscheinlich, als sie eine Komplikation darstellt. Doch dürfte uns dies nicht veranlassen, sie von der Hand zu weisen, wenn sich nicht ernstere Argumente dagegen vorbringen ließen. Solche liegen aber meines Erachtens vor. Manche komplizierte Resultate von Bastardexperimenten, für die der Schlüssel zu ihrem Verständnis gefunden ist und die uns nun in ihrer ganzen Komplikation doch recht einfach erscheinen, zeigen, daß, von der betreffenden Erklärungsweise ausgehend, in ihnen ein Beweis gegen selektive Befruchtung gefunden werden kann.

Nehmen wir die bekannten Bastardierungsversuche, die DONCASTER u. RAYNOR mit dem Stachelbeerspinner (*Abraaxas grossulariata*) und einem im Freien bisweilen beobachteten albinotischen Weibchen dieser Art (*lacticolor*) vornahmen. Hier ist das Weibchen mit nur einem akzessorischen Chromosom ausgestattet, also nach obiger

Hypothese homozygot. Wir haben also im Sinne von BATESON, PUNNETT und SMITH die männlichen Gameten Mg und wg, wobei g den *grossulariata*-Charakter angibt. Da sich aber nach der oben erwähnten Deutung zeigt, daß der *lacticolor*-Charakter in dem akzessorischen Chromosom lokalisiert gedacht werden muß, so haben wir die weiblichen Gameten wl und o, wobei o das Ei ohne akzessorisches Chromosom bezeichnet. Die erste Generation (F) ergibt dann bei selektiver Befruchtung

$$\begin{array}{cc} \text{Mg} & \text{wg} \\ | & | \\ \text{wl} & \text{o} \\ \hline \text{Mwgl} & \text{wog} \end{array}$$

also da g über l dominiert, *grossulariata* Männchen und -Weibchen. Eine nicht selektive Befruchtung würde außerdem ergeben MÖg und wogl. Also ebenfalls lauter *grossulariata*. Die erste Generation kann demnach noch nicht entscheiden. Nun haben DONCASTER u. RAYNOR weiter ein *grossulariata*-Männchen von F₁, das also heterozygot sein mußte, mit einem *lacticolor*-Weibchen rückgekreuzt. Dabei müßte das Männchen Mwgl, falls selektive Befruchtung stattfindet, nur aufspalten können in Mg und in wl. Denn das l war ja in *lacticolor* mit dem w verknüpft. Die Kreuzung gibt dann:

$$\begin{array}{cc} \text{Mg} & \text{wl} \\ | & | \\ \text{wl} & \text{o} \\ \hline \text{Mwgl} & \text{wlo} \end{array}$$

Es dürfen also nur entstehen *grossulariata*-Männchen und *lacticolor*-Weibchen. Das Experiment gibt aber der nicht selektiven Befruchtung recht. DONCASTER u. RAYNOR erhielten 63 *gross.*-♂♂, 62 *gross.*-♀♀, 65 *lact.*-♂♂, 70 *lact.*-♀♀. Eine selektive Befruchtung findet also nicht statt, es sei denn, daß die Annahme von CASTLE und GULICK, daß der Charakter, der die Erscheinung der Geschlechtsbegrenzten Vererbung zeigt, in dem akzessorischen Chromosom lokalisiert ist, eine irrije ist. Dagegen spricht aber die Klärung, die sie in diese verwickelten Verhältnisse bringt.

Wir halten also daran fest, daß eine selektive Befruchtung nicht besteht. Damit ist die Frage, ob die Geschlechtsanlagen selbst mendeln, bereits erledigt. Dennoch unterziehen wir auch die zweite aus dieser Annahme entspringende Konsequenz einer kurzen Besprechung. Es genügen wenig Worte, zumal da in letzter Zeit häufiger darauf hingewiesen wurde, daß der Homozygotie des einen

Geschlechts Tatsachen gegenüberstehen, die zeigen, daß beiden Geschlechtern die Anlagen für beide Sexualcharaktere zukommen. GOLDSCHMIDT (1911) gibt folgende Zusammenstellung: „Die Fasanenhenne führt, wie schon DARWIN hervorhob, in eine Kreuzung den Schwanzschmuck des Männchens ein, den sie nicht besitzt, der Hahn aus einem fruchtbareren Stamm vererbt das gute Eierlegen, das er selbst nicht kann,“ (p. 388 u. 389) und weiter unten: „Die alte Henne wird hahnenfedrig, der Kapaun in manchen Charakteren (nicht in allen) hühnerartig, die kastrierte Kuh nimmt männliche Charaktere an, der Ochs weibliche, die virago und der Eunuch zeigen das gleiche.“ Es folgen dann noch einige Tatsachen, die sich jedoch nur auf das eine der beiden Geschlechter beziehen. All die zitierten Angaben beziehen sich auf die sekundären Charaktere und können daher in unserer Betrachtung verwendet werden. Freilich ist nicht mit Sicherheit zu unterscheiden, ob in den Umbildungen, die die Männchen erfahren, ein „Weiblich-werden“ gesehen werden darf oder ob sie nur als ein Zurückkehren zu einem Jugendstadium aufzufassen sind. Wie dem auch sei, es bleibt als Beweis für die Heterozygotie der Männchen ihre Fähigkeit weibliche Charaktere zu vererben. — Ihre geringere Neigung zur Zwitterbildung wird uns später vielleicht auch ohne Annahme einer Homozygotie erklärlich erscheinen. — Wir finden somit auch die zweite Forderung unerfüllt. Die Anlagen der sekundären Geschlechtscharaktere können daher nicht selbst als mendelnd gedacht werden.

2. Nun läßt sich aber die Schwierigkeit, die das Postulat der Homozygotie setzt, leicht umgehen. Man nimmt an, daß beide Geschlechter heterozygot sind in bezug auf die Anlagen der sekundären Charaktere. Und man stellt sich nun weiter vor, daß nicht die Anlage, sondern ein Faktor, der jeweils ein bestimmtes Geschlecht auslöst, mendelt. Das eine Geschlecht ist also dann nur in Rücksicht auf diesen Faktor homozygot. Es hat dies den Vorteil, daß man nun solche Fälle wie Hahnenfedrigkeit etc. damit erklärt, daß man sagt, der adäquate Reiz, der das sekundäre Geschlecht bestimmt, ist der erwähnte mendelnde Faktor. Aber es mag noch manche andere Reize geben, die in mehr oder weniger abnormen Fällen auf diese Anlagen einzuwirken vermögen und die daher gelegentlich in Widerstreit mit jenem Faktor kommen können.

Dieser Vorteil kann uns aber nicht bestimmen, dieser Auf-

fassung zu huldigen. Denn die andere Schwierigkeit bleibt nach wie vor bestehen. Es wird auch hier eine selektive Befruchtung gefordert, und eine solche existiert allem Anschein nach nicht. Man vergesse nicht, daß der hypothetische Faktor eine Beziehung zu den akzessorischen Chromosomen zeigen muß, daß man ihn sich also der Einfachheit wegen am besten in diesen Gebilden selbst lokalisiert denkt. Diese Verkettung aber ist es, die, wie leicht einzusehen, eine selektive Befruchtung fordert.

Es erübrigt daher näher darauf einzugehen, wie dieser Faktor beschaffen sein könnte, nachdem uns diese Überlegung gezeigt hat, daß das sekundäre Geschlecht auch nicht durch einen mendelnden Faktor bestimmt sein kann.

Bisher hat es sich darum gehandelt, ob die Geschlechtsbestimmung durch verschiedene Qualitäten gegeben wird. Wir werden sehen, daß dies zusammenfällt mit der Frage, ob Mendelismus eine Rolle spielt oder nicht. Denn wenn wir jetzt dazu übergehen, die Frage zu diskutieren, ob nichtmendelnde Anlagen in Betracht zu ziehen sind, so wird uns bald deutlich werden, daß es sich von nun an nur um Faktoren quantitativer Natur handeln kann. Der Vollständigkeit wegen sei hier angeführt, daß auch dann, wenn die Geschlechtschromosomen nicht durch ihre verschiedenen Qualitäten wirken, ein Fall denkbar ist, wo wenigstens ein akzessorisches Chromosom spezifische Anlagen besitzt. Wir finden ihn bei Echinodermen realisiert. Hier entspricht, wie BALTZER (1909) gefunden hat, den zwei stäbchenförmigen, sich weiter nicht unterscheidenden akzessorischen Chromosomen der Männchen im weiblichen Geschlecht nur ein stäbchenförmiges. Der Partner derselben fehlt aber auch hier nicht. Er zeichnet sich jedoch zu bestimmten Zeiten durch eine hakenförmige Gestalt aus. Dieses Chromosom bleibt, wie leicht einzusehen, stets im weiblichen Geschlecht; und insofern muß man hier sowie für eine Menge Insecten, wo der Fall ähnlich liegt, die Konzession machen, daß — allgemein gesagt — überall da, wo jeder Gamet akzessorische Chromosomen enthält, für die eine Gametensorte desjenigen Geschlechts, das zwei verschiedene Gameten bildet, an eine Spezifität seines akzessorischen Chromosombestandes gedacht werden kann.¹⁾

Doch bevor wir festzustellen versuchen, daß nichtmendelnde

1) Sollte es sich herausstellen, daß es auch bei den Seeigeln das männliche Geschlecht ist, das den ungleichen Chromosomenbestand besitzt, so ändert dies an der Sachlage nichts.

Faktoren auch nicht qualitativer Natur sein können, müssen wir, um den oben verworfenen Vorstellungen gerecht zu werden, auch die Argumente prüfen, die ein Mendeln wahrscheinlich machen oder beweisen sollen.

Daß das Verhalten der akzessorischen Chromosomen und ihre Beziehung zu dem Geschlecht verleiten kann, auch in dem Geschlecht eine mendelnde Eigenschaft zu vermuten, ist sehr begreiflich. Aber diese Beziehung kann uns nur zur Prüfung der Sachlage auffordern, nicht aber als ein Argument nach einer Richtung hin ausgespielt werden.

GOLDSCHMIDT führt die Veränderungen an, welche die von *Sacculina* befallenen *Inachus*-♂♂ zeigen, und meint, die Tatsache, daß die ♂♂ allein sich dem entgegengesetzten Geschlecht stark nähern, könne wohl für die Annahme einer Heterozygotie der ♂♂ und einer Homozygotie der ♀♀ ins Feld geführt werden. Er selbst findet darin durchaus keinen zwingenden Grund, wie er auch zu der Ansicht kommt, daß „die sekundären Geschlechtscharaktere... aus der Frage, ob das Geschlecht ein mendelnder Charakter ist, ausscheiden“ müssen, p. 390. Wir sehen hier übrigens, daß auch GOLDSCHMIDT auf eine Scheidung der Frage nach der Bestimmung der primären und der sekundären Charaktere in seinem Werk hingeführt wird.

Was die Veränderungen, die das *Sacculina*-Männchen allein in stärkerem Maße zeigt, anlangen, so darf wohl darauf hingewiesen werden, daß es sehr wohl möglich ist, daß die Produkte der inneren Secretion der mächtigen Ovarien des Parasiten auch in den Körper des Wirts gelangen. Dies wird um so wahrscheinlicher, als die Nahrung des Parasiten den Körpersäften des *Inachus* direkt entzogen wird und somit eine Substanzabgabe an den Wirt nichts prinzipiell Neues bieten würde. Man wird sogar kaum die Vermutung von der Hand weisen können, daß die Stoffwechselprodukte von *Sacculina* z. T. auf dem Wege durch das Blut des Wirtes und durch dessen Excretionsorgane nach außen befördert werden. Wir dürfen uns vielleicht die *Sacculina* als ein Organ oder besser als eine pathologische Gewebsbildung innerhalb des Wirts vorstellen, die diesem Stoffe entnimmt und auch Stoffe an ihn abgibt. Die inneren Secrete der Ovarien würden dann die Bildung der relativ viel kleineren Hoden hemmen und zur Bildung von Eiern Veranlassung geben.

Aber auch wenn wir nicht zu diesem Erklärungsversuch greifen wollen, so kann die Tatsache, daß hier die Weibchen keine An-

näherung an die männlichen Formen zeigen, jedenfalls nicht als Beweis für ihre Homozygotie angeführt werden.

Einen wirklichen Beweis hat man auf botanischem Gebiet zu finden geglaubt. Es liegen hier mehrere Fälle vor, von denen einige so kompliziert sind, daß sie jedem Erklärungsversuch heute noch Schwierigkeiten bereiten. Ein Bastardierungsergebnis aber scheint so klar auf das Mendeln des Geschlechts hinzuweisen und wird daher immer wieder als Hauptargument angeführt, daß wir es näher kennen lernen müssen. Wir werden dann sehen, daß diese Resultate noch sehr viel einfacher an der Hand längst bekannter Tatsachen ihre Lösung finden und damit den Wert, der ihnen bisher in dieser Richtung zugesprochen wurde, verlieren.

CORRENS kreuzte *Bryonia alba* mit *Bryonia dioica*. Diese ist getrenntgeschlechtlich, jene ist einhäusig. CORRENS überlegte nun so: die monözische *alba* muß jedem Gameten nicht nur die Anlagen für beide Geschlechter mitgeben, sondern auch die Tendenz, beide Anlagen zur Entfaltung zu bringen, da Einhäusigkeit sich vererbt. Die Gameten von *alba* sind sich also alle gleich, und zwar sind sie heterozygot. Ist aber der eine Gamet bekannt, so läßt das Resultat der Befruchtung auf die Beschaffenheit des anderen, noch unbekanntes (*dioica*) Schlüsse ziehen. Ist nämlich die zweihäusige *dioica* in jedem Geschlecht heterozygot, so sind sowohl die männlichen als auch die weiblichen Gameten halb und halb verschieden oder, mit anderen Worten: es gibt dann sowohl zweierlei Samen als auch zweierlei Eier. Da die *alba*-Gameten nun alle einander gleich sein müssen, so muß bei dieser Voraussetzung die Nachkommenschaft ganz gleich ausfallen, ob man nun *alba*-♂♂ mit *dioica*-♀♀ oder umgekehrt *alba*-♀♀ mit *dioica*-♂♂ kreuzt. Zeigt sich aber in beiden Fällen eine verschiedene Nachkommenschaft, so weist dies darauf hin, daß die *dioica*-Gameten im einen Geschlecht zum Teil andere Charaktere haben als im anderen.

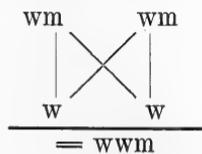
Ich nehme hier gleich vorweg, daß CORRENS selbst in seinen Versuchen nur einen Beweis findet dafür, daß bei getrenntgeschlechtlichen Formen alle Eier einander gleich sind; die Ureier sind homozygot, jedoch nur hinsichtlich ihrer Tendenz zur Bildung eines Geschlechts, nämlich des weiblichen. Die Samenzellen dagegen enthalten zum Teil Tendenz für ♀♀, zum Teil Tendenz für ♂♂. Die Männchen sind demnach heterozygot. Alle Gameten aber enthalten nach CORRENS beiderlei Anlagen. In dieser Hinsicht sind alle heterozygot. Die „Tendenz“ präzisiert er als Entfaltungsfähigkeit

der heterozygoten Anlage; die Anlagen sind nach ihm nicht in den akzessorischen Chromosomen lokalisiert. Wenn sie aber in Autosomen liegen, und wenn ferner die bestimmenden Faktoren in den Anlagen selbst gegeben sind, so bleibt für die akzessorischen Chromosomen kein Ressort mehr übrig in der Reihe der Geschehnisse, die ein bestimmtes Geschlecht zur Entwicklung gelangen lassen. CORRENS selbst spricht davon, daß es sich bei diesen Gebilden wohl „nur um sekundäre Veränderungen — um ein äußeres Zeichen der Verschiedenheit“ handelt (1907, p. 64). Es ist demnach seine Auffassung bereits mit der Indexhypothese erörtert worden. Wir konnten uns nicht von ihrer Haltbarkeit überzeugen.

Nun wurden aber die Ergebnisse von CORRENS auch in anderem Sinne gedeutet von Autoren, die die Indexhypothese verwarfen. Man hat geglaubt, hier wirklich einen Beweis zu finden für die Homozygotie des einen Geschlechts, und zwar nicht für eine Homozygotie der Tendenzen, sondern, da diese abgelehnt wurden, für eine der Anlagen selbst. Ich gebe hier die Auslegung, die diese Bastardierungsversuche von BATESON erfahren haben.

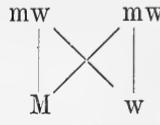
Die Gameten der einhäusigen Form sind heterozygot, d. h. sie enthalten mw gekuppelte ohne Dominanz des einen Charakters. Unter dieser Voraussetzung erklären sich nun die Ergebnisse nur — so meint BATESON —, wenn die zweihäusige Form im weiblichen Geschlecht homozygot ist, also ww enthält, im männlichen dagegen heterozygot, also Mw enthält.

Die Kreuzung *alba*-♂ mit *dioica*-♀ ergab eine Nachkommenschaft von 587 ♀♀ und 2 ♂♂. Wurden aber *alba*-♀ und *dioica*-♂ gekreuzt, so erhielt CORRENS eine Nachkommenschaft von ebensovielen Weibchen wie Männchen, nämlich 38 ♀♀ und 38 ♂♂. Sehen wir zunächst von den 2 ♂♂ bei der ersten Kreuzung ab, so haben wir dort nur Weibchen, hier beide Geschlechter zu gleichen Teilen, also genau das, was zu erfolgen hat, wenn *dioica* im weiblichen Geschlecht homozygot (ww , Gameten w und w), im männlichen dagegen heterozygot (Mw , Gameten M und w) ist. Veranschaulichen wir uns kurz die Kreuzung. Jeder Gamet von *alba* ist zwitterig oder heterozygot ohne Dominanz des einen Charakters. Wir haben also im ersten Falle *alba*-♂ mit *dioica*-♀:



Da nun w über m dominiert, so ergeben sich nur Weibchen. Die 2 Männchen bleiben allerdings unerklärt.

Die zweite Kreuzung muß sich vollziehen zwischen den Gameten



Es ergibt sich: Mmw und wmw , also zu gleichen Teilen Männchen und Weibchen.

Dies scheint nun allerdings sehr für eine Homozygotie der *dioica*-Weibchen zu sprechen. Ich glaube aber, daß eine andere Erklärung noch besser fundiert ist. Wir wissen heute von verschiedenen Zwittern im Tierreich oder Formen, die in ihrem Generationswechsel einen Zwitter einschließen, daß zwar zweierlei Spermatozoen entstehen, daß aber nur die zur Befruchtung gelangen, die das akzessorische Chromosom enthalten. Diese Erklärung hat den Vorzug, an Befunde bei anderen Zwittern anknüpfen zu können und nicht zu Hilfs-hypothesen (Kuppelung von wm in den Gameten mit Verlust der Dominanz) greifen zu müssen. Nun konnten zwar bei Pflanzen bisher noch keine akzessorischen Chromosomen nachgewiesen werden. Doch wir werden am Schluß unserer Betrachtung sehen, daß auch hier wohl eine physiologische Differenzierung in Auto- und akzessorischen Chromosomen vermutet werden darf. Wir behandeln daher zunächst die männlichen Gameten wie solche von Tieren und charakterisieren sie als mit und ohne akzessorische Chromosomen ausgestattet. Dann klärt sich hier der Sachverhalt, ohne daß eine Homozygotie der *dioica*-Weibchen angenommen werden muß. Bei der ersten Kreuzung haben wir jetzt von seiten *alba*-♂ nur Gameten, die das akzessorische Chromosom besitzen; *dioica*-♀ liefert Eier, die ebenfalls alle mit dem akzessorischen Chromosom ausgestattet sind. Also müssen die befruchteten Eier alle wieder zwei akzessorische Chromosomen zeigen, d. h. sie müssen zu Weibchen werden. Im zweiten Falle aber haben zwar wiederum alle Eier das Chromosom, aber von den *dioica*-Spermatozoen sind ja normalerweise alle befruchtungsfähig. Es resultieren also ebensoviel Eier mit 1 wie mit 2 akzessorischen Chromosomen. Auch für die 2 ♂♂ der ersten Kreuzung läßt sich jetzt eine Vermutung aufstellen. Es ist ja wohl denkbar, daß ab und zu Spermatozoen des Zwitters, die nicht das akzessorische Chromosom besitzen, die alte verloren gegangene Fähigkeit wieder zeigen und zur Befruchtung gelangen, vielleicht besonders leicht Eiern gegenüber, die für jede Sorte von Sperma-

tozoen aufnahmebereit sind. Denn es ist wohl denkbar, daß die Zwittereier bereits eine Art Gewöhnung an die Spermatazoen mit akzessorischen Chromosom zeigen, so daß diese Gewöhnung es verhindert, daß eventuell noch lebenskräftige der anderen Sorte zur Geltung kommen können.

Wie dem auch sei, auf jeden Fall scheint mir die oben gegebene Erklärung zu genügen, um zu zeigen, daß auch in dem geistvoll angelegten Experiment von CORRENS kein zwingender Beweis für das Mendeln der sekundären Geschlechtscharaktere vorliegt.¹⁾

Auf andere Fälle, wie z. B. auf den von SHULL, näher einzugehen, halte ich nicht für geraten. Die Sachlage ist hier meist viel zu verwickelt, als daß eine Diskussion wesentlich fördern könnte. So handelt es sich bei SHULL um Kreuzung zwischen einem gelegentlich aufgetretenen Zwitter und der normalen diöcischen Form. Dem Umstand entsprechend, daß hier wohl Störungen im Chromatinbestand aufgetreten sind, die den Zwitter entstehen ließen, sind die Resultate auch sehr kompliziert, und die Annahme einer Hetero- und Homozygotie gibt uns nicht die geringste Aufklärung darüber, warum Männchen und Zwitter in unregelmäßiger Weise sich gegenseitig vertreten können. Das, was aber mit dieser Annahme gewonnen wird, das kann auch in anderer Weise ebensogut erklärt werden. Das Rätsel, das hier aber vorliegt, bleibt unberührt. Wir werden später, wenn wir die Entscheidung über den Charakter der Geschlechtsbestimmenden Ursachen getroffen haben, noch den Versuch machen, diesen Kreuzungsergebnissen näher zu kommen.

Nach Prüfung der Gründe, die für den mendelnden Charakter des Geschlechts ins Feld geführt werden, sehen wir keine Veranlassung, unsere vorhin gewonnene Auffassung zu ändern. Das Hindernis lag, wie wir sahen, darin, daß die akzessorischen Chromosomen als qualitativ verschieden angenommen werden mußten. Dies bedingte einerseits selektive Befruchtung, andererseits Homozygotie in einem der beiden Geschlechter. Beides konnte nicht akzeptiert werden. Unsere Zurückweisung einer Übertragung des Mendelismus auf das Geschlecht trifft demnach auch jede Vorstellung einer in dieser Hinsicht wirksamen qualitativen Differenz zwischen den einzelnen akzessorischen Chromosomen, und es bleiben uns nur noch die quantitativen Eigenschaften als Geschlechtsbestimmer übrig.

1) Dieselbe Erklärung hat auch R. HERTWIG in der eben erschienenen Arbeit gegeben: „Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen“, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 32, 1912.

Neuerdings ist freilich nochmal der Versuch gemacht worden, dem Geschlecht seine mendelnde Eigenschaft zu retten (CASTLE, 1909; MORGAN, 1910; SPILLMANN, 1910; WILSON, 1910, 1911). Im wesentlichen besteht die Annahme darin, daß die Bestimmung quantitativ durch die akzessorischen Chromosomen bestimmt sein soll, daß aber der übrige Chromosomenbestand nicht in allen Individuen gleich ist, sondern qualitative Differenzen aufweist, und zwar so, daß das weibliche Geschlecht (bei Arthropoden) homozygot, das männliche aber heterozygot ist. Damit ist freilich gewonnen, daß die Forderung einer selektiven Befruchtung wegfällt, und der Mendelismus wird für das Geschlecht nur noch durch die Annahme einer Homozygotie im einen Geschlecht erkaufte.

Wir haben aber oben schon gesehen, daß die Vererbung weiblicher Eigenschaften durch das Männchen und umgekehrt die Annahme einer Homozygotie ausschließt. Lassen wir die komplizierte Annahme fallen, daß trotz quantitativer Bestimmung auch noch qualitative Differenzen vorliegen, sondern nehmen wir statt dessen an, daß alle Gameten heterozygot sind, so leistet diese einfache Auffassung, der die andere ja schon eine große Konzession gemacht hat, genau so viel wie jene in bezug auf die Erklärung der Geschlechtsbestimmung und der Geschlechts-begrenzten Vererbung, nur gelingt ihr die Rettung des Mendelismus nicht. Gehen wir also näher auf die rein quantitative Geschlechtsdeterminierung ein:

3. Der Faktor, der das sekundäre Geschlecht bestimmt, mendelt nicht. Es ist denkbar, daß er gegeben ist:

a) durch die Quantität der akzessorischen Chromosomen (Volumenhypothese).

Wenn wir hier versuchen, den quantitativ wirkenden Faktor noch näher zu präzisieren, so müssen wir vorausschicken, daß es sich nicht darum handeln kann, durch Ausscheidung aller anderen Denkmöglichkeiten den einzig richtigen herauszufinden. Auch die Auslese unter den drei hier aufgeführten Hypothesen (Volumen-, Portionen-, Bindungshypothese) kann nur auf Grund eines größeren und geringeren erklärenden Wertes derselben stattfinden, nicht auf Grund von Beweisen. Wir müssen zufrieden sein abzuwägen, welche Auffassung die meisten von den Schwierigkeiten, die auch hier liegen, beseitigen. Vollständig befriedigend ist keine von allen dreien. Ob dies an der Komplikation anormaler biologischer Reaktionen — denn diese sind es, die auch im dritten Fall noch zu Hilfsannahmen zwingen — liegt, oder ob mit den drei Hypothesen

noch nicht alle Denkmöglichkeiten erschöpft sind, die unter die „quantitativen Einwirkungen“ fallen, vermag ich natürlich nicht zu entscheiden.

Für die Annahme, daß die Quantität der akzessorischen Chromosomen das ausschlaggebende Moment darstellt, gelten alle Bedenken, die auch gegenüber den beiden anderen Auslegungen vorgebracht werden können. Dazu kommen hier noch spezielle Erwägungen, die zur Vorsicht mahnen. Diese werden wir allein berücksichtigen, da die anderen später erörtert werden sollen.

Die Quantität muß, um direkt wirksam sein zu können, in beiden Geschlechtern stets verschieden sein. Diese Forderung läßt sich aber nicht mit voller Sicherheit als erfüllt ansehen. Jedenfalls liegen die Verhältnisse bisweilen so, daß es sich kaum oder überhaupt nicht entscheiden läßt, ob ein Unterschied besteht. Der Vergleich wird dann häufig noch dadurch erschwert, daß dem einen Chromosom 2 oder mehr gegenüber stehen, deren Gesamtvolumen etwa dem des solitären Chromosoms entspricht.

b) Portionenhypothese:

Um diese Unsicherheit völlig zu umgehen, glaubte man die Entscheidung über das Geschlecht nicht der Quantität, sondern der Anzahl der akzessorischen Chromosomen, also der Zahl der Portionen übertragen zu müssen. Demnach würde eine Portion stets das eine (meist das männliche) Geschlecht bedingen. Das andere dagegen könnte nur zur Geltung kommen, wenn zwei Portionen zusammentreten. Wieso aber durch 2 Portionen, also durch die doppelte Quantität der gleichen Erbmasse, nur dieses und nicht auch das andere, an sich aktivere Geschlechtentwicklungsfähiger wird, bleibt unerklärt. Auch die Verhältnisse bei allen denen, wo dem einen Chromosom der einen Hälfte von Spermatozoen 2 oder 3 in der anderen Hälfte entsprechen, führen zu Vorstellungen, die mindestens nur mit Mißbehagen angenommen werden können. Bei *Syromastes* wird das Weibchen bestimmt durch 4 Portionen, das Männchen durch 2, bei *Sinea* das Weibchen durch 6, das Männchen durch 4. Am meisten widerstreben dieser Hypothese aber die Fälle, wo die Portionenzahl in beiden Geschlechtern gleich ist und aller Unterschied darauf beschränkt ist, daß beim Weibchen die beiden Partner einander gleich sind, beim Männchen dagegen größere oder auch nur unbedeutende Differenzen zeigen (*Lygaeus*, *Euschistus Nezara*, *Oncopeltus*).

Wie soll überhaupt die Zahl der Portionen nach zwei ver-

schiedenen Richtungen hin wirken, wenn keine qualitativen Attribute der Einzelwirkung zugesprochen werden dürfen. Man wird natürlich — und nicht ganz ohne Grund — entgegenen, daß diese Hypothese dadurch noch nicht erledigt wird, daß wir uns von der Art der Wirkung kein Bild machen können. Aber dennoch verlohnt es, auf solche dunkle Stellen aufmerksam zu machen. Wie sollte ferner in Fällen, wo beide Geschlechter mehr als ein akzessorisches Chromosom besitzen, bei künstlicher oder gelegentlicher Parthenogenese die Entscheidung über das Geschlecht getroffen werden? Wenn, wie z. B. bei *Sinea*, 6 Portionen Weibchen bedingen, 4 dagegen Männchen, was entsteht dann bei einem parthenogenetisch sich mit 3 Portionen entwickelnden Ei? Freilich sehe ich keinen konkreten Fall, der hier ins Feld geführt werden könnte. Doch liegt dies wohl nur daran, daß eben nur relativ sehr wenig Arten nach beiden Richtungen hin geprüft sind. Um aber auf Tatsachen hinzuweisen: wie erklärt es sich, daß zur Parthenogenese angeregte Seidenspinnereier etwa in gleicher Zahl Männchen und Weibchen liefern? Hier müßte nur das eine Geschlecht entstanden sein, falls die betreffenden Eier sich nicht schon in bestimmter Weise einer parthenogenetischen Entwicklung angepaßt haben. Dies wird allerdings wahrscheinlich dadurch, daß bei experimentell erzeugter Parthenogenese der Seesterne, wie BUCHNER (1911a) gezeigt hat, auch die zweite Reifeteilung unterdrückt wird. Dies führt uns zu den Züchtungserfolgen, die DELAGE (1908, 1909) an Seeigeln erzielt hat. Doch bevor wir hierauf eingehen, wollen wir die Bindungshypothese etwas näher kennen lernen.

Vergleichen wir vorher nochmals die Portionenhypothese mit der Volumhypothese, so ergibt sich, daß sie die beachtenswertesten Schwierigkeiten, die der Volumhypothese entgegenstanden — die Differenzen in der Quantität — wohl aus dem Wege räumt. Doch bleiben auch für sie noch bedeutende Hemmnisse, die wir zum Teil erst noch kennen lernen werden. Versuchen wir nun, ob eine Anschauung dieser Geschehnisse uns nicht dazu führen kann, auch die jetzt noch bestehenden Widersprüche mit den Tatsachen zu überwinden. Nehmen wir an, daß nicht die Zahl der Portionen in unerklärbarer Weise eine verschiedene Wirkung auszuüben vermag, sondern daß

c) der Zustand der akzessorischen Chromosomen das ausschlaggebende Moment ist, und zwar nicht ein Zustand, der in der Qualität dieser Gebilde wurzelt, sondern sich auf ihre Zahl zurückführt. Insofern stellt diese Hypothese, wenn man will, eine Modifikation der

vorhergehenden dar. Ich halte es nämlich für denkbar, daß zwei gleiche akzessorische Chromosomen durch ihre Aneinanderlagerung bestimmte Anlagen, die in ihnen vorhanden sind, an der Aktivierung hemmen. Es werden diese Anlagen gebunden. Sind dagegen die akzessorischen Chromosomen verschiedenartig, oder ist nur eines vorhanden, so findet diese Bindung nicht statt. Nehmen wir an, das Männchen habe 1, das Weibchen 2 akzessorische Chromosomen, so kann man sich vorstellen, daß die männlichen Anlagen durch Parallellagerung der Chromosomen gebunden werden. Somit können sich nur die weiblichen entwickeln. Ist nur ein Chromosom vorhanden, so sind die männlichen Anlagen frei und dominieren über die weiblichen. Die Forderung, daß eine Anlage über die andere dominiert, macht es wahrscheinlich, daß die beiden Charaktere sich wie eine ursprüngliche und eine aus dieser hervorgegangenen Form verhalten, daß also das eine Geschlecht eigentlich ein indifferentes Stadium darstellt und nur das andere positive Geschlechtscharaktere besitzt. Die Ansicht scheint vielleicht weniger absurd, wenn man berücksichtigt, daß sie in der Annahme einer Homo- und Heterozygotie der Geschlechter auch enthalten ist. Das recessive oder je nachdem auch das dominante Merkmal ist ja nichts anderes als die Ausgangsform. Bleiben wir bei dieser Vorstellung, so würde die Bindungshypothese besagen, daß die neu entstandene Anlage gebunden werden muß, damit die ursprünglich vorhandene zur Geltung kommen kann, oder umgekehrt. Wir können uns aber auch umgekehrt vorstellen — und diese Anschauung scheint mir den Vorzug zu verdienen, — daß das freie, unpaare, nicht conjugationsfähige Chromosom nicht zur Aktivierung seiner Anlagen fähig ist, da hierzu eine Bindung, eine Conjugation nötig ist. Wir werden hierauf nochmal später zurückkommen. In beiden Modifikationen bleibt der Anwendungsbereich der Hypothese gleich.

Wenn nun beide Sexualanlagen in den akzessorischen Chromosomen enthalten wären, so ließe es sich nicht leicht verstehen, wieso eine Bindung der Chromosomen die Aktivierung nur einer der beiden Anlagen treffen soll. Diese Schwierigkeit fällt, wenn wir uns in den Heterochromosomen nur die eine (männliche) Anlage lokalisiert denken, die andere (weibliche) dagegen den Autosomen überweisen. Eine solche Vorstellung paßt auch zu dem Bild, das wir bisher gewonnen haben, daß nämlich phylogenetisch aus einem ursprünglich indifferenten und einzigen Geschlecht sich ein zweites (männliches) entwickelt hat. Das eine dominiert über das andere, kann aber nur bei bestimmter Chromosomenkonstellation aktiviert werden.

Diese Quantitätshypothese enthält mithin in beiden Modifikationen eine Voraussetzung, die die beiden ersterwähnten nicht nötig haben. Wir müssen nämlich annehmen, daß eine der beiden Anlagen der sekundären Charaktere in den akzessorischen Chromosomen selbst lokalisiert ist. Manches könnte als Stütze hierfür angeführt werden.

Gehen wir nun dazu über, den erklärenden Wert der Bindungshypothese zu prüfen. Der Portionenhypothese haftete der Nachteil an, daß sie erstens eine Wirkungsweise der Portionen verlangt, die lediglich durch ihre Zahl bedingt sein soll, die aber ohne qualitative Differenzen nicht verständlich werden kann. Und zweitens versagt sie da, wo die Zahl der Portionen gleich ist. Inwiefern das erste Moment für die Bindungshypothese in Wegfall kommt, braucht nicht erörtert zu werden. Auch die zweite Schwierigkeit wird durch sie aus dem Weg geräumt, da nur geringe Differenzen bei den Partnern genügen, um eine Bindung als nicht möglich sich vorzustellen. Denn wir sehen ja in der Tat, daß da, wo Chromosomen verschiedener Größe auftreten, auch stets nur gleich große miteinander konjugieren. Wenn also, wie bei *Lygaeus*, die beiden akzessorischen Chromosomen im weiblichen Geschlecht vollständig einander gleichen, so werden sie sich binden. Im männlichen dagegen zeigen sie einen Größenunterschied, der hier ebensogut eine Bindung verhindert, wie er sie zwischen 2 beliebigen anderen Chromosomen verschiedener Größe verhindern wird. Bei Echinodermen wieder finden wir in beiden Geschlechtern gleiche Chromosomenzahl (BALTZER). Auch eine Größendifferenz scheint bisweilen kaum mit Sicherheit feststellbar zu sein. Dagegen tritt hier deutlich in manchen Stadien eine typische Formdifferenz zwischen den beiden akzessorischen Chromosomen des weiblichen (?) Geschlechts auf, während hier die der Männchen(?) einander vollständig entsprechen. Der Vorteil dieser Hypothese liegt also darin, daß sowohl Zahlendifferenzen als auch Quantitäts- und Formdifferenzen, jedes für sich allein schon als genügend anerkannt werden kann, um eine Entscheidung herbeizuführen.

Doch soll diese Hypothese nicht als ganz einwandfrei dargestellt werden. So bieten die parthenogenetischen Entwicklungen einige Schwierigkeiten. Nicht die normalen. Denn die erklären sich noch wesentlich besser als durch die Portionentheorie. Wir sahen oben, daß Fälle eintreten können, wo das befruchtete Ei z. B. entweder 6 oder 4 Portionen enthält, das unbefruchtete nur 3. Was soll aus ihm werden? Jetzt ist die Deutung leicht. Es sind 3 Portionen, die auf 3 gleichartige angewiesen sind, wenn sie gebunden werden

sollen. Fehlen diese, so sind die männlichen Anlagen frei, so gut wie im befruchteten Ei mit 4 Portionen.

Betrachten wir uns unter diesem Gesichtspunkte jetzt die experimentellen Ergebnisse von DELAGE.

Es gelang DELAGE, aus Seeigeleiern, die zur Parthenogenese künstlich angeregt wurden, Tiere so weit heranzuziehen, bis ihr Geschlecht zu erkennen war. Beide Exemplare, die er auf diese Weise erhielt, waren Männchen. Erinnern wir uns an das, was oben über die akzessorischen Chromosomen der Seeigel gesagt wurde, so muß man, falls — wie BUCHNER für Seesterne nachgewiesen hat — die zweite Reifeteilung wieder rückgängig gemacht wird, erwarten, daß bei Parthenogenese Weibchen entstehen. Und zwar ist diese Forderung unabwendbar für die Volumenhypothese, für die Portionenhypothese und, wie es scheint, auch für die Bindungshypothese. Wenn hier gleiches Volumen wie bei den normal entstehenden Weibchen und wenn hier gleiche Portionen wie bei diesen vorliegen, so kann weder dem einen noch dem anderen die Bestimmung des Geschlechts zukommen. Die Bindungshypothese bietet aber den Ausweg, daß man hier annehmen kann, daß durch die vorausgegangene Vergiftung oder durch andere Momente, die bei der Parthenogenese andere sind als bei der Befruchtung, daß also durch irgendeine derartige äußere Ursache das eine akzessorische Chromosom derart beeinflußt wird, daß es seine Eigenart hinsichtlich der Bindungsfähigkeit verliert. Dieser Ausweg mag zunächst sehr an einen Notausgang erinnern. Aber wir werden später Gelegenheit haben zu zeigen, daß in der Tat durch äußere Faktoren derselbe Bestand der akzessorischen Chromosomen derart beeinflußt wird, daß das eine Mal eine Bindung (Conjugation) stattfindet, das andere Mal nicht. Da wir aber erst zum Schluß hierauf eingehen können, so muß auch bis dahin die Frage zurückgestellt werden, ob die Befunde von DELAGE der Bindungshypothese in gleicher Weise Schwierigkeiten bereiten wie den beiden anderen Quantitätshypothesen.

Bevor wir uns zum zweiten Teil unserer Betrachtung wenden, möchte ich noch versuchen, die Bindungshypothese auf die Beobachtungen von R. HERTWIG (1905 u. 1907) und seinem Schüler KUSCHAKEWITSCH (1910) über künstliche Beeinflussung des Geschlechts anzuwenden. HERTWIG fand, daß die überreifen Eier der Frösche eine Tendenz zeigen, Männchen aus sich hervorgehen zu lassen. Wie das Wort „über“-reif schon ausdrückt, befinden sich die Eier bereits in einem Zustand, der sich von dem normalen entfernt und

schließlich zu Absterbungsprozessen hinführt. Unter solchen Bedingungen ist es wohl möglich, daß Aktionen von Chromosomen geschwächt werden und schließlich ganz still stehen. Übertragen wir dies auf die akzessorischen Chromosomen, so wird durch Überreife die Bindung aufgehoben. Es entstehen dann unabhängig von ihrer Zahl Männchen. Auch stimmt mit dieser Auffassung überein, daß es nicht gelingt, die Zahl der Weibchen durch eine entgegengesetzte Behandlung zu erhöhen. Im Gegenteil, auch frühreife Eier lassen mehr Männchen aus sich hervorgehen. Daß hier anormale Bedingungen nur im gleichen Sinn wirken können, dies deutet darauf hin, daß es sich um die Aufhebung eines physiologischen Vorganges handelt, der das weibliche Geschlecht determiniert.

Dies führt uns noch zu den Beobachtungen, daß bei Arthropoden viel häufiger im Hoden Eier als im Ovar Spermatozoen gefunden werden, daß also das Geschlecht mit dem freien akzessorischen Chromosom mehr Neigung zur Zwitterbildung zeigt. Auch hier könnte man nach der Portionenhypothese nicht einsehen, inwiefern das eine Geschlecht mehr Tendenz nach dieser Richtung hin zeigt als das andere. Nehmen wir aber an, daß in diesen Fällen die Dominanz des ♂-Charakters weniger stark ausgeprägt ist, so erklärt sich zunächst, warum beide Geschlechter sich verschieden verhalten. Es würde dies natürlich nur im männlichen Geschlecht in die Erscheinung treten können. Überlegt man weiter, daß zwar eine Dominanz in jedem beliebigen Grad als geschwächt angesehen werden darf — die Mendelismen, wo Dominant-Homozygote und -Heterozygote ohne weiteres unterscheidbar sind, gestatten uns dies —, daß man sich aber nicht so leicht vorstellen kann, wie ein Charakter nur halb oder zum vierten Teil in seinen Anlagen gebunden sein soll, so erläutert uns dies auch, warum das Geschlecht mit den freien akzessorischen Chromosom mehr zur Zwitterbildung neigt.

Sowohl diese Beobachtungen als auch die HERTWIG'schen Ergebnisse bezogen sich auf die primären Sexualcharaktere. Es schien mir aber dennoch besser, sie hier im Zusammenhang mit der Bindungshypothese zu erörtern, nachdem ich bereits oben darauf hingewiesen hatte, daß bei den getrenntgeschlechtlichen Formen auch zwischen akzessorischen Chromosomen und dem Geschlecht der Keimdrüsen ein direkter, kausaler Zusammenhang erschlossen werden kann.

Die Tatsache, daß bei Zwittern ein direktes Beeinflussen des Geschlechts der Keimdrüsen von seiten der Chromosomen nicht

denkbar ist, war Veranlassung gewesen, die Frage nach der Geschlechtsbestimmung zu teilen in die nach der Determinierung der sekundären und der primären Charaktere. Für jene konnte eine prinzipielle Abhängigkeit als sehr wahrscheinlich dargestellt werden; bei Betrachtung der primären Charaktere wird dagegen eine solche prinzipielle Abhängigkeit eben durch die Zwitter ausgeschlossen. Damit darf aber nicht auch zugleich jede enge Beziehung dieser beiden Momente bei getrenntgeschlechtlichen Formen geleugnet werden. Von ihrem Vorhandensein überzeugten uns die cytologischen Untersuchungen immer mehr. Nur kann sie eben keine prinzipielle sein. Wählen wir für unsere Betrachtung denselben Weg, den wir vorhin gegangen sind, als wir der Bestimmung der sekundären Charaktere nachgingen.

Daß bei den getrenntgeschlechtlichen Formen die akzessorischen Chromosomen auch hinsichtlich der Keimdrüsen keine gleichgültige Begleiterscheinung sein können, geht aus derselben Überlegung hervor, wie wir sie zu Anfang angestellt hatten. Doch kommt hier eine Möglichkeit hinzu, die Erwähnung verdient. Wir sahen, daß die akzessorischen Chromosomen die Entscheidung über den Charakter der sekundären Geschlechtsmerkmale treffen. Damit könnte aber ihre Beziehung zum Geschlecht erschöpft sein. Wollte man aber hieraus schließen, daß sie für den Charakter der Keimdrüsen bedeutungslos sind, so wäre dies ein Irrtum. Denn da primäre und sekundäre Merkmale in normalen Fällen den gleichen Charakter aufweisen, so ist auch eine Beziehung zwischen beiden anzunehmen entweder derart, daß beide von ein und demselben Faktor abhängig sind, oder aber derart, daß die sekundären zwar von den akzessorischen Chromosomen, die primären jedoch auch ihrerseits wieder von den sekundären bestimmt werden. Auch in diesem letzten Falle dürfte man nicht die akzessorischen Chromosomen als eine für die Entscheidung irrelevante Erscheinung ansprechen.

Wir bleiben also dabei, daß bei unserer Betrachtung im Auge zu behalten ist, daß bei den getrenntgeschlechtlichen Formen einer kausalen Beziehung — direkt oder indirekt — zwischen den akzessorischen Chromosomen und dem Geschlecht der Keimdrüsen bei jedem Erklärungsversuch Rechnung zu tragen ist.

Wir können auch hier wieder annehmen:

1. Die Anlagen, die das primäre Geschlecht repräsentieren, mendeln.

2. Nicht die Anlagen, sondern ein Faktor, der jeweils ein bestimmtes Geschlecht auslöst, mendelt.

3. Der Faktor, der das sekundäre Geschlecht bestimmt, mendelt nicht.

Er wird gegeben bei den getrenntgeschlechtlichen Formen

a) durch einen qualitativen Faktor,

b) durch einen quantitativen Faktor,

α) durch die Quantität der akzessorischen Chromosomen (Volumenhypothese),

β) durch die Zahl der akzessorischen Chromosomen (Portionhypothese),

γ) durch den Zustand der akzessorischen Chromosomen (Bindungshypothese).

Er wird gegeben bei den zwittrigen Formen

c) durch Faktoren, die außerhalb des Kernes liegen.

Die Gründe, die gegen die unter 1 gegebene Deutung anzuführen sind, haben wir bereits kennen gelernt. Es ist einmal der Nachweis, daß keine selektive Befruchtung stattfindet, und dann die Unmöglichkeit, in einem Geschlecht Homozygotie anzunehmen. Auch Punkt 2 erledigt sich durch dieselbe Überlegung, wie wir sie früher angestellt haben, als es sich um die sekundären Charaktere handelte. Wir können daher hierauf verweisen.

Es ist demnach für keines der beiden Geschlechter denkbar, daß ihre Anlagen selbst mendeln oder daß sie von einem mendelnden Faktor bestimmt werden. Damit ist weiter gesagt, daß die Entscheidung nicht in den Anlagen des Geschlechtes selbst liegen kann oder daß sie wenigstens nicht allein hier lokalisiert sein kann; denn auch dies setzt qualitative Differenzen der beiden Anlagen in den zwei Geschlechtern voraus.

Wenn wir nun weiter vorzudringen versuchen, werden wir zweckmäßig die Betrachtung der zwittrigen Formen zurückstellen. Denn mit dem Aufgeben des Mendelismus in dieser Frage haben wir auch jede Möglichkeit von der Hand gewiesen; der Bestimmung der primären Charaktere bei allen Formen dieselbe Ursache zugrunde zu legen. Wir betrachten also zunächst nur die getrenntgeschlechtlichen Formen.

Sie können ausgelöst werden (3a) durch einen qualitativen Faktor. Wenn wir uns an das erinnern, was über die Annahme verschiedener Qualitäten der akzessorischen Chromosomen

als wirksames Agens gesagt wurde, und wenn wir weiter im Auge behalten, daß bei den getrenntgeschlechtlichen Formen das Geschlecht in irgend einem kausalen Konnex mit den akzessorischen Chromosomen stehen muß, so ist uns damit auch schon der Weg gewiesen, der allein hier in Betracht kommen kann. Wenn es die akzessorischen Chromosomen selbst nicht sein können, da eine qualitative Ursache, wie wir sahen, außerhalb des Kernes liegen muß, wenn aber dennoch eine Beziehung zwischen ihnen und dem Geschlecht besteht, so kann die Bestimmung nur von den Faktoren ausgehen, die die akzessorischen Chromosomen aus sich hervorgehen lassen. Versuchen wir also an einer Determinierung durch Qualitäten festzuhalten, so können nur die sich entwickelnden sekundären Geschlechtscharaktere ins Auge gefaßt werden. Sehr wahrscheinlich wird diese Auffassung nicht, wenn man die Ergebnisse von MEISENHEIMER über die Wirkung transplantiertter Keimdrüsen berücksichtigt. Wenn die sekundären Geschlechtscharaktere das primäre Geschlecht bestimmen, so sollte man meinen, daß dieser Einfluß, der doch durch die Körpersäfte vermittelt werden muß, nicht nur ein momentaner ist und daß demnach bei Transplantationen, wie sie MEISENHEIMER ausgeführt hat, noch eine Einwirkung beobachtet werden müßte. Immerhin ist dies nicht unbedingt notwendig, und gegen eine solche Erwartung kann manches vorgebracht werden. Jedenfalls darf man aber in der physiologischen Einwirkung der inneren Secretprodukte der Keimdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere, wie sie bei Wirbeltieren besteht, nicht eine Stütze für diese Auffassung sehen. Denn eine derartige Korrelation finden wir bei den Wirbeltieren zwischen den verschiedensten Organen, die gewiß in der Ontogenese sich gegenseitig nicht in ihrer Entstehung bedingen.

Spricht dies schon wenig für eine solche Verknüpfung, so wird die Annahme einer derartigen Bestimmung durch die sekundären Geschlechtscharaktere dadurch ganz unmöglich, daß bei einer Reihe von Tieren (Cölenteraten) überhaupt keinerlei sekundäre Charaktere vorhanden sind. Hier muß also das Geschlecht der Keimzellen von anderen Faktoren bestimmt werden.

Es bleibt uns daher nur übrig zu prüfen, in welcher Weise quantitative Faktoren in Anspruch genommen werden dürfen. Die Beziehung zu den akzessorischen Chromosomen, die auch hier beachtet werden muß, läßt uns wieder die drei Möglichkeiten erkennen, die wir bereits oben näher besprochen haben. Was dort für und wider gesagt wurde, gilt auch hier. Wir neigen daher

auch hier zu der Ansicht, daß bei getrenntgeschlechtlichen Formen der Charakter der Keimdrüsen bestimmt wird durch die gegenseitigen Beziehungen (Bindung) der akzessorischen Chromosomen. In welcher Weise und zu welchem Zeitpunkt dieser Einfluß ausgeübt wird und ferner, ob die Cytologie dafür positive Daten zu geben vermag, darauf werden wir später eingehen.

Nun noch einige wenige Worte über die Zwitter. Sollen aus der Keimdrüse beiderlei Gameten hervorgehen, so muß die Urkeimzelle den vollen akzessorischen Chromosomenbestand besitzen. In den meisten Fällen, wenn nicht überall ist sie also weiblich.¹⁾ Die Entscheidung darüber, welches ihrer Teilungsprodukte männlich und welches weiblich werden soll, kann hier natürlich nicht dem Kern oder der Zelle selbst zufallen. Sie muß von außen hinzukommen und kann demnach verschiedenster Natur sein; die differenten Einwirkungen des Milieus auf zwei, wenn auch nahe beieinander gelegene Zellen können die Bestimmung treffen, oder aber es wäre denkbar, daß bei der Teilung der Urkeimzellen etwas Unteilbares vorhanden ist, das dann beliebig einer der beiden Tochterzellen zukommt. Da aber nach dem, was über den Chromosomenbestand gesagt ist, hierin keine derartige Möglichkeit geboten wird, und da es bisher nicht gelungen ist im Plasma Gebilde zu finden, die dieser Forderung entsprechen, so wollen wir zwar diese Möglichkeit im Auge behalten, dennoch uns aber fragen, ob Anhaltspunkte vorhanden sind, die eine Einwirkung des äußeren Milieus („außen“ in bezug auf die Keimzelle) wahrscheinlich werden lassen. Wir werden sehen, daß dies der Fall ist.

Doch bevor wir zur Darlegung der eigenen Untersuchungen über die Oogenese von *Helix pomatia* übergehen, müssen wir einem Einwand begegnen, der dem ersten Teil unserer Ausführungen wohl gemacht werden kann. Bei der Betrachtung der sekundären Geschlechtscharaktere wurden die Beispiele für die verschiedenen

1) Während die regelmäßig auftretenden Zwitter aus dem angegebenen Grunde meist aus Weibchen hervorgehen, findet man, daß in denselben Gruppen gelegentlich vorkommende Zwitter aus Männchen entstehen. Besonders bei Arthropoden hat man darauf hingewiesen, daß man öfter in Hoden Eier gefunden hat, nicht aber umgekehrt. Diese Neigung der Männchen zur Bildung von Zwittern, die nicht imstande sein können normale Gameten beiderlei Geschlechts zu bilden, läßt sich durch die Bindungshypothese sehr wohl verstehen, und es scheint mir insofern beachtenswert, als man bei Berücksichtigung der normalen Zwitter erwarten sollte, daß das weibliche Geschlecht mehr zur Zwitterbildung neigt.

Typen der akzessorischen Chromosomen gewählt ohne Rücksicht darauf, ob die betreffenden Tiere auch wirklich sekundäre Charaktere besitzen. Erinnern wir uns nur an die Echinodermen, so müssen wir gestehen, daß das Vorkommen von akzessorischen Chromosomen durchaus nicht an das Auftreten sekundärer Geschlechtscharaktere gebunden zu sein scheint. Aber nur für ihre Bestimmung haben wir sie als wesentlich erkannt. Wie uns die Zwitter lehren, kann das Geschlecht der Keimdrüsen auch von anderen Faktoren aufgelöst werden. Der Widerspruch, der hier zu liegen scheint, wird aber behoben, wenn man beachtet, daß uns gerade die Tatsache, daß bei den Zwittern allein ein anderer Weg eingeschlagen wurde — also bei Formen, bei denen der gewöhnliche Weg nicht gangbar war ¹⁾ —, darauf hinführen muß, auch der Beziehung der primären Geschlechtscharaktere zu den akzessorischen Chromosomen eine tiefere Bedeutung zuzuerkennen. Die Entscheidung über die sekundären Merkmale kann stets als von den akzessorischen Chromosomen ausgehend gedacht werden, die über die primären dagegen nicht in allen Fällen. Daraus folgt aber noch nicht, daß dort die Beziehung zwischen beiden eine prinzipiell andere, unlösbarere ist als hier. Die gelegentlich auftretenden Zwitter in bezug auf sekundäre Charaktere lassen uns schon an der unbedingten Determinierung dieser Erscheinungen durch den Chromosomenbestand zweifeln. Die Phylogenese läßt ebenfalls die Verknüpfung der akzessorischen Chromosomen mit dem Geschlecht der Keimdrüsen als das Ursprüngliche erscheinen. Wir sehen uns hier nach dem Ausgangspunkt unserer Ausführungen zurückgeführt. Wir haben nach BOVERI und SCHLEIP eine Teilung der Betrachtung vorgenommen, indem wir zunächst nur die Beziehung der akzessorischen Chromosomen zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen anerkannten. Die Tatsachen liegen hier einfacher, und es versprach daher dieser Weg einer Analyse mehr Erfolg. Jetzt sehen wir, daß ein prinzipieller Unterschied in der Verknüpfung mit dem Chromosomenbestand bei beiderlei Arten von Erscheinungen nicht besteht; und wir können sagen: solange die Möglichkeit besteht, werden sowohl die primären als auch die sekundären Geschlechtscharaktere von dem Chromosomenbestand direkt bestimmt.

1) Daß die Geschlechtsbestimmung bei Zwittern durch äußere Faktoren nur notgedrungen entstehen konnte, wird auch aus den Nachteilen deutlich, die sie häufig nach sich zieht. So werden nach MAUPAS bei einigen zwitterigen Nematoden weniger Spermatozoen als Eier gebildet, ein Übelstand, der den Vorteil, den Zwitterigkeit bietet, wieder aufhebt.

Um der Art und Weise der Geschlechtsbestimmung durch cytologische Untersuchungen etwas näher zu kommen, hielt ich eine Untersuchung von Zwittern für am geeignetsten. Hier ist ja nicht von vornherein schon das Geschlecht der Keimdrüsen durch den Chromosomenbestand festgelegt, hier muß also die Entscheidung später fallen. Dies gibt uns Hoffnung, diese Vorgänge leichter aufzufinden. Zwei Möglichkeiten liegen vor. Erstens kann der bestimmende Faktor nur von so kurzer Dauer sein, daß seine Einwirkungszeit und seine Dauer überhaupt zusammenfallen. Dies ist unwahrscheinlich. Die zweite Möglichkeit hat von vornherein mehr für sich, und wir werden sie auch realisiert finden. Es kann nämlich der betreffende Faktor dauernd oder wenigstens längere Zeit vorhanden sein, aber er vermag nur in einer bestimmten Periode auf die einzelnen Keimzellen einen Reiz auszuüben.

Es wird sich also bei der nachfolgenden Untersuchung darum handeln, die Spermatogenese und die Oogenese miteinander zu vergleichen und festzustellen, wieweit die Entwicklung beidemal in vollständig gleicher Weise vor sich geht, von welchem Moment an sich Differenzen bemerkbar machen und wie dieses Stadium sich besonders charakterisiert. Fällt der Beginn der Trennung der beiden Wege zusammen mit einem markanten Vorgang, so dürfen wir vermuten, einer Geschlechtsbestimmenden Ursache auf der Fährte zu sein. Spielt sich dieser Prozeß außerhalb der Zelle und unabhängig von ihr ab, so wäre hier der wirksame äußere Faktor zu vermuten. Bleiben aber außerhalb der Zelle die Dinge vollständig unverändert und die markante Reaktion betrifft den Kern selbst, so ist anzunehmen, daß der auslösende Faktor dauernd besteht, aber nur zu bestimmter Zeit einzuwirken vermag und ferner daß diese „sensible Periode“ der Keimzellen in die in Frage kommende Entwicklungsperiode fällt. Die betreffenden Reaktionsvorgänge selbst sind darauf zu prüfen, ob sie als der erste Schritt der Aktivierung der einen Geschlechtsanlage aufgefaßt werden dürfen.

Bei dem Vergleich zwischen beiden Keimzellen werden die Veränderungen des Chromatins und der Kerngröße berücksichtigt werden. Das Wachstum des Plasmas wurde außer acht gelassen, da die Zellen nicht kugelförmig gestaltet sind wie die Kerne und daher kaum einen verwertbaren Vergleich zulassen. Die Kerngröße variiert etwas auf denselben Entwicklungsstufen. Einen bedeutenderen Grad erreichen diese Schwankungen aber nur bei den späteren Stadien der Eier. Da diese sich aber in dieser Periode bereits

deutlich als Eier markieren, so stören diese Differenzen bei unserem Vergleich nicht.

Soweit die chromatischen Veränderungen bei den Eiern genau so verlaufen wie bei den Samenzellen, werden sie nur kurz behandelt werden. Ich verweise hier auf meine Untersuchung über die Spermatogenese. Auch das Abbildungsmaterial habe ich beschränkt und nur so viel Figuren gegeben, um erkennen zu lassen, daß die Chromatinverhältnisse bei beiden Arten von Keimzellen sich für die betreffenden Perioden vollständig entsprechen. Soweit Deutungen eine Rolle spielen, habe ich darauf verzichtet, sie eingehender zu rechtfertigen, und verweise auch in diesem Punkt auf die frühere Untersuchung.

Die Oogenese von *Helix pomatia*.

Wir lassen auch hier die ersten Stadien der Oogenese beiseite, da sie keine Kontrolle der chromatischen Veränderungen gestatten, und setzen mit der Untersuchung da ein, wo die letzte Oogonienteilung stattgefunden hat. Natürlich kann vorher schon manches sich ereignet haben, was für die Bestimmung des Geschlechts wesentlich ist. Da aber die hier wiederzugebenden Entwicklungsstadien in der ersten Phase bei beiden Geschlechtern vollkommen identisch sind, so läßt dies an einer solchen Annahme zweifeln, und da ferner der beginnenden Differenzierung ein markantes Ereignis vorhergeht, so wird die Vermutung einer Geschlechtsbestimmung auf früheren Stadien in hohem Maße unwahrscheinlich.

Obwohl, wie bereits erwähnt, in der ersten Entwicklungsphase die beiderlei Keimzellen sich vollständig gleich verhalten, so lassen sich die zukünftigen Eier und Spermatozoen doch schon leicht voneinander unterscheiden. Während die Spermatogonien und Spermatocyten einer Nährzelle büschelförmig aufsitzen und so frei in die Follikel hineinhängen, sind die Oogonie und Oocyten der Follikelwand vollständig angelagert und von Nährzellen eingehüllt. Ihr Plasma hebt sich oft nur schwach von dem der Nährzellen (Fig. 1, 3, 4) ab. Wachsen die Eier heran, so bedingen sie eine Vorwölbung der Follikelwand nach innen (Fig. 1 u. 4), während nach außen hin keine Veränderung bemerkbar wird. Hand in Hand mit dem Sichvorwölben wird der innere Überzug der Eier, den die Nährzellen liefern, immer dünner, bis er schließlich kaum mehr nachweisbar ist (Fig. 21). Jetzt löst sich das Ei auch von der Außenwand los und kommt frei in den Follikel

zu liegen, um von hier in den Zwittergang zu gelangen. Dabei scheint ihm jedoch immer noch ein Rest der Nährzellenhülle anzuhaften. ANCEL (1903) hat sich eingehend mit der Ontogenese der Zwitterdrüsen befaßt und kommt zu dem Resultat, daß zunächst in den Follikeln, dem Lumen zugekehrt, männliche Zellen auftreten. Dann folgt eine Schicht Nährzellen. Unter diesen entwickelt sich eine Schicht indifferenten Zellen, die dann die weiblichen Keimzellen aus sich hervorgehen lassen. Es sind diese also durch die Nährzellenschicht von den Spermatozyten getrennt. Hat sich die Nährzellenschicht entwickelt, so können weiterhin keine Spermatogonien mehr gebildet werden. Die Eier entstehen nach ANCEL in Gruppen. Doch wachsen immer nur wenige (1—2) heran, während die anderen zugrunde gehen. Zu dieser Auffassung sei hier nur so viel bemerkt, daß nicht nur die Nährzellen (*N. K.*, Fig. 1, 3, 4 Kerne derselben) diesen Namen verdienen, sondern daß auch dem Epithel, dem Follikel (*F. K.*), ernährende Funktion zukommt, wie wir später sehen werden. Inwiefern die Entstehung der Eier auf die beschriebene Weise sehr unwahrscheinlich wird, werden wir bald erfahren.

Meist trifft man mehrere Eier beisammen. Diese können gleichen Stadien angehören (Fig. 1c.) oder auch verschiedenen (Fig. 1a, b, c). Um einen Anhaltspunkt zu gewinnen, ob die Umwachsung eines Teils der Keimzellen gleich nach der ersten Teilung der Urkeimzelle stattfindet, habe ich festgestellt, wieviel Eier in der gleichen Phase in einer Gruppe vereinigt zu finden sind und wieviel Spermatozyten. Ich konnte auf einem Schnitt häufig Spermatozyten zu 30—40 und 50 zählen, dagegen höchstens 5—7 Oocyten gleicher Entwicklungsstufe. Da man nun die Oocyten nach der letzten Teilung der Oogonien genau so groß und genau in dem Zustand wie die Spermatozyten findet (Fig. 1a u. 5, ferner Fig. 2 und Fig. 6 usw.), so darf man wohl annehmen, daß sie beide gleichviel Teilungen hinter sich haben. Und weiter darf man dann aus der Zahl der Zellen, die die einzelnen Gruppen formieren, schließen, daß die Umscheidung einzelner Zellen erst spät einsetzt. Es würde also erst, nachdem sich z. B. 64 Zellen in einer Gruppe gebildet haben, die eine oder andere von diesen von den Follikelzellen vollständig eingeschlossen werden, so daß nach zwei weiteren Teilungen dort etwa 250, hier aber nur 4 Zellen eine Gruppe bilden. Da man ferner ebenso oft Eier eines Stadiums vollständig allein findet wie zu zweien, oder auch zu vierten oder — freilich selten — zu acht, so läßt dies vermuten, daß der Zeitpunkt, in dem dieses Abschließen durch die Follikelzellen

stattfindet, ein verschiedener sein kann. Diese Darstellung widerspricht der von ANCEL gegeben. Er meint, daß erst nach Bildung der Nährzellenschicht aus indifferenten Zellen die Eier sich herausdifferenzieren und ohne Teilung zu Oocyten sich entwickeln. Unter diesen Umständen schiene es mir ganz unerklärlich, wie es kommt, daß Spermatocten und Oocyten sich in Größe und Chromatingehalt nicht in der geringsten Weise von einander unterscheiden. Meine Zweifel an ANCEL'S Auffassung werden noch bestärkt durch den Umstand, daß ANCEL, wie wir sehen werden, sehr wichtige Stadien, nämlich das ganze Synapsisstadium, bei der Oogenese übersehen hat. Unter solchen Umständen möchte ich auch seiner Behauptung, daß keine Oogonienteilungen stattfinden, kein allzu großes Gewicht beilegen.

Fig. 1¹⁾ zeigt uns in a eine Oocyte, deren Plasma sich wenig von der Umgebung abhebt. Das Chromatin ist noch in Klumpen zusammengezogen — es geht die letzte Oogonienteilung kurz voraus —, doch bemerkt man, daß jeweils zwei derartige Klumpen sich zusammengelagert haben. Etwas deutlicher hervorgehoben ist dies in der Fig. 5, die eine Spermatoctye gleichen Stadiums repräsentiert. Hierauf folgen die Kerne mit den hantelförmigen Chromatinbildern und dem fadenförmigen, doppelten Mittelstück (Fig. 2 u. 6). Die Parallellagerung zweier Chromosomen ist hier bereits zu erkennen. Doch sei bemerkt, daß noch andere Deutungen, freilich von geringerer Wahrscheinlichkeit, möglich sind. Das Chromatin beginnt nun, sich gleichmäßig über den Verbindungsfaden hin auszubreiten. Dadurch verschwindet die Hantelgestalt und macht dem Bild von zwei gewöhnlichen Chromatinfäden Platz, die nun sich gegenseitig zu umschlingen beginnen (Fig. 3 u. 7). Die Fäden strecken sich, werden immer dünner, so daß bald der Kern von einem feinen Fadengewirr dicht angefüllt erscheint. Bei günstiger Orientierung gewahrt man jedoch bald, daß diese feinen Doppelfäden sich mit ihren freien Enden nach einem Pol orientieren und so zu dem Bukettstadium überführen. Die Umwindungen werden noch zahlreicher und enger, die Chromatinfäden selbst dicker, und wir haben das Bukettstadium mit den rosenkranzförmigen Doppelchromosomen (Fig. 4a u. 8). Auf diesem Stadium findet die Bildung des Nebenkernes statt, und zwar mit großer Wahrscheinlichkeit als ein Produkt des Kernes (Fig. 4a, 8, 1b).

1) Die Figuren der Taf. 4 sind alle in derselben Vergrößerung gezeichnet. Fig. 1—4 bezieht sich auf Oocyten, Fig. 5—11 auf Spermatocten.

Bis jetzt war keinerlei Unterschied zwischen Oogenese und Spermatogenese zu erkennen. Die Kerngröße hielt dieselbe Wachstumsgeschwindigkeit ein, und die chromatischen Veränderungen glichen sich bis in alle Einzelheiten. Sobald aber das Bukettstadium durchlaufen ist und mithin, sobald der Nebenkern gebildet ist, setzt bei den Eiern ein Wachstum ein, das ihre Kerne in kurzer Zeit die der Samenzellen um ein Vielfaches übertreffen läßt. Schon bevor das Bukettstadium aufgelöst ist, macht sich das beschleunigte Wachstum stark bemerkbar. Fig. 1c gibt zwei Oocyten in dieser Phase wieder. Sie sind in Polansicht gesehen und infolge ihrer Größe nur zum Teil in diesem Schnitt enthalten. Die Doppelfäden beginnen eben erst ihre Umschlingungen zu lockern, und doch ist die Größendifferenz gegenüber dem nebenan liegenden kurz vorausgehenden Bukettstadium (b) schon recht beträchtlich. Noch deutlicher läßt dies Fig. 12 auf Taf. 5 erkennen, die in der gleichen Vergrößerung gehalten ist. Es handelt sich um einen Kernanschnitt. Die Chromatinschleifen zeigen noch die Orientierung nach einem Pol. Nur die Auflockerung der Umschlingungen verrät, daß das Bukettstadium bereits überschritten ist. Die Größe dieses Kernanschnitts übertrifft aber bereits wesentlich die Kerngröße der kurz vorausgehenden Stadien. Wollten wir die zwei entsprechenden Stadien aus der Spermatogenese nebeneinander halten, so ließe sich dort ein Wachstum in der kurzen Zeit überhaupt nicht konstatieren. Die Variationen, denen die Kerngröße gleicher Phasen unterliegt, wäre jedenfalls bedeutender als die event. vorhandene Größenzunahme.

Dieses Wachstumstempo hält nun an und läßt bald die Eier eine ansehnliche Größe erreichen. Auf Taf. 5 sind die Figuren von 13 an bei geringerer Vergrößerung gezeichnet. In Fig. 13 ist nochmals ein Nachbukettstadium wiedergegeben, um das weitere Wachstum besser zu veranschaulichen.

Bevor wir aber hier den Satz aufstellen, daß mit der Bildung des Nebenkernes das für die Eier spezifische Wachstum einsetzt, müssen wir zunächst einem Einwurf begegnen, der zwar diesen Satz nicht umstößt, der ihm aber, falls er berechtigt erscheint, jede Bedeutung rauben würde. Man kann nämlich sagen: wenn das Wachstum von beiderlei Keimzellen im Bukettstadium überhaupt erst einsetzt, so ist es gar nicht verwunderlich, wenn hier auch der Trennungspunkt für die beiderlei Arten von Keimzellen gefunden wird. Ja, es ist zu erwarten, daß sobald die Wachstumsperiode beginnt, die Eier auch gleich ihre spezifische Wachstumsgeschwindigkeit zeigen. Dann wäre

mit dieser Feststellung weiter nichts gesagt, als daß das Bukettstadium den Eintritt in die Wachstumsperiode markiert.

Nun läßt sich aber zeigen, daß die Wachstumsperiode viel früher einsetzt und daß beiderlei Geschlechtszellen in der ersten Phase dieser Periode vollständig gleiche Wachstumsgeschwindigkeit beobachten. Vergleichen wir die Kerngröße in Fig. 5 u. 8, so läßt sich eine beträchtliche Zunahme nicht leugnen, und wenn wir dann weiter das Bukettstadium in Fig. 8 mit dem Kern in Fig. 11 vergleichen, der direkt vor der ersten Reifeteilung steht, und wenn wir berücksichtigen, daß der Kern in Fig. 11 den größten Kern repräsentiert, den ich überhaupt finden konnte, so wird man zu dem Ergebnis kommen, daß in der Spermatogenese die Nebenkernbildung etwa in die Mitte der Wachstumsperiode fällt. Wählt man nicht, wie ich es mit Absicht getan habe, zum Vergleich einen größten Kern der letzten Stadien, sondern vergleicht statt dessen willkürlich herausgegriffene Kerne, wie ich sie in meiner früheren Arbeit ebenfalls mit dem Zeichenapparat wiedergegeben habe, so gewinnt man sogar den Eindruck, als sei mit dem Bukettstadium bereits der größere Teil der Wachstumsperiode abgelaufen. Auf jeden Fall ist nicht daran zu zweifeln, daß Ei und Samenzellen in dem ersten Teil der Wachstumsperiode gleiche Größenzunahmen zeigen und daß erst im Moment der Nebenkernbildung das spezifische Wachstum des Eies einsetzt.

Verfolgen wir nun die Veränderungen, die die chromatische Masse in beiden Arten von Keimzellen vom Bukettstadium an durchlaufen. In den Spermatozyten lösen sich allmählich die Umschlingungen der Doppelchromosomen, die Rosenkranzform verschwindet, und es werden die beiden Chromatinfäden deutlich. Indem sich weiterhin die Spiralgänge, mit denen sie sich gegenseitig umwinden, immer mehr auflockern, werden die Fäden zugleich dünner. Es beruht dies wohl darauf, daß dieser Prozeß mit einer starken Streckung einhergeht. Bald kann man kaum mehr Chromosomenpaare unterscheiden. Der Kern bietet das Bild von ziemlich regellos durcheinander ziehenden Fäden, von denen einige nur durch die Orientierung nach dem mittlerweile aufgetauchten Nucleolus eine gewisse Ordnung verraten. Die Chromatinfäden verlieren immer mehr ihre Färbbarkeit, und schließlich findet man in dem Kern ein kaum färbbares Netz oder Maschenwerk, in dessen Knotenpunkten sich noch schwache Ansammlungen von chromatischen Körnchen finden (Fig. 9). Statt des einen Nucleolus zählt man jetzt meist 2 oder 3, selten mehr.

Wenn die Vorbereitungen zu den Reifeteilungen beginnen, so tritt das Chromatin wieder zu Gebilden zusammen, die in hohem Maße an ein früheres Stadium (Fig. 7) erinnern. Hier wie dort handelt es sich um Doppelchromosomen. Während aber vor dem Bukettstadium die Doppelfäden dazu übergehen, sich in Spiralgängen gegenseitig zu umschlingen, scheint es mir, daß es sich hier nur um eine Parallellagerung handelt. Ich habe in meiner früheren Arbeit auch hier von einer Umwindung gesprochen, und es lassen sich auch genügend Bilder finden, um diese Ansicht zu stützen. Aber eine genaue Nachprüfung dieser Stadien ließ mich jetzt zur Überzeugung kommen, daß der Effekt nur eine einfache Parallellagerung zu sein scheint, obwohl die Anfänge von gegenseitiger Umwicklung vorausgehen (Fig. 10). Wie auf dem Kernanschnitt Fig. 10 deutlich wird, entstehen hufeisenförmige Gebilde, die deutlich ihre Zusammensetzung aus zwei parallelgelagerten Fäden zeigen. In dieser Phase ist aber noch nicht alles Chromatin in den Chromosomen enthalten, sondern man beobachtet noch ständig ein Herbeiströmen von allen Seiten.

Fig. 11 bietet uns einen besonders großen Kern direkt vor der ersten Reifeteilung. Die Plasmastrahlung ist bereits erkenntlich, und doch finden wir auch hier die Chromosomen noch nicht vollständig konstituiert. Sie bestehen aus einer scharf konturierten Hauptmasse, die die Form von einer Doppelkugel zeigt, und feinsten Chromatinfäden, die aus dieser Kugel hervorkommen. Wie ich schon in meiner früheren Arbeit betont habe, lassen sich die Umwandlungen von den hufeisenförmigen Gebilden bis zu den Chromosomen der ersten Reifeteilung sehr schwer deuten. Ich kam damals zur Ansicht, daß die Chromosomen sich umwinden, daß sich das Hufeisen weiterhin zum Ring schließt — man findet solche Ringe sehr häufig —, daß sich aber weiterhin die Tetraden und schließlich die Doppelkugeln aus diesen Ringen derart bilden, daß an vier Punkten des Ringes eine Konzentration des Chromatins stattfindet, die zur Bildung von Tetraden führt. Daraus war zu folgern, daß jeder Teil einer Tetrade von jedem Chromosom gleichviel enthält, daß also hier eine vollständige Durchmischung der Chromosomen stattfindet. Ich sah mich zu diesem Schluß mit Widerstreben hingedrängt, besonders weil damit eine cytologische Erklärung der mendelnden Vererbungserscheinungen unmöglich erschien.

Aus diesem Grunde habe ich jetzt nochmal eingehend diese Stadien geprüft und bin dabei zu einer etwas anderen Auffassung

gelangt. Die Knickung in der Mitte des Hufeisens legt die Vermutung nahe, daß es sich hier um eine „end to end“-Koppelung handelt, einhergehend mit einer Längsspaltung der Chromosomen. Wenn nun aus den Ringen durch Konzentration an zwei diametral einander gegenüberliegenden Punkten die Doppelkugeln hervorgehen, die deutlich durch zwei feine Fäden miteinander verbunden sind und so ihre direkte Entstehung aus den Ringen dokumentieren, so kann diese Umbildung derart sich vollzogen haben, daß je eine dieser beiden Kugeln ein längsgespaltenes Chromosom enthält. Dann wäre die erste Teilung als die Reduktionsteilung aufzufassen, und eine Vermischung der Chromosomen liegt nicht vor. Oder aber es könnten die Doppelchromosomen in Hufeisenform an den Enden sich fest aneinanderlegen, in der Mitte dagegen auseinander weichen und so eine Ringfigur entstehen lassen. Eine sichere Entscheidung in dieser Frage scheinen mir die histologischen Bilder nicht zu gestatten.

Hier verlassen wir die Spermatogenese. Denn da die Reifeteilungen der Eier sich erst in den Ausführungswegen abspielen und infolgedessen überaus schwer in genügender Menge Präparate hiervon zu gewinnen sind, habe ich mich auf die Untersuchung der chromatischen Veränderungen beschränkt, die in den Oocyten I. Ordnung ablaufen, zumal da es doch in der Hauptsache darauf ankommt, zu vergleichen, ob auch das Chromatin in den Stadien, die direkt auf das Bukettstadium folgen, in den beiden Sexualzellen eine verschiedene Entwicklung zeigt. Insofern liegen die Reifeteilungen nicht mehr in der Interessensphäre der hier aufgeworfenen Frage.

Auf das Bukettstadium folgt auch hier die Lockerung der gegenseitigen Umschlingungen (Fig. 12 u. 1c), die bald dazu führt, daß man die beiden Conjuganten große Strecken weit parallel nebeneinander hinziehen sieht (Fig. 4b). Ein Vergleich der erwähnten Abbildungen zeigt, daß diese Vorgänge in den einzelnen Zellen geringe Modifikationen zeigen. In Fig. 1c haben die Chromosomen bereits eine Feinheit erreicht, wie man sie gewöhnlich erst nach dem Stadium, das in Fig. 4b wiedergegeben ist, findet. Solche Differenzen machen sich später in noch höherem Maße bemerkbar. Das Auftauchen eines Nucleolus und sein richtender Einfluß auf einen Teil der Chromatinfäden entspricht dem bei der Spermatogenese Gesagten.

Fig. 13 zeigt nochmal ein Ei gleich nach dem Bukettstadium in einer Vergrößerung, in der die Figg. 13—19 inkl. gezeichnet sind. In Fig. 14 finden wir die Chromosomen als dünne Schleifen,

die nur undeutlich ihre paarige Anordnung erkennen lassen. Zugleich bemerken wir hier schon die ersten Anfänge einer neu einsetzenden Konzentration. Dem Nucleolus sitzt ein zweiter kleinerer an, der später mehr als Haube aufsitzt. Da die Veränderungen der Nucleolen sowohl von POPOFF (1907) als auch von ANCEL (1903) eine eingehende Darstellung erfahren haben, gehe ich hier nicht näher darauf ein.

Das in Fig. 14 wiedergegebene Stadium stellt insofern ein anormales Verhalten dar, als es das einzige Bild ist, auf dem ich eine Verfeinerung der Chromatinfäden bis zu diesem Grade fortgeschritten fand, ohne daß schon die neue Konzentration energisch einsetzt. Auch ist die Größe des Eies für diese Phase durchaus anormal, da gewöhnlich schon sehr viel früher die nächsten Stadien erreicht werden (Fig. 16).

Der normale Verlauf ist also der, daß nach der gegenseitigen Loslösung der Conjuganten eine Konzentration der Chromosomen einsetzt, schon bevor diese sich allzusehr verdünnt und bevor sie ihre paarige Anordnung aufgegeben haben.

Diese Konzentration findet häufig da statt, wo die Chromosomen dem Nucleolus ansitzen. Ob aber alle Zentren hier entstehen und später erst in andere Bezirke des Kernes gelangen, konnte ich nicht entscheiden. Wahrscheinlich erscheint es mir aber nicht, da sie schon auf ganz frühen Stadien im Kernraum beliebig verteilt gefunden werden (Fig. 15, 16).

Kaum hat sich auf solche Weise eine Partie der Doppelchromosomen verdickt, da beginnen diese sich auch schon zu krümmen und eine hufeisenförmige Gestalt anzunehmen (Fig. 17 u. 18). Schließlich entstehen auch hier Ringe, die bisweilen ihre Zusammensetzung aus zwei parallelgelagerten Ringen erkennen lassen.

Während diese Umbildungen vor sich gehen, ist jedoch noch nicht alles Chromatin in diese Gebilde einbezogen. Man findet noch auf späteren Stadien, die nur noch Ringe in den Kernen zeigen (Fig. 19), wie von jedem Ring ein (oder zwei? mehr wohl kaum) Paare von Chromatinfäden ausgehen. Hiermit hat auch die Chromatinkonzentration bereits ihren Höhepunkt erreicht, und es beginnt nun wieder ein Abströmen von diesen Ringen, die bald mehr einer unregelmäßigen Körnchenanhäufung als einem Ring ähnlich sind. Man kann viele derartige Stadien durchmustern und erhält immer den Eindruck, als entstanden bei diesem Abströmen dünne, wirt durcheinanderliegende Körnchenfäden von unregelmäßiger Länge und außerdem kleinere, ebenfalls ordnungslose Chromatinhäufchen

(Fig. 20). Daneben begegnet man auch mal einem Kern, der ein anderes Bild bietet, dennoch aber die Zugehörigkeit zu diesem Stadium nicht verkennen läßt. Die Chromatinzentren sitzen zum Teil dem Nucleolus direkt auf, die Chromatinstränge sind mehr oder weniger nach dem Nucleolus hin gerichtet. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, einige davon eine Strecke weit zu verfolgen. In solchem Fall erkennt man ziemlich deutlich, daß es sich um einen sehr feinen, gedrehten Doppelfaden handelt, dessen Natur durch die Körnelung der beiden Fäden schwer erkennbar ist, oder aber es ziehen zwei Fäden einander parallel (Fig. 21). Auf diesem Stadium findet man auf günstigen Schnitten den Nucleolus der Kernmembran dicht anliegen. Und zwar erscheint an der Berührungsstelle die Kern- und Nucleolenmembran aufgelöst. Auch spricht das Bild dafür, daß hier eine Substanzausscheidung ins Plasma von seiten des Nucleolus stattfindet (Fig. 21). Dasselbe wird von POPOFF bei *Paludina* beobachtet.

Damit hat das Ei die Entwicklungsstufe erreicht, auf der es von der Wand des Follikels frei wird und in die Ausführungswege gelangen kann. Freilich ist es mir nie gelungen, ein Ei zu finden, bei dem man mit aller Sicherheit erkennen konnte, daß es vollständig frei im Follikel liegt. Doch fand ich ab und zu Eier, die die Wand nur eben berührten und von denen man daher wohl annehmen durfte, daß sie sich bereits zum Verlassen der Zwitterdrüse anschickten. Immer ließen diese noch Reste der Nährzellenhülle erkennen.

Das Plasma hat während der letzten Entwicklungsphasen starke Veränderungen durchgemacht. Während es ursprünglich nur feinste Granula enthält, tauchen gleich nach dem Bukettstadium runde Kugeln in ihm auf, die sich mit Eisen-Hämatoxylin tief-schwarz färben. Diese sind meist an einem oder an zwei Punkten konzentriert (Fig. 15, 16). Wächst das Ei nun heran, so gewinnt das Plasma immer mehr Berührungsfläche mit dem Follikelepithel, während die „Nährzellen“-Hülle immer dünner und dünner wird. Außer den Epithelzellen werden oft eine größere Anzahl von Nährzellen von dem Ei überlagert, so daß schließlich das Ei auf der dem Lumen des Follikels zugekehrten Seite nur einen feinsten Überzug von Nährzellen besitzt, nach außen aber einer Reihe von wohlausgebildeten Nährzellen aufliegt, die mehr und mehr von dem Ei umschlossen und in die Randpartien aufgenommen werden (Fig. 21). Die Anhäufungen der stark färbbaren Kugeln gehen immer mehr und mehr zurück, während das Plasma beginnt Dotterschollen zu bilden, die

an Größe zunehmen und bald das feinkörnige Plasma vollständig verdrängen (Fig. 20, 21).

Die Ernährung der Eizelle geht nicht von den „Nährzellen“ (ANCEL) aus. Sondern da nicht der Follikelflüssigkeit die Nährstoffe entnommen werden, sondern der Leber, in die die Zwitterdrüse eingebettet liegt, so kommt dem Follikelepithel die ernährende Funktion zu und ferner den Zellen, die zwischen diesen und dem Ei liegen (Fig. 20, 21). Daß von der Follikelwand aus dem Ei die Nahrung zufließt, dies wird deutlich aus Bildern, wie in Fig. 20 eines wiedergegeben ist. Hier geht vom Kern aus ein kanalartiger, heller Plasmastrang nach der Anheftungsstelle des Eies an der Follikelwand. An dieser Stelle sind auch bereits 2 Zellen so innig von dem Plasma des Eis umwachsen, daß sie ihre Selbständigkeit verloren zu haben scheinen. Daß diese Kerne bei der Nahrungsaufnahme einen Dienst leisten, wird durch solche Bilder sehr wahrscheinlich gemacht. Bisweilen kann man Eier finden, die weit im Innern des Follikels liegen und von der Wand vollständig losgelöst erscheinen. Auf einem weiteren Schnitt findet man sie jedoch durch einen langen Stiel noch mit dieser verbunden, und durch diesen Stiel zieht seiner ganzen Länge nach derselbe helle Kanal, den wir eben kennen gelernt haben. Heftet sich der Stiel auch mit noch so kleiner Basis der Follikelwand an, immer liegen an dieser Stelle ein oder mehrere Kerne dem Plasma des Eies eingebettet. Dies läßt wohl kaum zweifeln, daß die Ernährung des Eies durch das Follikelepithel vermittelt wird und daß die Nahrungsstoffe der Leber entnommen werden.

Die Umbildungen des Nebenkernes repräsentieren im Ei nicht so scharf markierte Stadien wie in den Samenzellen. Bei diesen letzteren treten besonders die Bilder hervor, die eine Anzahl von etwa bananenförmigen, stark färbbaren Stäbchen erkennen lassen (Fig. 9). Ob ihre Zahl der der Chromosomenpaare entspricht, konnte ich nicht entscheiden. Ich zählte meist zwischen 17 und 23, während ich für die Doppelchromosomen die Zahl 24 gefunden habe.

Bei den Eiern macht sich der Nebenkern meist nur durch eine intensive Verdunkelung des Plasmas bemerkbar. In einem Falle fand ich abseits vom Kern eine starke Plasmastrahlung ohne Zentralhorn. In diesen Strahlen waren in gleichem Abstand vom Zentrum nicht sehr regelmäßige, dunkel tingierbare Körnchenanhäufungen eingelagert, die jedoch deutlich eine paarige Anordnung zeigten.

Wenn die Dotterbildung einsetzt, so verschwindet der Nebenkern sehr bald, d. h. er ist bald nicht mehr zu erkennen.

Überblicken wir jetzt nochmal die Veränderungen, die das Chromatin in beiden Arten von Keimzellen durchläuft, so finden wir vom Bukettstadium an insofern eine verschiedene Entwicklung, als in der Spermatogenese die Auflösung des Bukettstadiums bis zu einer Auflösung der Chromatinfäden selber führt (Fig. 9). Dann erst entstehen die Hufeisen und die Ringe, aus denen weiterhin die Tetraden und Doppelkugeln direkt hervorgehen.

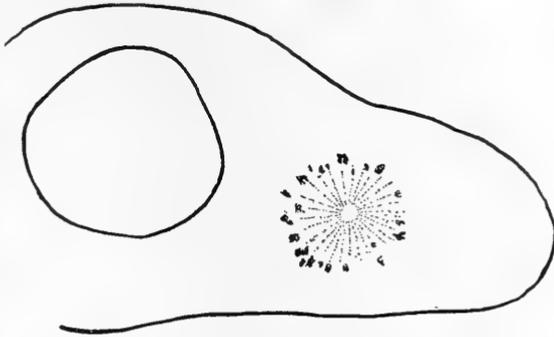


Fig. A. Ei mit Nebenkern in Plasmastrahlung.

Bei den Eiern dagegen schließt sich die Phase der Ringbildung gleich an das Bukettstadium an. Stadium 9 der Spermatogenese fehlt hier. Andererseits gehen hier die Ringe nicht direkt in die Tetraden über, sondern es findet vorher wieder eine Dezentrierung statt. Wie weit diese geht und was auf sie folgt, konnte nicht festgestellt werden.

Dieser Vergleich muß die Vermutung erwecken, daß in der Spermatogenese das Stadium 9 falsch eingereiht wurde. Setzen wir es nämlich hinter 10, also hinter die Ringbildungsperiode, so stimmen beide Entwicklungsreihen, soweit sie bekannt sind, miteinander überein. Doch kann mit Sicherheit behauptet werden, daß eine solche Umordnung der Figuren den Tatsachen nicht entspricht.

Denn einmal lassen sich alle wünschenswerten Übergangsstufen finden von dem Bukettstadium an bis zum Verschwinden der Chromatinfäden. Dann gibt nur diese Zusammenstellung eine kontinuierliche Entstehungsreihe für die Tetraden und Doppelkugeln. Wollte man zwischen die Ring- und die Tetradenbilder das Stadium Fig. 9 einschieben, so ließen sich keinerlei Vorstufen der Tetraden auffinden. Diese komplexen Gebilde müßten aus Stadium Fig. 9 momentan fix und fertig hervorspringen. Schließlich weist auch die Kerngröße darauf hin, daß die angegebene Reihenfolge die richtige ist. Zwar sind keine bedeutende Größenunterschiede vor-

handen; wenn man aber eine Reihe Kerne von jeder Sorte mißt, so findet man den Durchmesser im Ringstadium doch stets etwas größer als in dem Stadium der Chromatinzerstäubung.

Wir können also auf unserer Behauptung bestehen bleiben, daß die Veränderungen des Chromatins nach dem Bukettstadium in beiden Keimzellen eine verschiedene ist. Unser Resultat lautet also: Mit dem Ausstoßen des Nebenkernes wird sowohl die Wachstumsgeschwindigkeit als auch die Genese der chromatischen Substanz für die beiden Arten von Keimzellen eine spezifische. Oder: der Nebenkern bedingt erst die geschlechtliche Differenzierung der bis zum Bukettstadium indifferenten Keimzellen.

Wenn dieser Satz sich auch nur aus der Untersuchung einer einzigen Art ableitet, so muß ihm doch, wenn er schon für *Helix* gilt, auch für andere Zwitter Berechtigung zugesprochen werden. Als Stütze für diese Verallgemeinerung meiner Behauptung verweise ich auf die Ergebnisse von SCHLEIP (1911b). Er sagt von der zwittrigen Generation von *Angiostomum*: „Spermatocyten und Oocyten differenzieren sich aus den indifferenten Zellen der Synapsiszone“, p. 100.

Wenn aber, was hiermit schon sehr wahrscheinlich wird, bei Zwittern die direkte¹⁾ Bestimmung des Geschlechts der Keimzellen von dem Nebenkern ausgeht, so liegt die Annahme nahe, daß dem Nebenkern überall unter anderem diese Funktion zukommt, zumal da kein Grund zu finden ist, warum ihm gerade bei den Zwittern allein die Geschlechtsbestimmung zukommen soll. Wenn seine Wirkung hier sich besonders deutlich offenbart, so liegt dies eben nur daran, daß bei den Zwittern für die indifferenten Keimzellen die Bedingungen so ähnlich sind, daß sie allein es nicht vermögen, Formdifferenzen hervorzurufen, während man sich wohl denken kann, daß das Verweilen in zwei verschiedenen Organismen auch schon vor der Nebenkernbildung die indifferenten Keimzellen etwas verschieden beeinflussen kann.

Wagen wir also den Schritt und verallgemeinern unsere Resultate dahin, daß wir sagen: das Geschlecht der Keimzellen wird stets von dem Nebenkern bestimmt. Erinnern wir

1) Es ist hier die direkte Bestimmung zu unterscheiden von der indirekten, wie sie bei *Helix* durch die Einhüllung mit Nährzellen gegeben wird.

uns nun an das Ergebnis, zu dem uns unsere Betrachtungen zu Anfang geführt haben. Wir wurden dort zur Annahme hingeletet, daß bei den getrenntgeschlechtlichen Formen das primäre Geschlecht direkt durch den Zustand der Chromosomen und zwar speziell der akzessorischen Chromosomen bestimmt wird. Halten wir diese beiden Sätze zusammen, so können wir hieraus — wenn anders beide Behauptungen zutreffend sind — einen dritten Satz ableiten, welcher lautet: die sexuelle Spezifität des Nebenkernes wird jeweils direkt durch den Zustand der akzessorischen Chromosomen bedingt.

Wenn ich oben bereits den erklärenden Wert der Bindungshypothese darzutun mich bemüht habe, so sei es mir dennoch hier nochmal gestattet, an der Hand der gewonnenen Sätze im Verein mit längst bekannten cytologischen Beobachtungen diese Hypothese zu prüfen, und zwar möchte ich sie nicht in der oben ausgeführten Fassung hier behandeln, sondern in einer ebenfalls schon angedeuteten Modifikation, die mir mehr Wahrscheinlichkeit für sich zu haben scheint.

Wenn wir beobachten, daß die Conjugation der Chromosomen mit der Einordnung derselben zum Bukettstadium insofern Schritt hält, als sie am innigsten ist zur Zeit der Nebenkernbildung und von da an wieder sich aufzuheben beginnt, so können wir nicht leugnen, daß diese Umschlingungen mit der Ausstoßung des Nebenkernes in irgendwelcher Beziehung stehen müssen. In meiner früheren Arbeit habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß durch eine solche Conjugation je zweier Chromosomen ein geregelter Substanzaustritt aus dem Kern garantiert wird (1910). Was die nähere Begründung angeht, so muß ich auf die andere Arbeit verweisen. Nehmen wir diese Hypothese hier auf, so wäre damit über die akzessorischen Chromosomen ausgesagt, daß nur da, wo ein sich entsprechendes Paar vorhanden ist, eine geregelte Teilnahme derselben an der Nebenkernbildung angenommen werden darf, während die Unmöglichkeit einer Conjugation auch von der Nebenkernbildung ausschließt. In dieser Form wäre also anzunehmen, daß durch die Bindung, d. h. die Conjugation, die Anlagen aktiviert werden können, daß dagegen bei Isolation diese gebunden bleiben. Daß der Conjugationsmöglichkeit eine solche Rolle zukommen kann, dafür spricht die Beobachtung, daß allgemein die paarigen akzessorischen Chromosomen ein normales Verhalten zeigen, die unpaaren dagegen durch ihre kompakte Form bereits den Eindruck von Aktivierungsunfähigkeit machen. Ganz besonders wichtig scheint

mir aber in dieser Hinsicht die Beobachtung von SCHLEIP (1911 b) zu sein, daß bei *Angiostomum* in der zwitterigen Generation, wo die Oocyten und die Spermatocyten den genau gleichen Chromosomenbestand besitzen, dennoch ein Unterschied im Verhalten der akzessorischen Chromosomen sich darin äußert, daß diese in den Spermatocyten früh kompakt werden und ungepaart bleiben, in den Oocyten sich dagegen normal verhalten. Hier bei den Zwittern müssen, wie wir sahen, die spezifischen Nebenkerne dadurch erzielt werden, daß äußere Bedingungen in verschiedener Weise die Chromosomen beeinflussen und so bei einem Teil der Keimzellen ein Verhalten der Chromosomen erzielen, wie es dem der Ungepaarten gleichkommt. Diese Beobachtung macht uns nicht allein die Bindungshypothese sehr wahrscheinlich, sie ist auch ein Argument gegen die Volum- und gegen die Portionenhypothese, dem wohl kaum Beweiskraft abgesprochen werden kann. In beiden Arten von Keimzellen haben wir dieselben akzessorischen Chromosomen. Die Zahl der Portionen ist gleich; was das Volumen anbetrifft, so kann man natürlich auch hier den Ausweg benutzen, der stets dieser Annahme offen steht, daß nämlich geringfügige, unkontrollierbare Differenzen bereits ausschlaggebend sein können. Damit wird aber auch die Berechtigung der Hypothese unkontrollierbar.

SCHLEIP's Befund läßt uns auf die Deutung der Ergebnisse von DELAGE zurückkommen. Bei *Angiostomum* haben wir vor Augen, was wir für Seeigel postulierten, um unsere Hypothese auch dort anwendbar zu machen, nämlich eine Einwirkung äußerer Faktoren auf die gleichen akzessorischen Chromosomen derart, daß die betroffenen von ihrem normalen Verhalten, das sich in ihrer Conjugation äußert, abweichen, indem sie eine Bindung nicht eingehen. Diese Tatsache berechtigt uns, eine derartige Beeinflussung bei den Seeigeln nicht als unwahrscheinliche Forderung ad hoc anzusehen. Näher darauf einzugehen verlohnt nicht, solange noch nicht festgestellt ist, ob hier bei parthenogenetischer Entwicklung ebenso wie bei Seesternen (BUCHNER) die eine Reifeteilung unterdrückt wird.

Noch über eine andere Frage gibt uns SCHLEIP's Befund Auskunft. Bei den Zwittern ist ja die Geschlechtsbestimmung indirekt auf äußere Faktoren angewiesen, und man kann sich nun fragen: wird durch diese bewirkt, daß verschiedene Nebenkerne entstehen, oder wird immer derselbe gebildet, in diesem aber durch äußere Faktoren eine Anlage hintangehalten? Beobachtungen an *Helix* geben hier keine bestimmte Antwort. Man findet hier zuweilen Eier,

die nicht von Nährzellen umgeben sind, sondern die Lage von Spermatocten haben (Textfig. B). Sie sind daher stark unterernährt, d. h. nur der Kern ist gewachsen, während das Plasma einen sehr dünnen Saum um den großen Kern bildet. Diese Abnormitäten lassen es ja wohl plausibler erscheinen, daß hier die Chromosomen nicht genügend stark von dem Milieu beeinflusst wurden, um von ihrem normalen Verhalten abzuweichen, plausibler, als daß hier das Milieu die weibliche Anlage im Nebenkern nicht zu unterdrücken vermochte. Eine sichere Entscheidung dieser Frage ist hiermit aber nicht gegeben. Doch finden wir sie in den Beobachtungen SCHLEIP's. Wenn hier die gleichen akzessorischen Chromosomen sich das eine Mal paaren, das andere Mal kompakt bleiben und sich nicht paaren, so ist es deutlich, daß man die Differenz, die sich später in der Genese der beiden Arten von Keimzellen offenbart, bereits als in den Chromosomen gegeben annehmen darf.

Die äußeren Faktoren mögen also bei den Zwittern die paarigen akzessorischen Chromosomen zu einem Verhalten veranlassen, wie es dem der isolierten entspricht. Sie vermögen sie von der Conjugation und hiermit von der Beteiligung an der Nebenkernbildung abzuhalten. Zu den Zwittern sind bei dieser Betrachtungsweise auch solche Formen zu rechnen, die parthenogenetisch Männchen und Weibchen aus

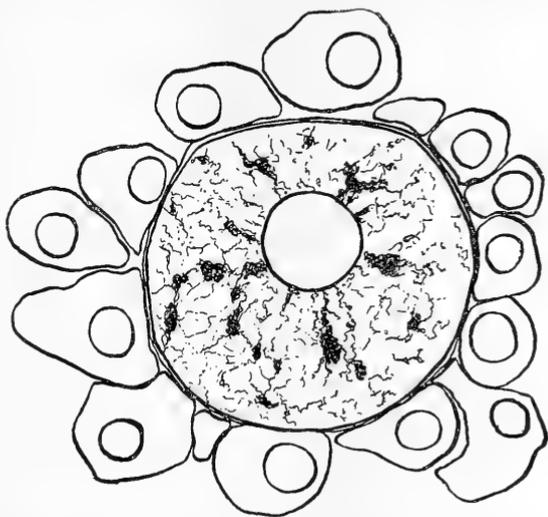


Fig. B. Ei ohne Nährzellenhülle, mit nur schwachem Plasmasaum um den Kern. Die anliegenden Zellen sind Spermatocten.

sich hervorgehen lassen. Die betreffenden Eier müssen einen sexuell differenzierten Nebenkern erhalten, der in den männlichen Eiern allerdings insofern veränderte Reaktionen bedingt — im Gegensatz zu den Reaktionen in den männlichen Keimzellen —, als er mit anormalem Material arbeiten muß. Statt unpaarer akzessorischer Chromosomen findet er paarige. Und nun werden diese entweder als ein unpaares

Chromosomen behandelt wie bei den Molluskenzwittern, oder das eine von beiden wird ignoriert, es bleibt bei der Teilung liegen wie bei Aphiden und bei Nematodenzwittern.

Zum Schluß muß noch einiges über die Geschlechtsbestimmung bei den Pflanzen gesagt werden. Trotz eifriger Bemühung konnten auch in neuester Zeit (STRASBURGER, 1910) hier keine Chromosomen gefunden werden, die sexuelle Unterschiede erkennen lassen. Es stellt uns dies vor die Frage, ob in beiden Organismenreichen die Bestimmung von prinzipiell verschiedenen Faktoren ausgeht, oder aber, ob wir annehmen dürfen, daß der ursprünglichere Typus, wie ihn die Pflanzen repräsentieren (STRASBURGER), sich darin äußert, daß hier eine deutlich erkennbare Scheidung in Autosomen und in akzessorische Chromosomen noch nicht eingetreten ist.

Erinnern wir uns nochmal an das, was wir über die Echinodermen gesagt haben. Hier bilden die Männchen(?) stets gleiche Gameten. Die Eier jedoch unterscheiden sich insofern, als zwar jedes ein akzessorisches Chromosom enthält, das eine davon (in der Hälfte der Eier enthalten) zeichnet sich aber gegenüber dem anderen und gegenüber denen der Spermatozoen durch seine eigentümliche Gestalt aus, die es in gewissen Phasen annimmt. Wir haben weiter oben darauf hingewiesen, daß es der Annahme einer rein quantitativen Determinierung durchaus nicht widerspricht, wenn dieses eine Chromosom in irgendeiner Hinsicht als qualitativ verschieden von den übrigen drei angenommen wird, da dieses eine ja stets mit dem weiblichen Geschlecht verknüpft sein muß, mithin eine Qualitätsdifferenz desselben keine selektive Befruchtung verlangt. Wenn sich diese Spezifität des einen Chromosoms darin äußert, daß es zur Conjugation ungeeignet ist oder nicht dazu neigt, so besteht für seinen Partner dieselbe Lage, wie wenn er sich allein befände, so wie es in anderen Tiergruppen der Fall ist.

Die Verhältnisse, wie sie BALTZER bei den Echinodermen aufgedeckt hat, weisen uns meiner Meinung den Weg, den die Phylogenie der akzessorischen Chromosomen eingeschlagen hat. Die erste Stufe mußte wohl darin bestanden haben, daß in jedem Gameten ein akzessorisches Chromosom vorhanden war. Von den vieren, die auf je zwei männliche und zwei weibliche Gameten entfallen, war aber eines physiologisch derart abgeändert, daß es seinem Partner eine Conjugation nicht mehr gestatte. Äußere Formdifferenzen brauchten auf dieser ersten Stufe noch nicht vorhanden sein. Wenn dieses Stadium, wie ich vermute, bei den Pflanzen heute noch erhalten

ist, so dürfen wir höchstens in dem Bukettstadium sexuelle Differenzen zu finden hoffen.

Wenn das eine Chromosom nur die Conjugation verhindern sollte, so konnte dies auch dadurch erreicht werden, daß dasselbe vollständig verschwand. D. h. es mußte für den Effekt ganz gleichgültig sein, ob es erhalten blieb, ob es sich in irgendeiner Weise änderte, ob es sich rückzubilden begann oder ob es schließlich vollständig verschwunden war. So entstanden dann die verschiedenen Entwicklungsstufen, wie sie sich bei Tieren finden.

So glaube ich, daß die negativen Ergebnisse, zu denen die Cytologie in der Botanik hinsichtlich der akzessorischen Chromosomen gelangte, uns noch nicht zwingt, bei den Pflanzen nach Faktoren zu suchen, die von denen, die im Tierreich das Geschlecht bestimmen, prinzipiell verschieden sind.

Gießen, 1. Dezember 1911.

Nachtrag.

Während der Drucklegung dieser Arbeit erschien eine Abhandlung von GOLDSCHMIDT, „Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen“, die hier noch berücksichtigt werden muß, da er darin zu einer neuen Auffassung der hier behandelten Frage geführt wird. GOLDSCHMIDT macht sich auf Grund seiner interessanten Versuchsreihen folgende Vorstellung von der Wirkungsweise der Geschlechts-bestimmenden Faktoren: Bei ungleichem Bestand der akzessorischen Chromosomen sind in diesen nur die Anlagen für eines der beiden Geschlechter enthalten. Hat das Männchen das unpaare Heterochromosom, so sind in diesem die weiblichen Anlagen und nur diese lokalisiert. Das Männchen besitzt demnach die weiblichen Anlagen nur einmal, das Weibchen dagegen zweimal. Die männlichen Anlagen, die den Autosomen zugeteilt sind, sind in beiden Geschlechtern zweimal vorhanden. Dominiert nun weiblich über männlich, so dominiert auch zweimal weiblich über zweimal männlich. Dagegen wird im männlichen Geschlecht die Entfaltung der männlichen Anlagen dadurch garantiert, daß diese in der Zweifzahl über die nur einmal vorhandenen weiblichen Anlagen dominieren.

GOLDSCHMIDT lokalisiert demnach die Sexualanlagen ebenso wie wir teils in den akzessorischen Chromosomen, teils in den Autosomen. Doch entscheidet nach ihm nur die Dominanz über ihre Entfaltung, während bei der Bindungshypothese das Hauptgewicht auf der Aktivierungsmöglichkeit liegt. Darauf beruht die beschränktere Anwendungsmöglichkeit der GOLDSCHMIDT'schen Hypothese. Denn nicht nur fordern diejenigen Insectengruppen, wo dem unpaaren akzessorischen

Chromosom mehrere kleinere gegenüberstehen, komplizierte Hilfsannahmen; das was uns wichtiger erscheint, ist der Umstand, daß in einigen Fällen eine Erklärungsmöglichkeit ganz zu fehlen scheint.

Bei den Bienen entwickelt sich das Drohnenei mit dem halben Chromosomenbestand. Das Verhältnis zwischen Autosomen und akzessorischen Chromosomen ist demnach genau dasselbe wie in dem mit dem ganzen Bestand sich entwickelnden Weibchenei. So wie also bei diesen zweimal weiblich über zweimal männlich dominiert, so müßte auch nach dieser Hypothese im Drohnenei einmal weiblich über einmal männlich dominieren, d. h. es müßten auch bei halbem Chromosomenbestand Weibchen entstehen.

Noch auf eine andere Schwierigkeit möchte ich hier hinweisen. GOLDSCHMIDT kommt zu seinen Vorstellungen auf Grund eingehender Bastardierungs- und Inzuchtsexperimente, die dann an der Hand der gewonnenen Hypothese erklärt werden. Doch ist dabei zu beachten, daß für das angenommene Intensitätsverhältnis von beiden Geschlechtsfaktoren sowohl innerhalb derselben Art als auch zwischen beiden bastardierten Arten ganz bestimmte Zahlenwerte einzusetzen sind, wenn auf diesem Wege eine Erklärung gelingen soll. So setzt GOLDSCHMIDT für A (= Erbfaktor der männlichen sekundären Geschlechtscharaktere) bei *dispar* den Wert 60 ein, für den entsprechenden weiblichen Erbfaktor G 40. Bei *japonica* wird das Verhältnis 3:2 beibehalten, die absoluten Werte aber doppelt so hoch angenommen, also 120:80. Unter dieser Voraussetzung lassen sich die Züchtungsergebnisse als Funktion des Potentialgefälles der beiden Geschlechtsfaktoren, wie es durch ihre Intensität und Anzahl gegeben wird, erklären. Setzen wir aber z. B. für *japonica*, ohne das Verhältnis 3:2 zu stören, andere absolute Werte (75:50), so versagt die Hypothese. Freilich, man kann sagen, es bestehen nun einmal hier so scharf abgeglichene Werte, und es wird daher nötig sein, von Fall zu Fall zu untersuchen, welche absolute und relative Intensität den Geschlechtsfaktoren zukommt.

Aber auch wenn ich diese für biologische Geschehnisse unerwartet mathematisch genaue Quantitätsbestimmung in Kauf nehme, so kann ich mich dennoch nicht ganz von der Erklärungstüchtigkeit der GOLDSCHMIDT'schen Hypothese im gegebenen Fall überzeugen. Denn nach meiner Berechnung dürften unter den gesetzten Voraussetzungen bei Kreuzung von *japonica* ♀ mit *dispar* ♂ in F₂ nicht zur Hälfte reine Männchen auftreten, sondern es müßten wie bei den Weibchen $\frac{2}{3}$ gynandromorph sein, nämlich die Kombinationen (p. 10)

2, 6 u. 8. Die Bastardierungsversuche ergaben jedoch nur reine Männchen. Es scheint mir daher nicht möglich, auch nur für diesen speziellen Fall in der gegebenen Hypothese eine restlose Erklärung zu finden. Die Bindungshypothese dagegen verzichtet allerdings auf eine derartig mathematisch scharfe Faßbarkeit der vorliegenden Ergebnisse, bietet aber dafür ein einfache und ungezwungene Erklärung dieser Erscheinungen weit über das einzelne Experiment hinaus. Die Neigung zu Zwitterbildung sowohl bei Bastardierung als auch bei Inzucht läßt sich als durch eine Störung in den Bindungsvorgängen verursacht auffassen. Solche Störungen können einmal da auftreten, wo zwei artfremde Chromosomen zusammentreffen, und dann auch bei Inzucht, wenn Schädigungen allgemeiner Natur die Chromosomen getroffen haben. Ohne näher darauf eingehen zu wollen, möchte ich nur bemerken, daß sich auf diese Weise auch die speziellen Ergebnisse von GOLDSCHMIDT, so das Auftreten von nur reinen Männchen bei der oben zitierten Kreuzung, leicht erklären läßt; ja es werden sogar zur Hälfte reine Männchen beim Zugrundlegen dieser Anschauungen direkt gefordert.

Literaturverzeichnis.

- ANCEL, P., 1902, Sur les mouvements de la chromatine et les nucléoles pendant la période d'augmentation de volume de l'ovocyte d'*Helix*, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 10, 1902.
- , 1902, Sur le Nebenkern des spermatocytes d'*Helix pomatia*, in: Bibliogr. anat., Vol. 11.
- , 1902, Sur les premières différenciations cellulaires dans la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*, *ibid.*
- , 1902, La réduction numérique des chromosomes dans la spermatogénèse d'*Helix pomatia*, *ibid.*
- , 1903, Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia* (LINN.), in: Arch. Biol., Vol. 19, 1903.
- v. BAEHR, W. B., 1909, Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliceti* mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse, in: Arch. Zellf., Vol. 3, 1909.
- BALTZER, F., 1909, Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*, *ibid.*, Vol. 2, 1909.
- BATESON, W., 1909, MENDEL'S Principles of Heredity, Cambridge 1909.
- BOVERI, TH., 1911, Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovirens*, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.), Vol. 41, 1911.
- BUCHNER, P., 1911, Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese, in: Arch. Zellf., Vol. 6, 1911.
- , 1911, Über hermaphrodite Seesterne, in: Zool. Anz., Vol. 38, 1911.
- CASTLE, W. E., 1903, The heredity of sex, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 40, 1903.
- , 1909, A Mendelian view of sex-heredity, in: Science (N. S.), Vol. 29, 1909.

- CORRENS, C., 1906, Die Vererbung der Geschlechtsformen bei gynodiöcischen Pflanzen, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., Vol. 24, 1906.
- , 1907, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts, Berlin 1907.
- , 1908, Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., Vol. 26, 1908.
- DELAGE, Y., 1908, Les vrais facteurs de la parthénogénèse expérimentale. Elevage des larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 7.
- , 1909, Le sexe chez les Oursins issus de parthénogénèse expérimentale, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 148.
- DEMOLL, R., 1910, Zur Lokalisation der Erbanlagen, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Physiol., 1910.
- , 1911, Die Spermatogenese von *Helix pomatia*, in: Zool. Anz., Vol. 37, 1911.
- , 1912, Die Spermatogenese von *Helix pomatia* L. Ein Beitrag zur Kenntnis der Heterochromosomen, in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, Vol. 2.
- DONCASTER, L., 1908, Sex inheritance in the moth *Abraxas grossulariata* and its variety *lacticolor*, in: Rep. Evol. Comm., 4, 1908.
- , 1909, Recent work on the determination of sex, in: Science Progress, 1909.
- DONCASTER, L. and G. H. RAYNOR, 1906, Breeding experiments with Lepidoptera, in: Proc. zool. Soc. London, 1906, Vol. 1.
- GOLDSCHMIDT, R., 1911, Einführung in die Vererbungswissenschaft, Leipzig 1911.
- GROSS, J., 1906, Die Spermatogenese von *Pyrrhocoris apterus* L., in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat., 1907.
- GULICK, A., 1911, Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden nebst Bemerkungen über die Bedeutung dieser Chromosomen, in: Arch. Zellf., Vol. 6, 1911.
- HAECKER, V., 1911, Allgemeine Vererbungslehre, Braunschweig 1911.
- HERTWIG, R., 1905, Über das Problem der sexuellen Differenzierung, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., Jahresvers. 15, 1905.
- , 1907, Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem, *ibid.* 17, 1907.
- HESCHELER, K., 1900, Mollusca, in: A. LANG, Lehrb. vergl. Anat. wirbelloser Tiere, 1900.
- KUSCHAKIEWITSCH, S., 1910, Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 2, 1910.
- MAUPAS, E., 1900, Modes et formes de reproduction des Nématodes, in: Arch. zool. expér. (3), Vol. 8, 1900.
- MEISENHEIMER, J., 1907, Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Ex-

- stirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen, in: Zool. Anz., Vol. 32, 1907.
- MORGAN, T. H., 1906, The male and female eggs of Phylloxerans of the Hickories, in: Biol. Bull., Vol. 10, 1906.
- , 1908, The production of two kinds of spermatozoa in Phylloxerans etc., in: Proc. Soc. exper. Biol. Med., Vol. 5.
- , 1909, A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids, in: Journ. exper. Zool., Vol. 7.
- , 1910, Chromosomes and heredity, in: Amer. Natural., Vol. 44, 1910.
- POPOFF, M., 1907, Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 70, 1907.
- PUNNETT, R. C., 1910, Mendelismus, deutsch von W. v. PROSKOWETZ u. H. ILTIS, Brünn 1910.
- SCHLEIP, W., 1911, Über die Chromatinverhältnisse bei *Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum*, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br. Vol. 19.
- , 1911, Das Verhalten des Chromatins bei *Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum*, in: Arch. Zellf., Vol. 7, 1911.
- SHULL, G. H., 1909, The presence and absence hypothesis, in: Amer. Natural., Vol. 43, 1909.
- , 1910, The inheritance of sex in *Lychnis*, in: Bot. Gazette, Vol. 49, 1910.
- SMITH, G., 1906, Rhizocephala, in: Fauna Flora Neapel 1906.
- SPILLMAN, W. G., 1909, The nature of unit characters, in: Amer. Natural., Vol. 43, 1909.
- , 1910, The Mendelian view of Melanin formation, *ibid.*, Vol. 44, 1910.
- STEVENS, N., 1905, A study of the germ cells of *Aphis rosae* and *Aphis oenotherae*, in: Journ. exper. Zool., Vol. 2, 1905.
- , 1909, An unpaired heterochromosome in the Aphids, *ibid.*, Vol. 6.
- STRASBURGER, E., 1910, Über geschlechtbestimmende Ursachen, in: Jahrb. wiss. Bot., Vol. 48, 1910.
- WILSON, E. B., 1909, Recent researches on the determination and heredity of sex, in: Science (N. S.), Vol. 29, 1909.
- , 1910, The chromosomes in relation to the determination of sex, in: Science Progr. N. 16.
- ZARNIK, B., 1911, Über den Chromosomenzyklus bei Pteropoden, in: Verh. deutsch. zool. Ges., Jahresvers. 21, 1911.
-

Erklärung der Abbildungen.

VK Kerne der Nährzellen.

FK Kerne der Follikel­epithelzellen.

Sämtliche Figuren sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat bei einem Okular-Bildabstand von 30 cm gezeichnet.

Tafel 4.

Alle Figuren sind mit LEITZ Ok. 18 und WINKEL Fluorit-Imm. 1,8 gezeichnet.

Fig. 1—4. Ovocyten in verschiedenen Entwicklungsstadien.

Fig. 5—11. Die markantesten Stadien in der Genese der Spermato­cyten 1. Ordnung.

Tafel 5.

Fig. 12. Ovocyte gleich nach dem Bukettstadium. Kernanschnitt. LEITZ Ok. 18, WINKEL Fluorit-Imm. 1,8.

Fig. 13—19. Entwicklung der Ovocyten von dem Bukettstadium an. WINKEL Ok. 5 und Fluorit-Imm. 1,8.

Fig. 20. Ovocyte mit vorgeschrittener Dotterbildung. WINKEL Ok. 2, Fluorit-Imm. 1,8.

Fig. 21. Ovocyte auf der Entwicklungsstufe, auf welcher sie die Zwitterdrüse verläßt. WINKEL Ok. 3, Fluorit-Imm. 1,8.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Wie ziehen die Regenwürmer Blätter in ihre Röhren?

Ein Beitrag zur Physiologie der nahrungsaufnehmenden Organe und zur Psychologie der Regenwürmer.

Von

Hermann Jordan (Tübingen).

Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß Regenwürmer des Nachts abgefallene Blätter, aber auch andere Gegenstände, wie Stiele, Baumzweige, Papierstückchen, Federn, Wollbüschel u. a. m., in die Mündung ihrer im Boden gegrabenen Gänge (Röhren) einziehen. Zum Teile mögen diese Gegenstände dazu dienen, den Eingang zu den Röhren schützend abzuschließen; die Blätter tragen aber auch zur Ernährung der Tiere bei. Zieht man nämlich solche Blätter heraus, so findet man sie an der Stelle, die sich im Innern der Röhre befand, in eigentümlicher Weise erweicht, ja nach Angabe mehrerer Autoren, PONTALLIÉ, DARWIN, nach längerem Verweilen, ihres Parenchyms beraubt, skeletiert. Teile des Parenchyms aber findet man im Darmtrakt des Wurmes¹⁾ (PONTALLIÉ).

1) PONTALLIÉ, Observations sur le Lombric terrestre, in: Ann. Sc. nat. (3) Zool., Vol. 19, 1853, p. 18.

Über die Art, wie die Regenwürmer die Blätter einziehen, verdanken wir DARWIN¹⁾ genauere Angaben. Beobachtet man am Morgen, wie die Blätter in den Wurmröhren stecken, so gewinnt man den Eindruck, als seien die Würmer in außerordentlich zweckmäßiger Weise zu Werke gegangen. Blätter, die an ihrer Spitze schmaler sind als an ihrer Basis, stecken meist mit der Spitze in dem Loche. Es leuchtet ein, daß das viel zweckmäßiger ist, als wenn der Wurm versucht hätte, die breite Basis in die enge Mündung zu ziehen; sie würde viel mehr Widerstand gefunden haben als die Spitze. Von den vielen Beispielen DARWIN'S wollen wir einige wenige anführen: Von 227 eingezogenen verwelkten Blättern verschiedener Art staken 181 mit der Spitze und nur 20 mit der Basis in der Röhre; „26 endlich waren in der Nähe der Mitte ergriffen worden, so daß dieselben quer in die Röhre gezogen worden und sehr gerunzelt waren;“ (also 80 % mit der Spitze, 9 % mit der Basis, 11 % in der Mitte). Um ein Beispiel von einer einzigen Blattart zu geben, bei der die Spitze schmal, die Basis aber recht breit ist: DARWIN fand Lindenblätter 79mal mit der Spitze, 4mal mit der Basis, 17mal in der Mitte eingezogen. Goldregenblätter dahingegen, die an der Basis eher schmaler sind als an der Spitze, wurden unter 73 Fällen in 63 % mit der Spitze, in 27 % mit der Basis und in 10 % der Fälle in der Mitte eingezogen, Rhododendronblätter (teilweise an der Basis am schmalsten) unter 91 Fällen in 66 % an der Basis und in 34 % an der Spitze. Sehr deutlich zeigt sich die Zweckmäßigkeit des Einziehens bei den Doppelnadeln der Kiefer, *Pinus silvestris* und anderer Arten; sie werden fast ausnahmslos mit der Basis eingezogen (2—3 Ausnahmen wurden beobachtet). Würde die eine Nadel an der Spitze ergriffen, so würde die andere sich quer über die Mündung legen.

Auch bei Papierdreiecken bestätigte sich das für natürliche Blätter beobachtete: Von 303 solchen Dreiecken waren 62 % mit der Spitze eingezogen, 15 % in der Mitte und 23 % mit dem basalen Teil.

Aus alledem schließt DARWIN auf eine wohlausgebildete Intelligenz der Regenwürmer, die sie befähige, zu erkennen, wo es

1) DARWIN, CH., Die Bildung der Ackererde durch die Thätigkeit der Würmer mit Beobachtungen über deren Lebensweise. Gesammelte Werke übersetzt von J. VICTOR CARUS, Vol. 14, Abt. 1, Stuttgart, Aufl. 2, 1899, p. 31 ff. (die Arbeit erschien 1881).

zweckmäßig sei, die Blätter oder Dreiecke zu packen. Man könne das zumal an denjenigen Blättern sehen, die an der Basis nicht breiter sind als an der Spitze (Rhododendron). „Die Tatsache, dass nicht eine verhältnismässig noch grössere Menge von Goldregenblättern mit der Basis eingezogen worden ist, können wir vielleicht daraus erklären, dass die Würmer die Gewohnheit erlangt haben, allgemein die Blätter mit den Spitzen hereinzuziehen, um auf diese Weise die Blattstiele zu vermeiden.“

Gewiß macht sich DARWIN selbst Einwände. Wir wollen das Folgende wörtlich anführen, weil es für uns besondere Wichtigkeit hat: „Es könnte mit augenscheinlich grosser Wahrscheinlichkeit vermuthet werden, dass eine verhältnismässig so grosse Anzahl von Dreiecken mit der Spitze in die Löcher gezogen wurden, nicht weil die Würmer dieses Ende als das zweckmässigste sich ausgewählt haben, sondern, weil sie es zuerst auf andere Weise versucht und es damit nicht fertig gebracht haben. Diese Ansicht wurde durch Beobachtungen der Art und Weise unterstützt, in welcher gefangen gehaltene Würmer die Papierdreiecke herumziehen und wieder fallen lassen; dann führen sie aber ihre Arbeit nachlässig aus. Ich sah nicht gleich anfangs die Bedeutung dieses Gegenstandes ein, sondern bemerkte nur, dass die Basaltheile derjenigen Dreiecke, welche mit der Spitze eingezogen worden waren, meist rein und nicht zerknittert waren. Später wandte ich dem Gegenstand sorgfältige Aufmerksamkeit zu. An erster Stelle wurden mehrere Dreiecke, welche mit dem basalen Winkel oder mit der Basis selbst oder ein wenig oberhalb der Basis eingezogen worden waren, und welche dadurch stark zerknittert und beschmutzt waren, einige Stunden in Wasser liegen gelassen und dann noch unter Wasser tüchtig geschüttelt; es wurden aber dadurch weder der Schmutz noch die Brüche im Papier entfernt. Nur unbedeutende Falten konnten beseitigt werden, selbst nach Durchziehen der nassen Dreiecke mehreremale durch meine Finger. In Folge des von den Körpern der Würmer herrührenden Schleimes war der Schmutz nicht leicht abzuwaschen. Wir können daher schliessen, dass, wenn ein Dreieck, ehe es mit der Spitze eingezogen wurde, mit seiner Basis auch nur mit einem geringen Kraftaufwand in eine Wurmröhre hineingezogen worden wäre, der basale Theil dann noch lange seine Falten und Brüche und seinen Schmutz behalten würde. Es wurde nun der Zustand von 89 Dreiecken (65 schmalen und 24 breiten), welche mit der Spitze eingezogen worden waren, untersucht; und die Basaltheile von nur 7 unter ihnen

waren überhaupt faltig und gleichzeitig meistens auch schmutzig . . . Wenn die Würmer die Dreiecke mit ihren Basen ebenso häufig wie mit ihren Spitzen nach den Mündungen ihrer Röhren gezogen und dann wahrgenommen hätten, ohne faktisch den Versuch zu machen, sie in die Röhren zu ziehen, dass das breitere Ende für diesen Zweck nicht so gut passe, — selbst in diesem Falle würde der basale Theil einer verhältnismässig grossen Zahl wahrscheinlich beschmutzt gewesen sein. So unwahrscheinlich nun auch der Schluss sein mag, so können wir doch schliessen, dass die Würmer durch irgend welche Mittel zu beurtheilen imstande sind, welches das beste Ende ist, mit welchem Papierdreiecke in ihre Höhlen gezogen werden können.“¹⁾

In neuerer Zeit hat ELISE HANEL²⁾ den Versuch gemacht, zu zeigen, daß das von DARWIN beschriebene Verhalten sich auch ohne Annahme eines Intellekts bei Regenwürmern erklären lasse: die Verfasserin meint beweisen zu können, daß wir es nur mit einer Summe von Reflexen hierbei zu tun haben. Zunächst weist sie nach, daß in manchen Fällen chemische Unterschiede zwischen Blattstiel und Blattspitze ausschlaggebend für die Art sein dürften, in der unsere Würmer die Blätter einziehen. Als Beispiele für solche Blätter werden diejenigen der Linde genannt, die stets mit der Spitze zuerst in die Röhren gezogen wurden. Daß hieran die Form der Blätter unmittelbar nicht schuld ist, ergibt sich daraus, daß man Lindenblättern durch Ausschneiden mit der Schere Formen³⁾ geben kann, die ein Ergreifen am Blattstiel viel zweckmäßiger erscheinen lassen, als an der Spitze; doch war diese letztere stets ergriffen worden. Entfernt man aber den Stiel, so wird die Basis — wenn die Spitze 46 mal ergriffen wurde — 12 mal eingezogen. Der Blattstiel allein aber wird in 50 Fällen 35 mal an der Basis gepackt: es hemmt also der Stiel den zum Ergreifen führenden Reflex, aber nur dann, wenn ein Teil der Blattspitze vorhanden ist. Daß es sich bei diesem Hemmen um Eigentümlichkeiten der che-

1) Von mir gesperrt.

2) ELISE HANEL, Ein Beitrag zu „Psychologie“ der Regenwürmer, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 4, 1904, p. 244.

3) Z. B. an der Spitze breit, am Stiel spitz, oder gar an der Spitze in zwei Zipfeln auslaufend, so daß beim Einziehen des einen der andere Zipfel sich an der Lochmündung sperren muß.

mischen Zusammensetzung mit größerer Wahrscheinlichkeit handelt als um die Form, ergibt sich aus Versuchen mit „künstlichen Lindenblättern“, die aus Papier hergestellt wurden: die Würmer zogen sie nur 11 mal mit der Spitze, 48 mal aber mit der Basis in ihre Röhren.

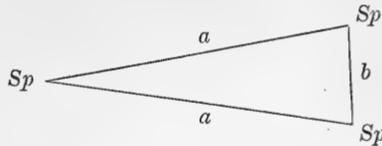
In vielen anderen Fällen scheint die Form, neben chemischen Unterschieden, das zweckmäßige Ergreifen eines der Blattenden zu bedingen: so bei Kiefernnadeln. Wenn DARWIN bei Kiefernnadeln die beiden Spitzen vereinigte, damit also den Einfluß der Form ausschaltete, so bevorzugten die Würmer trotzdem die Basis (chemischer Einfluß). Schneidet man nun die natürliche Verbindung an der Basis durch, so daß die beiden Nadeln nur mehr an ihrer Spitze miteinander, und zwar künstlich, verbunden sind, so werden sie nun 95 mal an der (getrennten) Basis, 119 mal an der Spitze ergriffen.

Um nun an den, wie zuletzt erwähnt, präparierten Nadeln den chemischen Einfluß der Basis auszuschalten, wird diese entfernt, und es ergibt sich, daß die vereinigten Spitzen 79 mal, die Basis 8 mal in die Röhren gezogen werden. Künstliche Kiefernnadeln (aus Rohr) waren 36 mal an der Basis, 8 mal an den Spitzen ergriffen worden.

Wir wenden uns nun der Frage zu: wie kommt es, daß die Form derart auf die Würmer wirken kann, daß sie diese zum zweckmäßigen Ergreifen reflektorisch veranlassen kann? Es braucht nicht daran erinnert zu werden, daß die Regenwürmer zwar Lichtsinneszellen, nicht aber irgendeine Einrichtung zum „Formensehen“ besitzen.

ELISE HANEL stellte ihre Versuche mit spitzen Papierdreiecken an. Solche Dreiecke werden in um so mehr Fällen an derjenigen Ecke ergriffen, die dem spitzesten Winkel entspricht, je größer das Verhältnis der Höhe zur Basis ist:

Höhe : Basis	An der Spitze ergriffen in Fällen	An den weniger spitzen Ecken ergriffen in Fällen
2 : 1	57	28
4 : 1	27	6
6 : 5	33	29



E. HANEL versucht auch dieses Verhalten der Regenwürmer durch folgende Hypothese auf einen Reflexmechanismus zurückzuführen. Sie sagt: „Nennen wir den Reiz, welcher ausgeübt wird, wenn der Wurm an der Längsseite eines Dreiecks kriecht, a, und denjenigen, der durch Kriechen an der kurzen Seite bewirkt wird, b, so können wir uns vorstellen, dass die Reize nur in der Aufeinanderfolge $b + \text{Spitze} + a + \text{Spitze}$ den Reflex des Hineinziehens auslösen, was dann natürlich zur Folge hat, daß nur das spitzeste Ende erfaßt wird. Hingegen würden die Reize in der Aufeinanderfolge $a + \text{Spitze} + b + \text{Spitze}$ in den meisten Fällen gar keinen oder einen Hemmungsreiz ausüben, der Effekt wird also der negative, des Nichteinziehens sein.“

Eigene Beobachtungen.

Ich will zunächst bemerken, daß meine Untersuchungen sich nicht auf die Frage der chemischen Reize beziehen. Es ist recht wohl möglich, daß es Blätter gibt, bei denen ein chemischer Unterschied, der zwischen Stiel und Spitze besteht, die Würmer veranlaßt, die Blätter stets an ein und derselben Stelle zu ergreifen. Ich besitze hierüber keine Erfahrung. Die Blätter, deren Einziehung ich beobachtete, stammten durchweg vom Holunder (*Sambucus nigra*), und man wird aus den Resultaten unschwer sehen, daß von der angedeuteten Polarität keine Rede ist.

Meine Beobachtungen beziehen sich auf mittelgroße Regenwürmer. Ich kann ebensowenig wie DARWIN und HANEL den Namen angeben. Sie leben unter dem Pflaster eines Hofes in großer Zahl. Die Mündung ihrer Röhren befinden sich in einem Spalt, der das Pflaster von einer Mauer trennt. Oberhalb der betreffenden Stelle steht ein Strauch von *Sambucus nigra*, auf dessen abgefallene Blätter die Würmer es abgesehen haben.

Ich habe mich nicht darauf beschränkt, das Resultat des Einziehens am anderen Morgen festzustellen, sondern habe das Treiben der Würmer in der Nacht beim Scheine einer Petroleumlampe beobachtet.¹⁾ Ich stellte in zahlreichen Fällen folgendes fest:

1) Soweit ich sehen kann, hat DARWIN das Gebaren der Würmer

I. Das Einziehen der Blätter.

Die Regenwürmer strecken einen Teil des Vorderkörpers zum Spalt heraus; das Loch selbst verlassen sie nie. Von einem Umkriechen der Blätter, wie Hanel's Hypothese es annimmt, war niemals die Rede.

Die Würmer machen mit dem Vorderkörper pendelnde („nutrende“) Suchbewegungen von ausgesprochener Planlosigkeit. Berühren sie hierbei ein Blatt (oder legt man ihnen ein solches auf den Kopf), so greifen sie es sofort an. Hierbei konnte ich in allen Fällen feststellen, daß von der Auswahl einer bestimmten Stelle des Blattes gar keine Rede ist. Das gilt auch dann, wenn man dem Blatte mit der Schere irgendwelche andere Formen gibt, etwa wie E. HANEL es tat. Die Würmer packen das Blatt da, wo sie es eben berühren, und das ist nach dem Grade der Wahrscheinlichkeit in der Regel eine Stelle der Blattspreite. Hat der Wurm sich an dem Blatte festgesogen, so zieht er sich schnell in sein Loch zurück und versucht unmittelbar Kopf und Blatt in die Röhre zu ziehen. Allein mit ziemlicher Regelmäßigkeit legte sich das Blatt deckelartig vor den Pflasterspalt und machte der Rückziehbewegung des Wurmes ein vorzeitiges Ende. Die Würmer verhielten sich nunmehr in verschiedenen Fällen recht verschieden. Einige wenige unter ihnen zogen trotz des unüberwindlichen Widerstandes weiter. Dann schnellte das Blatt, wenn seine Spannung einen bestimmten Grad erreicht hatte, vom Munde des Wurmes los und wurde durch seine eigene Elastizität ziemlich weit fortgeschleudert. Meistens aber gaben die Würmer, sobald das Blatt, das sich ja quer über den Spalt legte, ihrem Ziehen ernstlichen Widerstand in den Weg legte, den Versuch auf, ließen los, ergriffen wieder aufs Geratewohl eine andere Stelle, zogen, fanden Widerstand, ließen wieder los, bis sie — ganz offenbar zufällig — den Mund an einer geeigneten Stelle des Blattes festsogen, derart gelegen, daß das Blatt sich nicht mehr am Eingang des Loches sperren konnte, wenn der Wurm sich mit ihm zurückzog. Als solche Stelle kommt vornehmlich die Spitze in Betracht. Mit diesem zufälligen Ergreifen der Spitze gelingt es in den meisten Fällen also auch, diese Spitze in das Loch hineinzubringen. Mehr aber zunächst — in den meisten

selbst nur in einzelnen Fällen, die für uns nicht in Betracht kommen, beobachtet, HANEL aber scheint sich völlig auf das Feststellen der Resultate des Einziehens am anderen Morgen beschränkt zu haben.

Fällen — nicht. Noch ist das Weiterziehen mühsam, und ich sah Fälle, in denen die Arbeit noch in diesem Stadium verlassen wurde. In den anderen Fällen wird weiter probiert. So sah ich einmal einen Wurm unter dem Blatt, dessen Spitze schon im Loche stak, hervorkommen, das Blatt etwa in der Mitte der Spreite packen und hineindrücken oder -schieben. Es hängt natürlich ganz von der Beschaffenheit der Lochmündung ab, ob der Regenwurm, sobald die Spitze des Blattes einmal in die Röhre eingeführt ist, noch weitere Schwierigkeiten zu überwinden haben wird oder nicht.

Wie wenig das endliche Erfassen der Blattspitze durch Intellekt oder Reflexzwang in die Wege geleitet wird, ergibt sich auch daraus, daß ein Wurm die schon erfaßte Spitze wieder losließ und, ehe er nur zu ziehen versucht hatte, seinen Mund an einer viel unzuweckmäßigeren Stelle des Blattes befestigte.

II. Mit welchen Organen ergreift der Regenwurm die Blätter?

Wir haben nun noch die Frage zu beantworten, wie es dem Regenwurm möglich ist, ein Blatt überhaupt zu ergreifen. Von verschiedenen Autoren wurden verschiedene Organe für dieses Ergreifen verantwortlich gemacht, einmal die Lippen (deren Form ja allgemein bekannt sein dürfte), dann der etwa tonnenförmige Pharynx.¹⁾ Gleich PONTALLIÉ (und VAILLANT) konnte auch ich mich davon überzeugen, daß beim Ergreifen der Blätter die Lippen keine Rolle spielen. Ich glaube auch nicht, daß sie hinreichend stark sein würden ein Blatt so fest zu packen, wie wir das sahen. Ich habe stets gesehen, daß der Regenwurm sich an dem Blatte fest-saugt.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß als Saugorgan nur der Pharynx in Betracht kommt. Außer der in seiner Wand gelegenen Muskulatur ziehen radiäre Muskelbündel von ihm durch die Leibeshöhle und

1) Literatur, außer DARWIN: PONTALLIÉ, Observations sur le Lombric terrestre, in: Ann. Sc. nat. (3), Zool., Vol. 19, 1853, p. 18; EDOUARD CLAPARÈDE, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm etc., in: Z. wiss. Zool., Vol. 19, 1869, p. 563; LÉON VAILLANT, Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce etc., 1889, Vol. 3, Pt. 1. Auf eine Darstellung der in der Literatur enthaltenen hierher gehörigen Angaben, glaube ich verzichten zu sollen.

setzen sich an die Leibeswand an. Sie dienen dazu, den Pharynx zu erweitern. Im Momente, wo der Mund sich auf ein Blatt drückt, schwillt die Kopfregion des Wurmes an. Es geschieht dies dadurch, daß die Ringmuskulatur der hinter dem schwellenden Kopfbezirk liegenden Segmente sich verkürzt und den Kopf durch Blutdruck auftreibt. Folgendes wird dadurch erzielt: der durch Blutdruck geschwellte Teil des Hautmuskelschlauches umgibt als Ringwulst den Mund und bildet den Rand eines Saugnapfes, der sich luftdicht schließend an die Blattfläche andrückt. Dieser kreisrunde turgeszente Wulst eignet sich hierzu viel besser als die ungleichförmigen Lippen. Der zum Saugen nötige luftverdünnte Raum wird durch den Pharynx hergestellt: eine Bewegung des knopfartig verdickten Kopfes ist beim Saugakte nicht wahrzunehmen, so bleibt als Saugorgan nur der Pharynx. Aber dessen saugende Erweiterung wird nunmehr sehr ergiebig sein, da den Radiärmuskeln durch die Erweiterung des Kopftheiles ein großer Spielraum gewährt ist.

Daß es sich wirklich um nichts anderes als um Saugwirkung handelt, ergibt sich aus Folgendem: 1. Schnell, wie beschrieben, das Blatt vom Munde des Tieres ab, so sieht man in den weit geöffneten Mund (Pharynx) des Wurmes hinein. 2. Die Lumbriciden bevorzugen, um sich daran zu befestigen, die Blattfläche, der gegenüber nur Saugen in Betracht kommt. Falls sie den Rand des Blattes oder den Stiel vor den Mund bekommen, so glaube ich, daß sie auch dann sich des gleichen Verfahrens bedienen, indem sich der Ringwulst eben dem Objekte anpaßt, doch schien es mir, als verursache ihnen das viel mehr Mühe als das Festsaugen an der Blattfläche.

Diskussion der Resultate, soweit sie sich auf die Art des Einziehens von Blättern beziehen.

Hat ein Pendel die Gleichgewichtslage nach rechts überschritten, so hat das zur notwendigen Folge, daß es sie im nächsten Augenblicke nach links überschreiten wird. Diesem Gesetze unterliegt das Pendel und scheinen die geistigen Strömungen der Menschen zu gehorchen. Hatte DARWIN im Geiste der Periode, der er angehörte, die er begründete, dem Regenwurm menschenähnliche Intelligenz zugesprochen, so machte ELISE HANEL im Geiste neuerer Forschung den Versuch, auch dieses Stückchen tierischer Handlung, das uns im Obigen beschäftigte, als Summe zwangsmäßiger Reflexe zu er-

klären. Allein schon beginnt das Pendel sich seiner Gleichgewichtslage, die Forschung, wie wir glauben, der Wahrheit sich zu nähern. Man fängt an, die tierische Handlung unbefangen zu beobachten. Allzuwenig hatte man in jüngerer Zeit sich tierisches Naturleben angesehen, zu sehr sich gewöhnt, aus den Resultaten analysierender Tierversuche Schlüsse auf jenes Naturleben zu ziehen. Das Experiment schält aus komplexem Geschehen die Einzelfaktoren heraus. Ihre offenkundige Gesetzmäßigkeit reizt zur Verallgemeinerung, scheint doch gesetzmäßiges Geschehen erklärtes Geschehen zu sein. Und da das Experiment eine Fülle von zwangsmäßigen Reflexen kennen lehrte, so gewöhnte man sich daran, das Nervensystem als eine Summe von Reflexbogen zu betrachten: jede tierische Handlung war die notwendige Folge bestimmter Reize und Reizkombinationen, wie der Schuß die Folge des Druckes auf den Abzug des geladenen Gewehres ist. Als man aber wieder anfang das Leben schlechthin zu beobachten — das geschah wohl am erfolgreichsten in Amerika —, da sah man gar manche Handlung, die in ihrem Eintritt und Ablaufe mit der Notwendigkeit eines Naturgesetzes wenig oder gar nichts zu tun hatte. An echten, zwangsmäßigen Reflexen fehlte es gewiß nicht; sie allein aber machten das „Verhalten“, das Handeln des Tieres nicht aus. Mit größtem Nachdrucke auf diese Tatsache hingewiesen zu haben, ist in erster Linie das Verdienst von JENNINGS¹⁾: Trial and error, Probieren und Irrtum nennt er eine „Methode“, durch die sowohl niedere als höhere Organismen in vielen Fällen dasjenige leisten, wozu weder die festgefügte Bahn des Reflexes noch ein Erkenntnisvermögen der notwendigen Mittel in hinreichendem Maße vorhanden ist: den Reiz, den die Nahrung, das Sonnenlicht und anderes mehr auf das Tier ausüben, beantwortet es durch mannigfach variierte, planlose Bewegungen (Tasten, „Probieren“), bis es schließlich, mehr oder weniger zufällig, seinen Körper in diejenige nützliche Lagebeziehung zur Reizquelle gebracht hat, in welcher diese den angedeuteten beunruhigenden Reiz nicht mehr auf unser Tier ausübt: die Beute ist gepackt, der Schatten ist erreicht usw. Gewiß, auch das ist Reizbeantwortung; führt das erste, durch Zufall herbeigeführte Resultat aber nicht zum Ziel, so vermag das Tier die Beantwortung zu variieren, immer wieder zu variieren, und in diesen Variationen verfügt es über einen beachtenswerten Grad von

1) Zusammenfassend: JENNINGS, H. S., Das Verhalten der niederen Organismen. Übersetzt von MANGOLD, Leipzig 1910.

Freiheit. Wir sahen, wie ein Wurm es mit dem Abändern seiner Bewegungen so eilig hatte, daß er die ergriffene Blattspitze wieder losließ, ohne den Versuch zu machen, daß Blatt einzuziehen, wie er es vielmehr an einer anderen, unzweckmäßigeren Stelle faßte und nun vergeblich zog. Wir beobachteten Würmer, die in ihrem Bestreben sozusagen auch das Unmögliche erreichen wollten. Sie zogen an dem Blatt, das quer über dem Pflasterspalt lag, bis es ihnen vom Munde wegschnellte. Anderen genügte der Widerstand, um sofort die Variation des Handelns eintreten zu lassen, sie arbeiteten angestrengt, sehr mühsam, bis sie Erfolg hatten. Aber wiederum sind an diesen Tieren, die sich also offenbar am normalsten verhalten, nicht alle gleich beharrlich: schon scheint es, als haben sie gewonnenes Spiel, da lassen einige wenige die Arbeit ganz im Stiche und suchen lieber ein anderes Blatt, um von vorne anzufangen: Probieren, Mißlingen, Variieren und erst Aufhören, wenn das Ziel erreicht ist.

Ich glaube, wir haben mit dem Gesagten nicht nur ein neues Beispiel für die Methode des häufig variierten „Probierens“¹⁾ gefunden, sondern auch die Erklärungen DARWIN'S und E. HANEL'S durch hypothesenfreie Beobachtungen ersetzt. Gewiß ist es möglich, daß verschiedene Lumbriciden-Arten sich verschieden verhalten. Ich habe auch kein Recht zu behaupten, daß es nicht Blattarten gibt, deren Stiel etwa ein hemmendes Agens für den Regenwurm besitzt, die Tiere dergestalt veranlassend, die Spitze zu fassen. Nehmen wir aber alle Resultate DARWIN'S und E. HANEL'S, die sich auf die Reaktion der Würmer auf die Blattform beziehen, so leuchtet es ein, daß sie stets in dieser Weise ausfallen müßten, wenn die Objekte der beiden Autoren sich verhielten wie unsere Regenwürmer. So haben wir denn keinen Grund, weiterhin an die Intelligenz oder an jenen komplizierten Reflex — beruhend auf dem Umkriechen längerer und kürzerer, von Spitzen getrennter Seiten — zu glauben. Es ist eben ein bedeutender Unterschied, ob wir die Würmer bei der Arbeit selbst beobachten oder am anderen Morgen deren Resultat feststellen. Hierauf haben aber beide Autoren sich, wie gesagt, offenbar beschränkt, DARWIN zum mindesten bei denjenigen Versuchen, die hier in Betracht

1) Diese zahlreichen Variationen des Probierens vergleicht ZUR STRASSEN mit einem Schrotschusse, bei dem viele Geschosse ausgesandt werden, damit die Wahrscheinlichkeit, daß eines trifft, größer wird. Hierbei fehlt freilich ein Bild für die neues Variieren anregende Wirkung des Mißerfolges.

kommen.¹⁾ Und freilich, nichts verrät, wenn man am Morgen all die Blätter sieht, welche die Regenwürmer mit der Spitze eingezogen haben, daß zahlreiche Versuche und Mißerfolge dieses Resultat endlich herbeigeführt haben. Nichts liegt dann näher, als nach irgendeinem spezifischen Vermögen im Intellekt oder im Reflexapparat der Würmer zu suchen, befähigt, derartig Zweckmäßiges herbeizuführen.

DARWIN hatte der Wissenschaft einen Weg gezeigt, Zweckmäßiges als Übrigbleibsel von vielem Zufälligen zu erklären, wenn nur eben ausschließlich das Zweckmäßige sich zu erhalten vermag. Bei den Regenwürmern hat er übersehen, daß schließlich auch sie ein Beispiel für diesen Lehrsatz sind.

1) Man beachte die eingangs wörtlich zitierte Ausführung DARWIN'S, in welcher er durch Argumente eine unserer Beobachtung ähnliche Erklärung ablehnt.

Sind die Fische farbenblind?

Von

Karl v. Frisch,

Privatdozent u. Assistent am Zool. Institut in München.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Auf der vorjährigen Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft habe ich in einem Vortrag¹⁾ einen Versuch mitgeteilt, dessen Resultat mir mit der Annahme des Ophthalmologen HESS, die Fische wären farbenblind, unvereinbar schien. Später stellte ich noch einige weitere Versuche an, die ich gleichfalls als Beweise für einen Farbensinn der Fische auffassen mußte. Noch bevor diese Arbeit²⁾ erschienen war, erhob HESS³⁾ gegen jenen Vortrag Einwände, die ich nicht unbeantwortet lassen kann.

Zunächst wendet sich HESS gegen die von mir zitierten Versuche BAUER'S. Diesen Teil möchte ich übergehen. Denn die Angaben von HESS und BAUER⁴⁾ stehen zum großen Teil miteinander

1) K. v. FRISCH, Über den Farbensinn der Fische, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1911.

2) K. v. FRISCH, Über farbige Anpassung bei Fischen, in: Zool. Jahrb., Vol. 32, Physiol., p. 171—230.

3) C. HESS, Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen von Farbensinn bei Fischen, *ibid.*, Vol. 31, p. 629—646.

4) C. HESS, Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen, in: Arch. Augenheilk., Vol. 64, Ergänzungsheft, 1909. — V. BAUER, Über das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 133, 1910, p. 7—26. — C. HESS, Über den angeblichen Nachweis von Farbensinn bei Fischen, *ibid.*, Vol. 134, 1910, p. 1—14. — V. BAUER, Zu meinen Versuchen über das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische, *ibid.*, Vol. 137, 1911, p. 622—626. — C. HESS, Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes, *ibid.*, Vol. 142, 1911, p. 405—446.

in schroffem Widerspruch, und ich selbst habe die Versuche nicht nachgeprüft.

Hess zitiert nun (p. 632) meine Angabe, daß sich *Crenilabrus*, in monochromatischem rotem und grünem Lichte gehalten, an diese Farben anpaßt und macht es mir zum Vorwurf, daß ich es unterlassen habe den Kontrollversuch anzustellen, wie sich die Fische bei Einwirkung solcher farbloser Reizlichter verhalten, deren Helligkeitswert mit dem farblosen Helligkeitswerte der verwendeten roten und grünen Lichter übereinstimmt. Dieser Kontrollversuch war für mich unter den gegebenen Umständen nicht durchführbar; deshalb habe ich auch die Beobachtung in meinem Vortrag nicht als strikten Beweis für einen Farbensinn angeführt, sondern nur als Wahrscheinlichkeitsgrund, indem ich hinzufügte (p. 222): „Vielleicht liesse sich für derartige Tatsachen eine (äußerst gezwungene) Deutung mit Umgehung des Farbensinnes finden.“ Ich dachte dabei eben an die Möglichkeit der Annahme: daß durch die Verminderung der Lichtstärke, wie sie der Aufenthalt in dem von mir angewendeten Rot für die Fische mit sich brachte, zufällig die maximale Expansion der roten und gelben Pigmentzellen bedingt würde (jedoch nicht der schwarzen Pigmentzellen, welche in rotem, grünem und weißem Lichte meist keinen Unterschied erkennen ließen), daß ferner eine vielleicht geringere Herabsetzung der Lichtstärke, wie sie durch das von mir angewendete grüne Licht bedingt war, zufällig die Ursache für eine maximale Kontraktion der roten und gelben Zellen gewesen wäre (wodurch eben die Fische grün erschienen) und daß endlich die roten und gelben Zellen einen mittleren Expansionszustand einnehmen, wenn die Fische in weißem, ungeschwächtem Tageslicht gehalten werden.¹⁾ Wer diese Annahme machen will, dem steht es frei.

Hess begnügt sich nicht mit diesem theoretischen Einwand, sondern führt auch ein Experiment gegen meinen Versuch ins Feld: er hielt von einer Anzahl *Crenilabrus* 8 Tage lang die einen in rubinrotem Lichte, die anderen in völliger Dunkelheit und konnte keinen Unterschied in der Färbung zwischen ihnen auftreten sehen (p. 633). „Auch aus diesem Versuche folgt die Unzulässigkeit des Schlusses, den v. FRISCH aus seinen Befunden zog.“

Nun folgt ein Absatz (in Petitdruck!), in dem mitgeteilt

1) Möglicherweise hätte HESS diese Sache anders beurteilt, wenn er meine ausführliche Mitteilung („Über farbige Anpassung bei Fischen“, l. c.) abgewartet hätte. In dem Vortrag konnte ich auf Details nicht eingehen.

wird, daß diese *Crenilabren* auch am Tageslicht ihre Färbung nicht deutlich änderten: „jedenfalls waren die von mir benützten . . . sehr kräftigen und bunten Exemplare von *Crenilabrus* zu farbenphysiologischen Untersuchungen der fraglichen Art nicht geeignet“. Dies ist nicht zu verwundern, da die verschiedenen Arten von *Crenilabrus* in sehr verschiedenem Maße zu Farbwechselversuchen brauchbar sind.¹⁾

Warum aber HESS diesen, an einem eingestandenermaßen ungeeigneten Material angestellten Versuch überhaupt anführt, ist mir nicht verständlich.

Auch in seinen Ausführungen über den Gesichtssinn der Fische in: WINTERSTEIN'S Handbuch der vergleichenden Physiologie, Vol. 4, p. 616 bringt HESS diesen Versuch als Beweis dafür, daß meine „*Crenilabrus*-Versuche für die Frage nach einem Farbensinn bei Fischen nicht in Betracht kommen können“, doch hat er es für gut befunden, dort den eben zitierten Satz, aus dem die Wertlosigkeit des von ihm angestellten Versuches hervorgeht, wegzulassen.

Weiter kritisiert nun HESS meinen Versuch an der Pfrille (*Phoxinus laevis* L.). Der Versuch basiert auf der Tatsache — um es kurz zu wiederholen —, daß die Pfrille sich an die Helligkeit des Untergrundes sehr rasch (durch Änderung des Kontraktionszustandes ihrer schwarzen Pigmentzellen), an die Farbe des Untergrundes aber langsam (mit ihren roten und gelben Pigmentzellen) anpaßt. Es läßt sich nun ein graues Papier finden, das für eine Pfrille gleichen Helligkeitswert besitzt wie ein bestimmtes gelbes oder rotes Papier; denn der Fisch färbt sich auf beiden gleich hell; bei längerem Aufenthalt auf den Papieren tritt aber auf rotem oder gelbem Papier Expansion der roten und gelben Pigmentzellen ein, auf dem grauen Papier unterbleibt sie, oder es tritt — wenn die Zellen vorher expandiert waren — Kontraktion ein; der Fisch kann also das Gelb oder Rot nicht nur an seinem Helligkeitswert erkennen, sondern diese Farben müssen für ihn vom Grau qualitativ verschieden sein.

HESS bemerkt zunächst (p. 634, Anm.), ich hätte zu den Versuchen keine Glanzpapiere verwenden dürfen, „da ja für bestimmte Richtungen des zurückgeworfenen Lichtes die Farbe des Papiers durch den Glanz unterdrückt bzw. durch jene des auffallenden Lichtes ersetzt wird“. Ich hielt die Verwendung von Glanzpapier deshalb für ungefährlich, weil die Versuche stets gleichzeitig an

1) Vgl. meine inzwischen erschienene Arbeit (l. c.).

2 Fischen vorgenommen wurden, von denen sich der eine auf farbigem, der andere auf grauem Glanzpapier unter sonst genau gleichen Bedingungen befand, unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen, in gleichen Glasschalen etc.; der einzige Faktor, der für die beiden Fische verschieden war, war eben die Farbe des Glanzpapiers, und da sich unter diesen Umständen immer auf dem roten oder gelben Papier die farbigen Pigmentzellen expandierten, während sie sich auf dem grauen immer kontrahierten, konnte ich nicht eine Täuschung durch Lichtreflexe annehmen.

Übrigens habe ich mich inzwischen überzeugt, daß der Versuch mit matten Papieren in gleicher Weise gelingt wie mit glänzenden. Ich benützte eine Serie von mattgrauen Kopierpapieren, deren je zwei für mich in ihrer Helligkeit eben merklich verschieden waren, und ein weißes Blatt desselben Kopierpapiers, das ich mit Safran gelb gefärbt hatte. Ich wählte nun wieder nach der in meinem Vortrag (p. 223) geschilderten Methode ein Grau aus, auf dem sich die Fische gleichhell färbten wie auf dem gelben Blatt, das für sie also offenbar gleichen Helligkeitswert besaß; waren sie farbenblind, so waren für sie die beiden Blätter in nichts verschieden. Es expandierten sich aber nach einiger Zeit beim Gelbtier die roten Pigmentzellen, beim Grautier nicht; wurden die Fische miteinander vertauscht, so kontrahierten sich bei dem auf Grau versetzten Tier die roten Pigmentzellen, beim anderen expandierten sie sich; und diesen Versuch wiederholte ich oftmals, stets mit dem gleichen Resultat.

Hess behauptet ferner, auch abgesehen von der Verwendung von Glanzpapieren dürfe man aus dem Versuche nicht auf einen Farbensinn der Fische schließen, da sich diese nicht mit der nötigen Genauigkeit an die Helligkeit des Untergrundes anpaßten (p. 636). Sie seien vielmehr „auf farblosen Unterlagen von beträchtlich verschiedenen Lichtstärken nicht merklich verschieden gefärbt“, und es dürfe daher „auch aus gleichem Aussehen derselben auf verschiedenfarbigen Unterlagen nicht geschlossen werden, dass ihnen diese farbigen Lichter gleich hell erscheinen“.

Auch wenn Hess mit der Behauptung, die Anpassung der Pfrille an die Helligkeit des Untergrundes sei ungenau, recht hätte, wäre der Einwand von keiner Bedeutung. Denn ich habe nicht etwa nur das eine graue Papier, von dem ich angab, daß es für die Pfrille gleichen Helligkeitswert hatte wie das verwendete farbige Papier, sondern — und das steht auch in meinem Vortrag —

eine ganze Serie grauer Papiere im Vergleich mit dem farbigen Papier auf ihre Wirkung geprüft. Das dunkelste Grau war für den Fisch sicher dunkler, das hellste Grau für ihn sicher heller als das farbige Papier. Die zwischen diesen beiden Extremen gelegenen Abstufungen des Grau waren für das menschliche Auge nicht stärker als eben merklich verschieden; dennoch übte jedes von diesen grauen Papieren auf den Fisch die entgegengesetzte Wirkung aus wie das farbige Papier, indem dieses die Expansion der roten Pigmentzellen, jenes ihre Kontraktion veranlaßte. Hier läßt sich ein Einwand nur erkünsteln.

Diesen Versuch ignoriert HESS, und er hält sich an den anderen in meinem Vortrag beschriebenen Versuch, in welchem ich ein graues Papier verwendete, das nach meiner Angabe für den Fisch gleichen Helligkeitswert besaß wie das farbige Papier. Auf diesen Versuch bezieht sich der oben zitierte Einwand, den ich nun näher beleuchten möchte.

Da ich wußte, auf wie geringe Helligkeitsdifferenzen die Pfrillen durch Aufhellung resp. Verdunklung reagieren, war ich über die Behauptung, die Helligkeitsanpassung der Fische sei für mein Experiment zu ungenau, erstaunt. Doch wurde sie mir verständlich, als ich die Versuche näher betrachtete, aus denen HESS diesen Schluß zieht:

(p. 634) Er brachte verschiedene Gruppen von Pfrillen auf verschiedene mattgraue Papiere, deren relatives Lichtremissionsvermögen er photometrisch bestimmt hatte, und fand, dass auch auf verschiedenen hell- bzw. dunkelgrauen Papieren die Fischgruppen gleiche Färbung zeigten.

Ferner: (p. 635) „Um Flächen von kontinuierlicher und messbar variabler Lichtstärke zu erhalten, stellte ich mir folgende Vorrichtung her (vgl. Fig. A): Im Innern eines etwa 1 m langen, innen mattschwarzen Tunnels T ist eine Nernst-Lampe L messbar verschieblich, die eine mattweiße, am einen Ende des Tunnels unter einem Winkel von 45° zu dessen Achse aufgestellte Fläche F bestrahlt. Das von dieser Fläche diffus zurückgeworfene Licht gelangt durch einen mattschwarzen Schlot S von quadratischem Querschnitte auf den gläsernen Boden des Bassins B mit den Fischen. Dicht neben dieser ersten befindet sich eine zweite, genau gleiche Vorrichtung. ... Durch passendes Verschieben einer jeden der beiden Lampen können den Unterlagen, auf welchen die beiden Fischgruppen sich befinden, innerhalb ziemlich weiter Grenzen beliebig verschiedene Lichtstärken gegeben werden.“

„Bei zahlreichen Versuchen nach den beiden hier geschilderten Methoden fand ich übereinstimmend, dass Ellritzen, die einige Zeit auf verschiedenen lichtstarken (angenähert farblosen) Unterlagen gestanden hatten, durchschnittlich selbst dann noch nicht merklich verschieden hell erschienen, wenn die Lichtstärke der einen Unterlage 5—6mal grösser war als die der anderen. Ja, selbst bei 10mal grösserer Lichtstärke der einen Unterlage waren die auf ihr befindlichen Fische nicht immer heller gefärbt als die auf der dunkleren.“

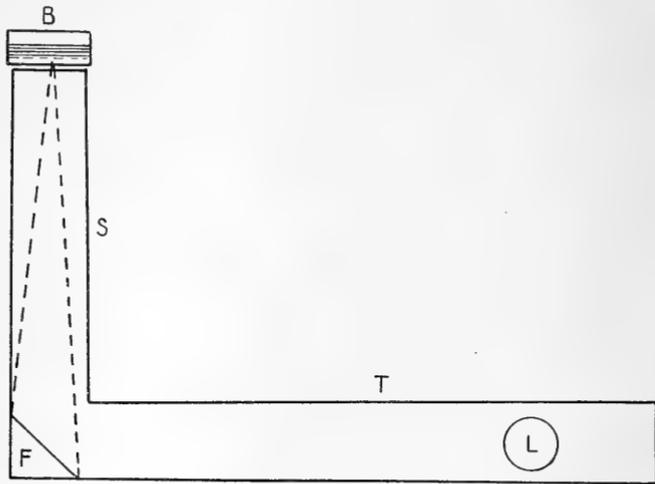


Fig. A.

Gegen den zweiten Versuch ist vor allem einzuwenden, daß der Fisch bei dieser Anordnung die graue Fläche, an die er sich anpassen soll, unter einem relativ kleinen Gesichtswinkel sieht; ich habe den Winkel in der aus der Arbeit von HESS entnommenen Figur mit punktierten Linien eingezeichnet. Es ist mir bei meinen früheren Farbwechselversuchen wiederholt aufgefallen, daß es, wenn man eine deutliche Anpassung erhalten will, nötig ist, die Fläche, an die sich der Fisch anpassen soll, möglichst nahe an den Boden seines Gefäßes heranzubringen resp. wenn das Gefäß klein ist, so daß sich der Fisch häufig an seinem Rande aufhält, seitlich über die Ränder des Gefäßes hinausragen zu lassen, so daß sie einen großen Teil des Gesichtsfeldes der Fische ausfüllt. Diese Bedingungen sind in dem von HESS angestellten Versuche, wenn seine Textfigur die Verhältnisse richtig wiedergibt, nicht erfüllt gewesen.

Der erste Versuch, den Hess mit grauen Papieren anstellte, ist nicht genau genug beschrieben, um beurteilen zu können, ob bei ihm die eben erwähnten Bedingungen erfüllt waren; waren sie es, so kann ich mir seine Resultate nur daraus erklären, daß er mit ganzen Gruppen von Fischen arbeitete, die er offenbar nicht vorher auf ihre Reaktionsfähigkeit geprüft hatte. Ich habe zu derartigen Versuchen immer einzelne Paare von Pfrillen ausgewählt, die sich an verschiedene Helligkeit des Untergrundes gut anpaßten. Auch habe ich stets zunächst geprüft, ob die beiden ausgewählten Pfrillen auf psychische Erregung sowie auf Helligkeitsänderungen des Grundes in gleicher Weise reagierten, also auf dunklem Grunde untereinander gleichdunkel, auf hellem Grunde gleichhell wurden (vgl. meinen Vortrag p. 223). Denn bei den abnormen Verhältnissen, welche die Gefangenschaft für die Fische bedeutet, kann man nicht ohne weiteres voraussetzen, daß alle Tiere gleichgut reagieren, wenn sie es auch vielleicht unter normalen Bedingungen tun.

Ich habe bisher nur zu zeigen versucht, daß der zuletzt besprochene Einwand nicht die Bedeutung hat, die ihm Hess zuschreibt. Es läßt sich aber auch ohne Schwierigkeit positiv nachweisen, daß die Helligkeitsanpassung der Pfrille mit einer für meinen Versuch hinreichenden Genauigkeit erfolgt.

Es wird gut sein, zunächst die Sachlage nochmals zu präzisieren: Hess sagt, wenn ich (FRISCH) die Pfrillen auf ein gelbes und ein graues Papier setze und konstatiere, daß die Fische sich auf beiden Papieren gleichhell färben, folgt daraus noch nicht, daß die beiden Papiere für die Fische gleichen Helligkeitswert haben; dazu ist die Helligkeitsanpassung der Pfrille nicht genau genug. Er nimmt vielmehr an, daß den Fischen, obwohl sie auf den beiden Papieren gleichhell gefärbt sind und ihre Helligkeit beim Vertauschen der Unterlagen nicht ändern, doch das Gelb von einer anderen Helligkeit erscheint als das Grau und daß sie das Gelb an diesem seinen Helligkeitswert erkennen und dementsprechend ihre roten und gelben Chromatophoren expandieren.

Ich stellte mir nun gelbe Papiere von gleicher Farbqualität, aber verschiedener Helligkeit her, und zwar war die Helligkeit so verschieden, daß eine Pfrille, von dem heller gelben auf das dunkler gelbe Papier versetzt, sich deutlich verdunkelte, im umgekehrten Falle sich deutlich aufhellte; und ferner ließ sich leicht ein Grau finden, das, z. B. mit dem hellgelben Papier kombiniert, keine Helligkeitsänderung der Pfrille auslöste; der

Fisch veränderte seine Helligkeit nicht merklich, wenn er von dem hellgelben auf das graue Papier versetzt wurde oder umgekehrt; dagegen erfolgte wieder eine deutliche Aufhellung, wenn er von dem dunkelgelben Papier auf jenes Grau, Verdunklung, wenn er von dem Grau auf das dunkelgelbe Papier versetzt wurde. Die beiden gelben Papiere waren also in ihrem Helligkeitswert für den Fisch stärker voneinander verschieden als das hellgelbe und das graue Papier. Dennoch expandiert der Fisch bei längerem Verweilen auf einem der gelben Papiere, sei es das hellgelbe oder das dunkelgelbe, stets in gleicher Weise seine farbigen Pigmentzellen, während er sie auf dem grauen Papier stets kontrahiert. Damit ist der Einwand, den Hess erhoben hat, widerlegt.

Ich muß nun die Durchführung des Versuches genauer beschreiben. Zur Herstellung des grauen Untergrundes verwendete ich, wie schon mehrfach, eine Serie, die durch verschieden lange Exposition von mattem Kopierpapier am Lichte hergestellt war. Die aneinander grenzenden Stufen des Grau waren für mein Auge eben merklich in ihrer Helligkeit voneinander verschieden. Die gelben Papiere erhielt ich, indem ich von dem gleichen Kopierpapier ein weißes und ein graues Blatt mit Safran gelb färbte. Daß die Qualität der Farbe, trotz der verschiedenen Helligkeit der beiden Blätter, nicht verschieden war, ergab sowohl die Betrachtung mit bloßem Auge wie die spektroskopische Prüfung durch ein Handspektroskop (mit Vergleichsspektrum — so daß die Spektren der beiden gelben Papiere, resp. von einem gelben und einem weißen Papier, unmittelbar miteinander verglichen werden konnten). Im Spektrum des hellgelben Papiers war, im Vergleich mit dem Spektrum des von weißem Papier reflektierten Lichtes, das Violett, Blau und Blaugrün stark geschwächt, während das übrige Grün, Gelb und Rot in unverminderter Stärke reflektiert wurde. Die Grenze zwischen lichtstarkem und lichtschwachem Teil dieses Spektrums war scharf. Im Spektrum des dunkelgelben Papiers war die lichtstarke Strecke, im Vergleich mit dem Hellgelb-Spektrum, an beiden Seiten um eine minimale Strecke verkürzt (an beiden Seiten um gleich viel); ferner war das Rot, Gelb und Grün gleichmäßig in der Intensität geschwächt.

Ich wählte zu dem Versuch, wie ich es schon mehrfach beschrieben habe, zwei Pfrillen aus, die untereinander vergleichbar waren und die beide auf gelben Untergrund mit Expansion der

roten Pigmentzellen reagierten¹⁾ und brachte sie in runden Glasschalen von 13 cm Durchmesser auf die gelben resp. grauen Papiere, deren Dimensionen 18×24 cm waren. In Fig. B habe ich die Versuchsanordnung in der Aufsicht skizziert: Durch das Fenster *L* fällt das Licht ein. *T* ist die Tischplatte, auf welcher ein matt-graues Papier (*A*) ausgebreitet ist. Auf diesem sind die auf ihre Wirkung zu untersuchenden Papiere, z. B. ein gelbes und ein graues (*P*₁ u. *P*₂) aufgelegt, auf welche die Fische in ihren Glasschalen (*S*₁ u. *S*₂) gesetzt werden. Die Falte *F* in der Unterlage *A* verhindert, daß der Untergrund des einen Fisches von dem anderen gesehen werden kann. Um die Fische miteinander zu vergleichen, werden die Glasschalen nach α verschoben, also auf gleichen Grund gebracht.²⁾

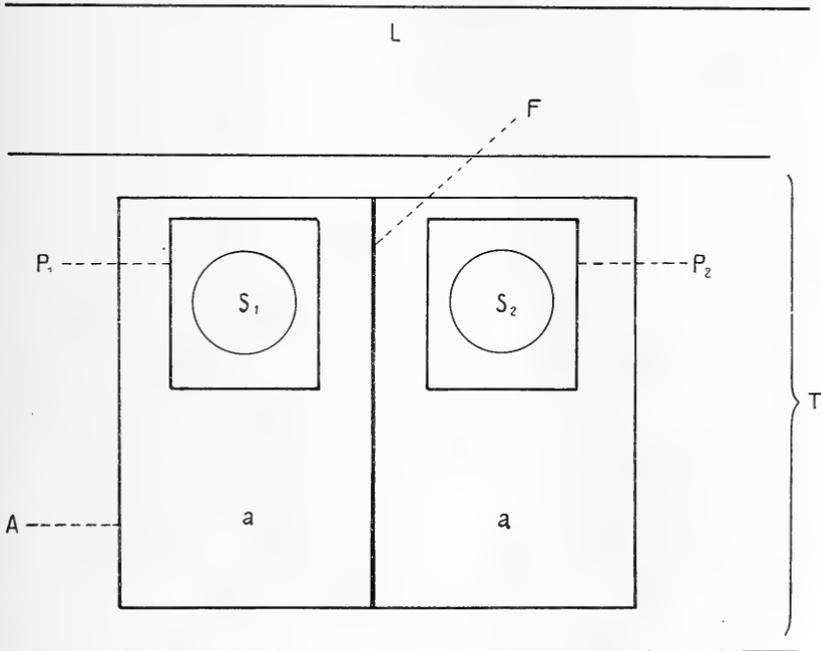


Fig. B.

1) Dies tun nicht alle Pfrillen; vgl. meine Arbeit „Über farbige Anpassung bei Fischen“, p. 191, 192.

2) Ich habe natürlich auch bei den früheren Versuchen, wo es zu einer sicheren Beurteilung der Farbveränderungen nötig war, die Fische auf gleichen Grund gebracht, bevor ich sie verglich; ich muß diese fast selbstverständliche Maßregel mit Rücksicht auf eine Bemerkung von HESS (p. 637, Anm.) hervorheben.

Es dürfte angebracht sein, das Versuchsprotokoll eines derartigen Versuches ausführlich mitzuteilen:

Um 11 h vormittags setzte ich von zwei untereinander gleichgefärbten Pfrillen die eine auf das dunkelgelbe, die andere auf das hellgelbe Papier. Nach 1—2 Minuten verglich ich sie auf grauem Grunde. Dg (der Fisch, der sich auf dunkelgelbem Papier befunden hat) ist deutlich dunkler als Hg (der Fisch, der sich auf dem hellgelben Papier befunden hat). Ich vertausche nun die beiden Fische miteinander (d. h. ich bringe die Glaschale mit dem Fisch, der sich auf dem dunkelgelben Papier befunden hat, auf das hellgelbe Papier und umgekehrt). Abermals nach 1—2 Minuten ist wieder Dg (jetzt natürlich das andere Individuum) dunkler als Hg. Ich vertausche sie nun noch mehrmals, stets mit dem gleichen Resultat.

Ich nehme nun statt des dunkelgelben Papiere ein graues; ich finde bald ein Grau, auf dem die Fische sich ebenso hell färben wie auf dem hellgelben Papier. Es erfolgt nun keine Reaktion mehr beim Vertauschen der Fische. Ich nehme nun statt des hellgelben Papiere das dunkelgelbe, behalte aber das gleiche Grau bei. Der Fisch auf dem dunkelgelben Papier färbt sich dunkler als der auf dem grauen.

12 h. Ich lasse nun die Fische ruhig stehen, und zwar den einen, der inzwischen (veranlaßt durch den wiederholten, wenn auch kurzdauernden Aufenthalt auf gelbem Papier) schon prachtvolle Rotfärbung angenommen hat, auf dem grauen Papier, den anderen, der nur am Maul und an der Basis der Brustflossen blaß rot ist, auf dem dunkelgelben Papier.

2¹⁵ h. Dg zeigt intensive Rotfärbung, bei Gr (der Fisch, der sich auf dem grauen Papier befunden hat) ist die Rotfärbung vollständig geschwunden. Ich vertausche die beiden Tiere miteinander.

3²⁰ h. Dg ist an den Basen der Flossen und am Maul deutlich rot gefärbt, bei Gr ist die Rotfärbung fast vollständig geschwunden.

Ich vertausche nun wieder die beiden Tiere und ersetze das dunkelgelbe durch das hellgelbe Papier.

4⁵⁰ h. Hg zeigt intensive Rotfärbung, bei Gr ist die Rotfärbung an der Basis der Rückenflosse und am Maul noch blaß zu erkennen, im übrigen fast vollständig geschwunden.

Ich vertausche die Tiere.

5²⁵ h. Hg sehr intensiv rot gefärbt, bei Gr Rotfärbung bereits stark abgeblaßt.¹⁾

5³⁶ h. Nun bringe ich nochmals den einen Fisch auf das dunkelgelbe, den anderen auf das hellgelbe Papier.

5³⁷ h. Dg deutlich dunkler als Hg. Ich vertausche sie.

5³⁸ h. Beide annähernd gleichhell. " " "

5³⁹ h. Dg etwas dunkler als Hg. " " "

5⁴¹ h. Beide gleichhell. " " "

1) Ich wartete bei diesem Versuch nicht das völlige Schwinden der Rotfärbung ab; erfahrungsgemäß schwindet sie auf dem grauen Papier völlig, wenn man den Fisch länger darauf beläßt; doch bleibt ein blasses Rot oft noch mehrere Stunden zu erkennen.

5⁴³ h. Dg dunkler als Hg. Ich vertauschte sie.

5⁴⁵ h. Dg dunkler als Hg.

Nun nehme ich statt des dunkelgelben wieder das gleiche graue Papier wie früher.

5⁴⁶ h. Beide sind gleichhell gefärbt. Ich vertausche sie.

5⁴⁸ h. Gr eine Spur dunkler als Hg. " " "

5⁵⁰ h. Beide sind gleichhell. " " "

5⁵³ h. " " " " " " "

5⁵⁵ h. " " " " " " "

5⁵⁷ h. " " " " " " "

Nun nehme ich nochmals das hellgelbe und das dunkelgelbe Papier und beobachte, während ich weitere 5mal die Fische miteinander vertausche (5⁵⁹ h, 6⁰¹ h, 6⁰³ h, 6⁰⁵ h, 6⁰⁷ h), besonders den einen von ihnen: man erkennt deutlich, daß jedesmal, wenn er auf das dunkelgelbe Papier versetzt wird, auf seinem Rücken dunkle Fleckchen in großer Zahl hervortreten, die, wenn er auf das hellgelbe Papier gebracht wird, rasch abblassen. Bei der anderen Pfrille ist dies nicht so deutlich. Ich lasse deshalb nun, um zu sehen, ob sie überhaupt reagiert, die deutlich reagierende Pfrille zum Vergleich auf grauem Grunde stehen und bringe die andere auf das dunkelgelbe Papier und vergleiche sie nach 1 Min. mit der Pfrille auf grauem Grunde.

6⁰⁹ h. Sie ist etwas dunkler als das Vergleichstier.

Ich setze sie auf das hellgelbe Papier.

6¹⁰ h. Sie ist etwas heller als das Vergleichstier.

Ich setze sie auf das dunkelgelbe Papier.

6¹¹ h. Sie ist etwas dunkler als das Vergleichstier.

Ich setze sie auf das hellgelbe Papier.

6¹² h. Sie ist etwas heller als das Vergleichstier.

Es folgt eine kurze Unterbrechung.

6¹⁵ h setze ich sie wieder auf das dunkelgelbe Papier.

6¹⁶ h. Sie ist vielleicht eine Spur dunkler als das Vergleichstier.

Ich setze sie auf Hellgelb.

6¹⁷ h. Sie ist etwas heller als das Vergleichstier.

Ich setze sie auf Dunkelgelb.

6¹⁸ h. Sie ist deutlich dunkler als das Vergleichstier.

Ich setze sie auf Hellgelb.

6¹⁹. Sie ist etwas heller als das Vergleichstier.

Sie reagiert also in gleichem Sinne wie die andere Pfrille.

Ich habe diesen Versuch auch mit anderen Pfrillen angestellt, stets mit den gleichen Resultaten.

Die Expansion der roten Pigmentzellen ist also innerhalb weiter Grenzen unabhängig vom Helligkeitswert des Untergrundes und allein abhängig von seinem Farbwert.

Es bleiben nun noch einige „prinzipielle“ Bedenken zu besprechen, die HESS vorbringt.

Auf p. 638 sagt er, man betrachte „wohl allgemein die Anpassung des Aussehens der Fische an das des Grundes als eine zweckmässige Schutzvorrichtung“ und es erscheine nicht recht verständlich, „wie eine Expansion der gelben und roten Chromatophoren einen nennenswerten Schutz bieten soll, wenn dieselbe bei Fischen, die sich dauernd auf leuchtend rotem Grunde befinden, ‚erst nach vielen Stunden‘ eintritt“.

Mit der Streitfrage nach dem Farbensinn der Fische hat diese Erörterung nichts zu tun, da die Reaktion nun einmal tatsächlich besteht. Doch möchte ich gern bei dieser Gelegenheit meine Ansicht über diesen Punkt mitteilen:

Die Pfrillen sind Fische der seichten Uferregion, wo sie sich nahe am Grunde aufhalten, und kommen z. B. ebensowohl an schlammigen, grünlich-grau gefärbten Uferstellen vor wie an sandigen oder kiesigen, an denen gelbe Töne vorherrschen. Im ersteren Falle wird ihr Rücken einen graulichen, im anderen Falle durch Expansion der gelben Pigmentzellen einen gelblichen Ton annehmen, so daß der Fisch bei Betrachtung von oben an den Grund angepaßt erscheint. Da die Fische sich Stunden und Tage, vielleicht wochenlang in derselben Ufergegend aufzuhalten und Sand- und Schlammgrund nicht in kurzen Abständen zu wechseln pflegen, wird es ein genügender Schutz sein, wenn die Reaktionen der gelben Pigmentzellen sich im Verlauf von Stunden abspielen. Viel häufiger wird es eintreffen, daß der Fisch sich plötzlich über einer Bodenstelle befindet, die in ihrer Helligkeit wesentlich von ihrer Umgebung abweicht — sei es eine dunkle Vertiefung im Boden, sei es der Schatten eines Steines, ein Büschel Wassermoos u. dgl. —, und so wird die Fähigkeit, sich in seiner Helligkeit in wenigen Sekunden an die Helligkeit des Grundes anpassen zu können, für ihn sehr vorteilhaft sein. Dabei wird es freilich auch gelegentlich vorkommen, daß der Fisch an eine Stelle gerät, die in ihrer Farbe von der Umgebung wesentlich abweicht; es ist aber hierzu noch zu bemerken, daß eine Pfrille, die im Farbton schlecht, in der Helligkeit gut angepaßt ist, viel schwerer zu sehen sein wird als eine andere Pfrille auf dem gleichen Grunde, die in ihrem Farbton gut, in ihrer Helligkeit schlecht angepaßt ist, daß also die Helligkeitsanpassung für die Pfrille wichtiger ist als die Farbanpassung. Eine Reaktion auf jede geringfügige Änderung in der Farbe des Untergrundes hätte für die Pfrille schon deshalb keine Bedeutung, weil ja die Genauigkeit, mit der sie die Farbe des Untergrundes kopiert, hinter der

Genauigkeit ihrer Helligkeitsanpassung weit zurücksteht, also eine genaue Übereinstimmung ihres Farbtones mit dem Farbton des Grundes nur gelegentlich, durch Zufall zu stande kommt. Dennoch wird das Annehmen eines gelblichen Tones auf vorherrschend gelblichem Grunde für sie vorteilhaft sein. Nicht einzusehen ist hingegen, welchen Nutzen die Expansion der roten Pigmentzellen für den Fisch haben soll. Ich erinnere daran, daß die Expansion dieser Zellen ebenso wie die Expansion der gelben Zellen sowohl auf roten wie auf gelbem Untergrunde eintritt¹⁾ und daß die roten Zellen nur an bestimmten Körperstellen (Wurzeln der Flossen, oft am ganzen Bauch) vorkommen. Die Bedeutung dieser roten Zellen suche ich lediglich darin, daß sie sich zur Laichzeit infolge der geschlechtlichen Erregung expandieren und so am Hochzeitskleid der Pfrille wesentlich beteiligt sind. Daß sie auch im übrigen die Expansionen und Kontraktionen der gelben Pigmentzellen mitmachen, erklärt sich wohl aus der physiologischen Verwandtschaft zwischen gelben und roten Zellen; sie werden im Hirn ein gemeinsames Zentrum haben; für die Schutzanpassung ist dieser Umstand nicht störend, da es für die Betrachtung von oben gleichgültig ist, ob der Fisch einen weißen oder einen roten Bauch hat.

Hess hebt nun weiters hervor (p. 638, 639), daß für unser Auge die „Sättigung“ farbiger Flächen bei längerer Betrachtung abnimmt; beim Fische ein abweichendes Verhalten vorauszusetzen, liege kein Grund vor; da nun die Expansion der gelben und roten Pigmentzellen auf rotem oder gelbem Grunde nicht sofort, sondern erst nach längerem Verweilen eintritt, werde man zu der Annahme genötigt, „dass das Ellritzenauge nicht imstande ist, die Expansion der gelben und roten Chromatophoren in den ersten Minuten zu vermitteln, solange der rote Grund für dasselbe noch einen verhältnismäßig großen farbigen Reizwert haben kann, sondern erst nach vielen Stunden, nachdem ausgiebige chromatische Adaptation erfolgt und der farbige Reizwert des Grundes entsprechend gering geworden ist.“

Wäre dieses Bedenken berechtigt, so könnte es doch an den Tatsachen nichts ändern. Ich kann aber hier überhaupt keine Schwierigkeit finden. Denn es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß beim Versetzen auf roten Untergrund nicht schon vom ersten

1) Näheres siehe in meiner Arbeit „Über farbige Anpassung bei Fischen“, I. c.

Moment an die Gesichtswahrnehmungen auf das pigmentomotorische Hirnzentrum im Sinne einer Expansion der roten Pigmentzellen wirkt. Warum die roten Pigmentzellen diesem Impuls nicht sofort, sondern erst nach längerer Zeit nachgeben, warum überhaupt verschiedene Arten von Pigmentzellen so verschieden rasch auf Reize reagieren, ist eine unbeantwortete Frage. Daß tatsächlich die roten Pigmentzellen der Pfrille auf Reize der verschiedensten Art (direkte elektrische Reizung und Reizung des pigmentomotorischen Hirnzentrums, thermische, chemische Reize) sehr viel langsamer reagieren als ihre schwarzen Pigmentzellen, habe ich bei meinen Arbeiten an diesen Fischen genugsam erfahren.

Ich habe nun alle Einwände, die Hess im ersten Teil seiner Abhandlung vorbringt, besprochen. Obwohl für die Entscheidung der Frage, wie Hess selbst sagt, die „rein tatsächlichen Verhältnisse“ ausschlaggebend sind, sei es mir doch gestattet, auch zum zweiten Teil seiner Arbeit, in welchem die Frage „aus allgemein theoretischen Gesichtspunkten“ erörtert wird, einige Bemerkungen zu machen.

Der wesentliche Inhalt dieses zweiten Teiles ist: Das Wasser absorbiert die langwelligen Strahlen besonders stark, so daß das eindringende Tageslicht schon in einer Tiefe von wenigen Metern relativ arm an roten und gelben Strahlen ist. p. 642: „Farbige Gegenstände, die uns in Luft schön rot, rotgelb oder gelb erscheinen, werden in Tiefen von mehr als etwa 8—10 m auch einem farben-tüchtigen Auge im allgemeinen nur ziemlich schwach rötlich bzw. gelblich-grau oder rein grau bis schwarz erscheinen. . . . Bei allen Fischen, die dauernd in grösseren Tiefen als etwa 8—10 m leben, können somit rote, rotgelbe und gelbe Färbungen als Schmuckfarben schon deshalb kaum in Betracht kommen, weil dieselben den Artgenossen auch dann nur sehr „ungesättigt“ bzw. grau erscheinen müßten, wenn diese einen dem unserigen ähnlichen oder gleichen Farbensinn besäßen.“

p. 643: „Wollte man für Fische, die in mehr als ungefähr 8 bis 10 m Tiefe zu leben pflegen, bei ihnen etwa vorhandene rote oder gelbe Farben als Schmuckfarben auffassen, so wäre das nur möglich, wenn nachzuweisen wäre, dass diese Fische in gewissen Lebensperioden, etwa in der Laichzeit, bei Tage nahe an die Wasseroberfläche kommen, denn nur unter diesen Bedingungen könnten ihre Färbungen den Artgenossen ähnlich erscheinen wie uns in Luft.“

p. 645: „Bei dem wiederholten Versuche, die Annahme eines

Farbensinnes bei Fischen durch Hinweis auf deren Färbung zu stützen, ist wesentlichen physikalischen und physiologischen Umständen nicht genügend Rechnung getragen. . . .“

Hess betrachtet also offenbar die erwähnte (auch Zoologen bekannte!) physikalische Eigenschaft des Wassers als Argument gegen die Annahme eines Farbensinnes bei Fischen, ohne aber den Versuch zu machen, diesem Argument durch ein Eingehen auf die tatsächlichen biologischen Verhältnisse Beweiskraft zu geben.

Läßt man von diesem Gesichtspunkte aus unsere Süßwasserfische, bei denen wir über den Wechsel der Färbung, über Vorkommen und Laichgewohnheiten relativ gut unterrichtet sind, Revue passieren, so fällt folgendes auf: Diejenigen Fische, von denen bekannt ist, daß sie in größeren Tiefen laichen, wo rote und gelbe Färbungen infolge der blaugrünen Farbe des Wassers nicht mehr zur Geltung kommen könnten, entbehren eines Hochzeitskleides, in welchem rote und gelbe Töne eine Rolle spielen. Auch Fische, welche nur zur Nachtzeit laichen, legen kein buntes Hochzeitsgewand an. Bei der Mehrzahl von jenen Fischen aber, welche bei Tag an seichten Uferstellen laichen, unterscheidet sich das Hochzeitskleid vom Alltagskleid durch ein starkes Hervortreten roter und gelber Töne. Diese Verhältnisse sprechen also, wenn man mit ihnen überhaupt argumentieren will, nicht gegen, sondern für einen Farbensinn der Fische.

Ich muß nun meine Behauptung im einzelnen durchführen und halte mich dabei an ein modernes Fischbuch¹⁾ und mündliche Auskünfte, die mir Herr Prof. HOFER freundlichst erteilt hat. Ich beginne mit den Fischen, die unter Bedingungen laichen, welche ein buntes Hochzeitskleid nicht erwarten lassen.

Der Aal (*Anguilla vulgaris* L.) legt, wenn er sich zur Hochzeitsreise in die Tiefen des Ozeans anschickt, ein Hochzeitskleid an: sein Rücken und seine Brustflossen färben sich tiefdunkel, und die bis dahin gelbe Bauchseite verfärbt sich in ein intensives Weiß.²⁾ Es schwindet also hier beim Übergang aus dem seichten in tiefes Wasser die vorhandene gelbe Fär-

1) GRÖTE, VOGT u. HOFER, Die Süßwasserfische von Mittel-Europa, Leipzig 1909.

2) l. c., p. 229.

bung, obwohl die Pigmentierung zu dieser Zeit im ganzen intensiver wird.

Der Wels (*Silurus glanis* L.) entbehrt eines Hochzeitskleides. Er laicht sehr wahrscheinlich in den Tiefen der Flüsse, vielleicht zur Nachtzeit.¹⁾

Der Quappe (*Lota vulgaris* CUVIER et VALENCIENNES) fehlen auch zur Laichzeit rote Töne. Sie ist ein Tiefenfisch, der manchmal in den Tiefen der Seen, manchmal — und dann wahrscheinlich zur Nachtzeit — an seichteren Stellen laicht.²⁾

Der Maifisch (*Alosa vulgaris* CUVIER) und die Finte (*Alosa finta* CUVIER) haben auch zur Laichzeit keine bunten Farben. Sie laichen an der Oberfläche, aber ausschließlich zur Nachtzeit.³⁾

Unter den Salmoniden fallen die Renken durch den Mangel an bunten Farben auf. Sie sind Tiefenfische, die oft auch in der Tiefe laichen. So *Coregonus hiemalis* JURINE „in Tiefen von 100 m und mehr“⁴⁾, der Kilch (*Coregonus acronius* RAPP) im Ammersee „in Tiefen von 40—50 m“⁵⁾, im Bodensee „in 20—100 und mehr Meter Tiefe“⁶⁾, *Coregonus schinzii fera* JUR. „in einer Tiefe von 100, ja selbst 200 m“⁷⁾, *Coregonus asperi maraenoides* FATIO „in Tiefen von 15—150 m“⁸⁾, *Coregonus nobilis* HAACK in 100—150 m⁹⁾, *C. wartmanni compactus* FATIO „in Tiefen von 200 m und mehr“¹⁰⁾, *C. exiguus bondella* FATIO in Tiefen von „meist über 100 m“¹¹⁾; manche laichen an der Oberfläche zur Nachtzeit: *Coregonus albula* L.¹²⁾, *Coregonus exiguus danneri* CARL VOGT.¹³⁾

Die übrigen Salmoniden dagegen sind fast durchwegs durch ein farbenprächtiges Hochzeitskleid ausgezeichnet und laichen in seichtem Wasser: die Äsche (*Thymallus vulgaris* NILSON)¹⁴⁾, der Lachs (*Trutta salar* L.)¹⁵⁾, die Bachforelle (*Salmo fario* L.)¹⁶⁾, der Huchen (*Salmo hucho* L.)¹⁶⁾, der Saibling (*Salmo salvelinus* L.).

Der letztgenannte Fisch macht allerdings zum Teil eine Ausnahme: er laicht zwar an manchem Ort im Seichten, so im Schliersee „in 3—4 m Tiefe“¹⁷⁾, in der Regel aber in Tiefen von 20—30 m¹⁶⁾, ausnahmsweise sogar in 60 m (Königsee)¹⁶⁾ oder 80—100 m (Zürichersee)¹⁶⁾ Tiefe. Sieht man von den Ausnahmefällen ab und hält man

- | | | |
|--------------------|------------------------------------|--------------------|
| 1) Mündl. Mitt. | 2) Mündl. Mitt. | 3) l. c., p. 374. |
| 4) l. c., p. 331. | 5) l. c., p. 341. | 6) l. c., p. 349. |
| 7) l. c., p. 348. | 8) l. c., p. 351. | 9) l. c., p. 363. |
| 10) l. c., p. 365. | 11) l. c., p. 367. | 12) l. c., p. 324. |
| 13) l. c., p. 332. | 14) l. c., p. 302. | 15) l. c., p. 260. |
| 16) Mündl. Mitt. | 17) l. c., p. 335, letzter Absatz. | |

sich an die Regel, also an Tiefen von 20—30 m, so erhebt sich die Frage, ob in solcher Tiefe die lebhaft Orangefärbung, die der Bauch und die Flanken des Saiblings zur Laichzeit annehmen, noch als farbig oder nur als grau empfunden werden kann.

Es ist neuerdings die Absorption der Farben in verschiedenen Meerestiefen mit einer exakten Methode bestimmt worden¹⁾, indem ein Apparat versenkt wurde, der in beliebiger Tiefe (bis zu 500 m) das Licht spektral zerlegte und das entworfenen Spektrum photographisch aufnahm. Es war auf diese Weise Rot bis zu 5—10 m Tiefe, Orange bis 20 m, Gelb bis 100 m, Grün bis über 300 m nachweisbar. Wenn man bedenkt, daß das Meerwasser das rote Licht stärker absorbiert als reines Wasser (nach VOGEL²⁾), daß in dem Orange des Saiblingbauches sicher auch sehr viel gelbes Licht enthalten ist, welches auch noch zur Geltung kommen könnte, wenn das Rot und Orange in 20 m Tiefe schon vollständig absorbiert wäre, und schließlich, daß die Saiblinge zum Laichen in die genannten Tiefen aus sehr beträchtlich größeren Tiefen aufsteigen³⁾, daß also ihre Augen für rotes und gelbes Licht enorm ausgeruht und enorm empfindlich sein werden, so wird man nicht behaupten können, daß die lebhaft Farbe in der genannten Tiefe nicht mehr als Farbe zur Geltung kommen könne. Es ist ein lehrreicher Ausnahmefall, daß eine Varietät des Saiblings, die auch zur Laichzeit in den größeren Tiefen bleibt, das bunte Kleid nicht besitzt: „... Eine andere besonders interessante Varietät bildet der Saibling im Bodensee und Walchensee. Hier hat sich gleichfalls eine Zwerggrasse herausgebildet, dadurch, dass dieselbe sich an das Leben in der Tiefe angepasst hat. Es ist ein ausgesprochener Tiefseesaibling entstanden, der zusammen mit dem Kilche lebt. ... In seiner Farbe verrät der Tiefseesaibling gleichfalls seinen Aufenthalt, indem er alle Schmuckfarben, d. h. alle gelben und roten Töne abgelegt hat und dafür das einfarbige, fahle, braungelbe Kleid — wie es auch für den Kilch charakteristisch ist — angelegt hat.“⁴⁾

Der Hecht (*Esox lucius* L.) besitzt rotgelbe Brust- und Bauch-

1) R. BERTEL, Sur une nouvelle méthode de recherches qualitatives de la lumière dans des profondeurs différentes de la mer, in: Bull. Inst. océanogr. Monaco 1911.

2) zit. bei BERTEL, l. c., p. 2.

3) GROTE, VOGT u. HOFER l. c., p. 296.

4) l. c., p. 297.

flossen¹⁾, deren Farbe zur Laichzeit gesättigter wird²⁾; er laicht nur bei Hochwasser, auf überschwemmten Wiesen, also im Seichten.³⁾

Der Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) ist wegen seines farbenprächtigen Hochzeitskleides allgemein bekannt.⁴⁾ Er laicht im Seichten.

Über das Laichen des Flußbarsches (*Perca fluviatilis* L.), der auch ein Hochzeitskleid anlegt, fand ich nur eine Angabe⁵⁾, die an Aquarienfischen, allerdings unter sehr günstigen Bedingungen, gemacht ist. Danach laicht der Flußbarsch, trotz seines prächtigen Hochzeitskleides, nur bei Nacht. Um auch über das Verhalten des Fisches unter natürlichen Bedingungen, im Freien, etwas zu eruieren, erkundigte ich mich auf Herrn Prof. HOFER'S Rat bei einem erfahrenen Fischermeister des Chiemsees, Herrn G. MARX, ob ihm etwas über die Laichzeit und die Laichplätze des Flußbarsches bekannt sei, und erhielt die Antwort, daß er im Chiemsee in 3—4 m Tiefe sowohl bei Tag wie bei Nacht laiche.

Und nun die Familie der Cyprinoiden mit ihren zahlreichen Mitgliedern. Sie alle laichen in seichtem Wasser, und ein Teil von ihnen ist durch ein prachtvolles Hochzeitskleid ausgezeichnet, in dem rote Farben in großer Ausdehnung auftreten, so der Bitterling (*Rhodeus amarus* BLOCH)⁶⁾, die Pfrille (*Phoxinus laevis* AGASSIZ)⁷⁾, die Zährte (*Abramis vimba* L.)⁸⁾; die Mehrzahl von ihnen besitzt rote oder gelbe Brust- und Bauchflossen, die zur Laichzeit sehr farbenprächtig werden [der Güster (*Blicca björkna* L.)⁹⁾, der Schneider (*Alburnus bipunctatus* L.)¹⁰⁾, die Rotfeder (*Scardinius erythrophthalmus* L.)¹¹⁾, die Plötze (*Leuciscus rutilus* L.)³⁾, der Frauennerfling (*Leuciscus virgo* HECKEL)¹²⁾, der Frauenfisch (*Leuciscus meidingeri* HECKEL)¹³⁾; dieser Fisch lebt in den Tiefen der Seen und kommt nur zur Laichzeit an die Oberfläche, um an flachen Stellen seine Eier abzulegen¹⁴⁾; ferner der Aitel (*Squalius cephalus* L.)³⁾, die Nase (*Chondrostoma nasus* L.)^{15)]}

Ich habe nun die bei uns vorkommenden Süßwasserfische, von

1) l. c., p. 464. 2) l. c., p. 465.

3) Mündl. Mitt. 4) l. c., p. 514.

5) l. c., p. 494, daselbst zitiert nach KAMMERER, Bastardierung von Flußbarsch und Kaulbarsch, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 23, 1907, p. 518.

6) l. c., p. 403. 7) l. c., p. 439. 8) l. c., p. 410.

9) l. c., p. 414. 10) l. c., p. 420. 11) l. c., p. 427.

12) l. c., p. 432. 13) l. c., p. 433. 14) l. c., p. 434.

15) l. c., p. 441.

denen bekannt ist, daß sie des Nachts oder in der Tiefe laichen, vollzählig angeführt, ebenso diejenigen Arten, von denen ich bestimmte Angaben über ein Hochzeitskleid gefunden habe. Es bleibt noch eine Reihe von Fischen übrig, die, wie es scheint, kein ausgesprochenes Hochzeitskleid haben und dennoch im Seichten laichen; dies als Argument gegen die Schmuckfarben-Natur des Hochzeitskleides der Fische anzusehen, wäre ebenso verkehrt, wie wenn jemand aus dem Vorkommen von unscheinbaren Blüten schließen wollte, daß die auffallenden Blumenblätter anderer Pflanzen für das Anlocken der Insecten keine Bedeutung hätten.

Ganz kurz sei hier auch auf die zahlreichen exotischen Süßwasserfische hingewiesen, die heutzutage wegen ihrer Schönheit und wegen der Leichtigkeit, mit der sie in der Gefangenschaft zur Fortpflanzung zu bringen sind, von so vielen Liebhabern in Aquarien gehalten werden. Sie laichen bei Tage und entfalten dabei in auffallender Weise ihre Farbenpracht vor den Augen des Weibchens.

Was die Meeresfische anbelangt, so fehlt mir das Tatsachenmaterial, um die Verhältnisse, wie an den Süßwasserfischen, im einzelnen zu prüfen. Doch ist hinlänglich bekannt, daß die Tiefseefische von den oft so farbenprächtigen Küstentischen sich durch ihr einförmiges Kleid unterscheiden. Zwar kommen Farben bei ihnen vor, aber nicht als auffallende lokalisierte Farbflecken an bestimmte Körperstellen gebunden, wie dies für die „Schmuckfarben“ charakteristisch ist; sie sind darum auch nicht als Argument gegen die „Schmuckfarben“ zu verwerten; sie zeigen vielmehr, daß das Fehlen von „Schmuckfarben“ bei den Tiefseefischen nicht als eine direkte Wirkung der veränderten äußeren Faktoren (Lichtmangel usw.) aufgefaßt zu werden braucht. Sollte jemand fragen: Wozu überhaupt ein Aufwand von Farben im Dunkeln, wo sie nicht wahrgenommen werden können? so ist ihm zu erwidern, daß ein einheitliches farbiges Kleid für die Natur nicht kostspieliger herzustellen ist als ein einheitliches schwarzes, daß man also im Dunkeln beide mit gleicher Wahrscheinlichkeit erwarten könnte. Wenn wir aber sehen, daß Fische zur Laichzeit, wo sie um einander werben, eine Farbenpracht entfalten, die sie zu anderen Jahreszeiten vermissen lassen, und wenn wir sehen, daß solches gerade für jene Fische charakteristisch ist, die im Seichten laichen, wo die Bedingungen dafür gegeben sind, daß die Farbenpracht auch wahrgenommen werde, so findet

dies nur eine befriedigende Erklärung, wenn wir daran festhalten, daß das Hochzeitskleid ein Schmuckkleid ist.

Unbefangene und vorurteilsfreie Leser muß ich wegen meiner Ausführlichkeit um Entschuldigung bitten. Denn solche werden nicht an einem Farbensinn der Pfrille zweifeln, wenn man ihnen sagt: Weder der Anblick eines hell weißen noch eines tief schwarzen, noch eines grauen Untergrundes von jeder beliebigen Helligkeit veranlaßt den Fisch zur Expansion seiner gelben und roten Pigmentzellen; der Anblick eines gelben oder roten Untergrundes aber veranlaßt stets die Expansion der gelben und roten Pigmentzellen.

Dies ist das Wesentliche. Dadurch, daß ich neben der Farb-anpassung die Helligkeitsanpassung der Pfrille zu Hilfe nahm, haben, wie ich glaube, die Versuche an Exaktheit und Beweiskraft gewonnen. Trotzdem hat HESS Einwände erhoben. Ich habe gezeigt, daß keiner von ihnen stichhaltig ist, und wo für einen übertriebenen Skeptiker noch Zweifel bestehen konnten, habe ich sie durch neue Versuche beseitigt. Es wäre erfreulich, wenn HESS nun endlich zugäbe, daß sowohl die Übereinstimmung des Helligkeitssinnes der Fische mit dem der farbenblinden Menschen als auch der Farbensinn der Fische erwiesen ist, und wenn er dem neuen Problem, das durch diesen scheinbaren Widerspruch gegeben ist, seine bewundernswerte Arbeitskraft widmen wollte.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Zur Kenntnis der Lebensweise von *Pecten jacobaeus* L.

Im besonderen über die Funktion der Augen.

Von

Victor Bauer, Positano (Prov. Salerno, Italien).

(Aus der physiologischen Abteilung der Zoolog. Station zu Neapel.)

Mit Tafel 6 und 5 Abbildungen im Text.

Zu den folgenden Untersuchungen wurde ich durch die Beobachtung geführt, daß die Pilgermuscheln im Aquarium der Neapler Zoologischen Station sich gewöhnlich an der dem Beschauer abgewandten Seite des Bassins sammeln und daß die häufigen Schwimmbewegungen, mit denen die Tiere in eigentümlich schwankenden, taumelnden Bahnen oft weite Strecken durchflattern, doch nie dazu führen, daß sie die dem Licht zugewandte Hälfte des Beckens verlassen. Hier schien die Gelegenheit geboten, zu einer Vorstellung über die Funktion der lichtempfindlichen Organe dieser Muscheln zu gelangen, die durch ihren komplizierten anatomischen Bau die Bewunderung aller Untersucher erregt haben und über deren physiologische Bedeutung wir bisher noch vollkommen im Unklaren geblieben sind. Die nähere Beschäftigung mit den Tieren zeigte bald, daß sie eine Fülle von Reflexen besitzen, welche den scheinbar so einfachen Bewegungsapparat, der nur aus einem Schließmuskel und einem Scharniergelenk besteht, zu einem hochkomplizierten Organ mit mannig-

faltiger Funktion machen. Diese anscheinend so stumpfsinnigen Tiere, welche oft stundenlang mit halbgeöffneten Schalen bewegungslos daliegen, verfügen über ein unerwartet reich differenziertes Reflexleben.¹⁾

I. Die Bedeutung der Augen für die Nahrungsaufnahme.

Betrachten wir zunächst, wie das geschilderte Verhalten — die Ansammlung an der Lichtseite der Aquarien — im normalen Milieu der Tiere zum Ausdruck gelangt, so zeigen sie sich als typische Bewohner der beleuchteten Oberflächenzone und scheinen in größeren Tiefen zu fehlen. Daß es die mit der Wassertiefe abnehmende Lichtintensität ist, welche ihre Tiefenverbreitung begrenzt, wird ohne weiteres plausibel, wenn wir die Beschaffenheit der Nahrung unserer Tiere betrachten. Bei Eröffnung zahlreicher frisch gefangener Exemplare zeigte sich der Darmkanal regelmäßig erfüllt von Algensporen und Diatomeen, also von Phytoplankton, das in seiner Verbreitung ans Licht gebunden ist. Die auf pflanzliche Nahrung angewiesenen Muscheln besitzen offenbar einen Mechanismus, welcher sie instand setzt, stets das Lichtmilieu innezuhalten, in dem allein sie ihren Unterhalt gewinnen können.

Es ist bekannt, daß die Pectiniden zu einer ausgiebigen Fortbewegung durch Auf- und Zuschlagen ihrer Schalen befähigt sind, und der Gedanke liegt daher nahe, daß sie durch gerichtete Schwimmbewegungen die hellbeleuchteten Gebiete aktiv aufsuchen, in denen sie das Optimum ihrer Ernährungsverhältnisse finden.

Das Schwimmen der Pectiniden ist wiederholt beschrieben worden, zuerst, soviel ich sehe, von P. FISCHER.²⁾ Er bemerkte, daß bei der durch Auf- und Zuklappen der Schalen zustandekommenden Fortbewegung die Schalenöffnung stets nach vorn gerichtet ist. Das Inhaltswasser der Mantelhöhle strömt zu beiden Seiten des Schloßbandes in der der Schwimmrichtung entgegengesetzten Richtung aus; die Bewegung ist also eine Rückstoßbewegung. Die Bahn ist schräg nach oben gerichtet und setzt sich aus einer Reihe von Zickzacklinien zusammen. v. JHERING³⁾ bestätigte

1) Auf eine während der Drucklegung erschienene Mitteilung von J. v. ÜEXKÜLL (in: Ztschr. Biol., Vol. 58, p. 305—332), welche zum Teil die gleichen Erscheinungen behandelt wie die vorliegende, kann ich leider nicht mehr eingehen.

2) P. FISCHER (1869), Note sur la natation du Pecten maximus, in: Journ. Conchyl., Vol. 17, p. 121—123.

3) H. v. JHERING (1878), Über Anomia, nebst Bemerkungen zur

diese Angaben und zeigte in einer Seitenansicht der Schalen, daß die Ausströmungsöffnungen im Schalenrand vorgebildet sind. Es gelang ihm ferner mit Hilfe von Durchschneidungen nachzuweisen, daß die raschen Bewegungen durch Kontraktionen des gelblich gefärbten Anteils des Schalenmuskels zustande kommen, während die weißliche Partie desselben ein Tonusmuskel ist, der dem Zug des Schloßbandes dauernd entgegenwirkt. LOBIANCO¹⁾ wies dann zuerst auf die besondere Beschaffenheit des Mantelrandes hin, welche es ermöglicht, daß beim Zuklappen der Schalen ein fester Verschuß des Mantelspaltes entsteht, der das Inhaltswasser zwingt, mit Gewalt durch die beiden präformierten Kanäle zu beiden Seiten des Scharniers zu entweichen (l. c., p. 514). Diese Notiz entging den späteren Beobachtern ANTHONY²⁾ und VLÉS³⁾, die daher selbständig die Bedeutung des Mantelrandverschlusses hervorhoben. MAREY⁴⁾ regte an, durch in die Mantelhöhle injizierte gefärbte Flüssigkeit das Ausströmen der rückwärts gerichteten Wasserstrahlen sichtbar zu machen. Dieser Vorschlag wurde von ANTHONY ausgeführt und hatte in der Tat den erwarteten Erfolg. Ferner gelang es diesem Autor die Ströme dadurch sichtbar zu machen, daß er den Boden des Gefäßes mit feinem Sand bedeckte, der bei der ersten Schwimmbewegung durch die beiden Wasserstrahlen fortgeblasen wurde und die Richtung derselben angab. VLÉS ahmte die Schwimmbewegungen mit dem Modell eines Pecten nach und beschäftigte sich mit der Ursache des Aufsteigens beim Schwimmen. Sie liegt nach seiner Ansicht erstens darin, daß die untere Schale eine schiefe Ebene bildet, welche der Bewegung eine vertikal nach oben gerichtete Komponente gibt, und zweitens in der Geschwindigkeit der Schwimmbewegungen gegenüber der Trägheit des Systems: „... les valves se rejoignent aussi vite ou plus vite que le centre de gravité ne redescend à son niveau primitif, de sorte que la valve inférieure doit monter pour rejoindre la valve supérieure“ (l. c., p. 251). Die letztere Annahme sucht er durch eine Berechnung zu belegen. v. BUDDENBROCK⁵⁾ ist der Ansicht, daß beim Aufsteigen die Form der Mantelsäume eine Rolle spiele. Sie sollen nicht fest aufeinander schließen, sondern der obere soll über den unteren vorragen, so daß ein nach unten gerichteter Wasserstrom entsteht, der durch Rückstoß den Vorderrand der Schale hebt. Zu sehen

vergleichenden Anatomie der Muskulatur bei den Muscheln, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., p. 13—27.

1) S. LOBIANCO (1899), Notizie biologiche etc., in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 14, p. 448—573.

2) R. ANTHONY (1906), Contribution à l'étude du mode de vie et de la locomotion du Pecten, in: Bull. Mus. oceanogr. Monaco, No. 85.

3) F. VLÉS (1906), Théorie de la locomotion du Pecten, in: Mém. Soc. zool. France, Vol. 19, p. 243—254.

4) M. MAREY (1901), La locomotion animale, in: Traité physiol. biol., Vol. 1, p. 229—287.

5) W. v. BUDDENBROCK (1911), Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung Pecten, in: SB. Heidelberg. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abh. 28.

ist von diesen Verhältnissen, wie v. BUDDENBROCK selbst hervorhebt, nichts. Daß die Schwimmbewegungen durch wechselnde Kontraktionszustände der Mantelsäume reguliert würden, schließt er aus der Art, wie sich die Muscheln, wenn sie an einem Faden in verschiedenen Körperlagen aufgehängt werden, stets in die beim Schwimmen normalerweise eingenommene Gleichgewichtslage hineindrehen. Das recipierende Sinnesorgan vermutet er in den Statocysten. Aus der von ihm gefundenen anatomischen Asymmetrie dieser Organe leitet er in geschickter Weise einen Regulationsmechanismus ab, der sich auf folgende Voraussetzungen gründet: 1. daß die Statocysten wirklich die Gleichgewichtsorgane sind, 2. daß der anatomischen Asymmetrie auch physiologisch ein dauerndes Überwiegen des Erregungsimpulses der einen Körperseite entspricht und 3. daß der Verlauf der Nervenbahnen und die Anordnung der sensiblen Elemente in den Statocysten mit den von TSCHACHOTIN für die Heteropoden beschriebenen Verhältnissen übereinstimmt. Leider sind alle diese Voraussetzungen bisher noch unbewiesen, so daß die interessante Hypothese vorläufig noch der sicheren Stützen entbehrt.

Soweit die Literaturangaben, welche ich im wesentlichen bestätigen kann. 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 dargestellten Weise erfolgen; die obere Schale führt eine größere Exkursion aus, der freie Schalenrand schlägt das Wasser stärker nach unten und erteilt dadurch dem System eine Rückstoßkomponente nach oben.

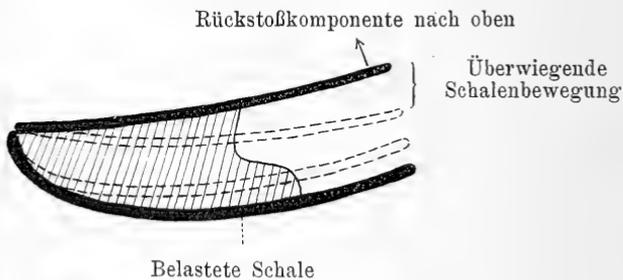


Fig. A.

Schema zur Erklärung der Aufwärtsbewegung beim Schwimmen.

Ferner ist noch nachzutragen, daß während des Schwimmens die Tentakel verkürzt und die Kiemen kontrahiert sind. Die Zickzackbewegung entsteht m. E. dadurch, daß die zu beiden Seiten des Schlosses austretenden Ströme nicht genau gleichstark sind, sondern daß bald der eine, bald der andere überwiegt. Im ganzen jedoch, und das ist wichtig, liegt die nach oben gerichtete Bahn der Bewegung in einer Ebene, niemals beobachtet man ein Abweichen von der Anfangsrichtung, und diese wiederum ist fest bedingt durch die Ruhelage, von der aus das Tier zur Bewegung übergang.

Durch die Aufwärtsbewegung allein wird nun zwar die Muschel schon in die oberflächlichen Wasserschichten geführt; aber wir sahen, daß sie im Aquarium auch zu einer gerichteten Bewegung auf eine seitlich oder schräg oben angeordnete Lichtquelle zu befähigt ist, daß sie also auch innerhalb der Flachwasserzone noch hellbeleuchtete Gebiete aktiv wird aufsuchen können. Da während des Schwimmens nach meinen Beobachtungen keine Regulierung der Richtung mehr stattfindet, muß die Muschel daher offenbar schon in der Ruhe so orientiert gewesen sein, daß die Schalenöffnung dem Licht zu-, das Schloßband vom Licht abgewendet ist. Man kann in der Tat beobachten, daß in einem Aquarium, welches alles Licht von einer Seite erhält, die am Boden liegenden Tiere vorwiegend ihre Schalenöffnung dieser Seite zukehren. Die Regulierung der von der Richtung des Lichteinfalls abhängigen Ruhelage erfolgt durch einen m. W. bisher nicht näher beschriebenen Drehreflex.

Soviel ich sehe, hat zuerst VLÉS den hier geschilderten Vorgang beobachtet, ohne jedoch den Zusammenhang mit der Richtung des Lichteinfalls zu erkennen. Auch nimmt er offenbar irrtümlich an, der Wasserstrom trete in diesem Falle wie beim Schwimmen am Schloßband aus. Er schreibt, l. c., p. 250: „L'animal au repos sentant un obstacle ou un ennemi devant l'ouverture de ses valves peut tourner sur lui-même d'une seule contraction. On remarque qu'il n'existe alors qu'un seul courant d'éjaculation d'eau du côté externe par rapport à la rotation; l'autre est à peu près nul.“ Daran knüpft der Beobachter die Annahme, daß die Muschel auch beim Schwimmen imstande sei, eine der beiden Austrittsöffnungen am Schloßband zu verschließen und auf diese Weise zu steuern, indem er fortfährt: „Il est d'ailleurs certain que l'animal peut régler, probablement par une contraction des muscles circumpalléaux la puissance de chacun de ses refoulements d'eau moteurs, comme on peut s'en rendre compte par la facilité avec laquelle le *Pecten* en nage se dirige et contourne les obstacles.“ Ich habe, wie erwähnt, ein derartiges Steuern während des Schwimmens und eine Änderung der anfänglichen Bewegungsrichtung bei *Pecten jacobaeus* nicht beachten können.

Auch v. BUDDENBROCK erwähnt, allerdings nur vorübergehend, die Drehbewegungen.

Dreht man eine Muschel aus ihrer Ruhelage, in der sie dem Licht die Schalenöffnung zuwendet, heraus um 90° (s. Fig. B), so bildet sich an der der Lichtquelle abgewandten Seite des Mantelrandes eine deutliche Erweiterung des Mantelspaltes; darauf weichen langsam die beiden Schalenhälften ein beträchtliches Stück auseinander, wobei die beiden vorhangartigen Hautfalten den Spalt bis auf die erwähnte Stelle fest verschließen. Endlich klappen die Schalen mit einem scharfen Ruck zu, und aus der klaffenden Öffnung zwischen den Mantelrändern tritt ein Wasserstrom aus, dessen Rückstoß das Tier so dreht, daß die im Schatten liegende Seite nun wieder dem Licht zugekehrt wird (s. Fig. B, die punktierte Linie). Dieses Spritzloch im Mantel kann sich sowohl auf der Mundseite wie auf der Afterseite ausbilden, und zwar befinden sich hier schon normalerweise beim ruhenden Tier zwei Stellen, an welchen der Mantelrand mehr als im übrigen klafft. Es sind die Stellen, an denen der dem Tier die Nahrung zuführende Wasserstrom ein- und austritt, welcher durch die Flimmerung der inneren Mantelfläche entsteht. Doch ist besonders die Öffnung an der Mundseite normalerweise nie so deutlich ausgebildet und so scharf begrenzt wie beim Drehreflex. An der Afterseite tritt sie auch dann deutlich hervor, wenn das

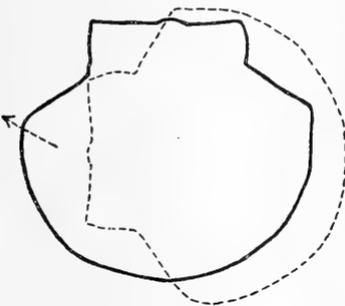


Fig. B.

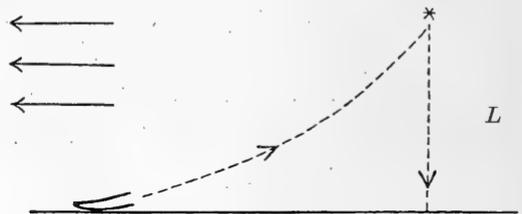


Fig. C.

Fig. B. Schema zur Veranschaulichung des Drehreflexes. Die ausgezogenen Pfeile bezeichnen die Richtung des Lichteinfalles, der punktierte die Richtung des ausgestoßenen Wasserstromes. Der ausgezogene Umriss deutet die Lage des Tieres vor dem Versuch, der punktierte die normale Ruhelage nach der Reaktion an.

Fig. C. Bewegung der Muschel auf eine Lichtquelle (L) zu. Die punktierte Linie bezeichnet die Schwimmrichtung und von dem mit * bezeichneten Punkte an das passive Absinken.

Tier den Kot ausstößt, welcher durch einen ziemlich heftigen Wasserstrom weit aus der Schalenöffnung herausgetrieben wird; ebenso, wie DAKIN¹⁾ angibt, bei der Entleerung des Spermas. Fig. 1 auf Taf. 6 zeigt den Vorgang der Defäcation, Fig. 2 u. 3 die Ausbildung des Spritzloches beim Drehreflex, einmal an der Afterseite, das andere Mal an der Mundseite. Durch die Krümmung der rechten Schalenhälfte wird bewirkt, daß das Tier nur mit einer kleinen Fläche dem Boden aufliegt, so daß die Reibung verhältnismäßig gering ist. Es ist interessant, daß die Intensität des Wasserstromes gerade stark genug ist, um die Reibung zu überwinden. Auf glattem Boden, z. B. der Marmorplatte der Neapler Aquarien, ist daher der Effekt ein viel zu heftiger, das Tier dreht sich weit über die normale Lage hinaus, und dem ersten folgt dann gewöhnlich alsbald ein neuer Drehreflex in entgegengesetzter Richtung. Dieses Spiel kann sich mehrmals wiederholen.

Schwimmt nun die richtig orientierte Muschel schräg hinauf, so kommt sie nach dem Aufhören der Bewegung und nach dem passiven Absinken der Lichtquelle ein Stück näher (s. Fig. C).

Um noch einmal zusammenzufassen, so sehen wir, daß die Pilgermuschel imstande ist, durch ihre Schwimmbewegungen aus einer von der Beleuchtungsrichtung abhängigen, von den Augen aus reflektorisch regulierten Ruhelage heraus aktiv hellbeleuchtete Gebiete aufzusuchen, welche ihr günstige Ernährungsbedingungen bieten.

II. Die Bedeutung der Augen für den Schutz gegen Feinde.

Die Reaktion, welche man am häufigsten bei unserer Muschel zu beobachten Gelegenheit hat, ist das Zuklappen der Schalen bei Annäherung des Beobachters oder eines anderen größeren Gegenstandes.²⁾ Die in der Ruhe halbgeöffneten Schalen werden rasch bis auf einen schmalen Spalt geschlossen. Die Bewegung ist aber lange nicht so heftig wie das Zuklappen beim Schwimmen und führt daher auch nicht zu einer Ortsveränderung des Tieres. Nachdem die Schalen sich geschlossen haben, vergeht gewöhnlich eine längere Zeit, bis sie wieder langsam so weit geöffnet werden wie vorher.

1) W. J. DAKIN (1910), The visceral ganglion of Pecten etc., in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 20, p. 1—40.

2) Die Reaktion tritt auch ein, wenn dabei jede Erschütterung sorgfältig vermieden wird, die im übrigen den gleichen Effekt hat (s. u.).

Dieses Zufahren der Schalen auf Reizung photosensibler Sinnesorgane ist ein bei den Muscheln weitverbreiteter Reflex. Er findet sich nicht nur bei den Formen mit hochentwickelten Lichtsinnesorganen, sondern auch bei den augenlosen Arten und wurde hier besonders von NAGEL¹⁾ ausführlich untersucht. Als auslösender Reiz kann sowohl Belichtung als Beschattung wirken. Die verschiedenen Arten verhalten sich verschieden, doch ist die „Schattenempfindlichkeit“ weiter verbreitet. Ich glaube, daß die allgemeine Ansicht dahin geht, auch *Pecten* reagiere auf Beschattung (z. B. DAKIN: „casting a shadow on the eyes“). Es muß dagegen betont werden, daß bei *Pecten* nicht die Herabsetzung der Lichtintensität den auslösenden Reiz darstellt, sondern daß das Tier die Bewegung des Schattens „sieht“.

Das geht, wie ich glaube, aus folgender Überlegung mit Sicherheit hervor: Gäbe die Verdunklung den Reiz ab, so müßte offenbar die Erregung um so größer werden, je steiler dieser Reiz einbräche, d. h. je rascher unter sonst gleichen Bedingungen die Lichtabnahme erfolgte. Handelt es sich jedoch um ein Bewegungssehen, so wird man eine obere Grenze der Geschwindigkeit erwarten müssen, jenseits welcher die Bewegung als solche nicht mehr recipiert werden kann. Der Versuch entscheidet in letzterem Sinne. Bringt man mit variierter Geschwindigkeit einen undurchsichtigen Körper, z. B. einen schwarzen Karton, zwischen die Muschel und die Lichtquelle²⁾, so findet man, daß die Reaktion des Tieres nur bis zu einer gewissen Grenze eintritt, bei einer Vergrößerung der Beschattungsgeschwindigkeit über diesen Punkt hinaus bleibt der Effekt plötzlich aus; das Tier verhält sich nach der Verdunklung völlig bewegungslos. Um eine ungefähre Vorstellung vom absoluten Wert dieser Grenze zu geben, mag die Angabe genügen, daß die größte Geschwindigkeit, mit der man die Hand vor einen *Pecten* bringen kann, bei heller Tagesbeleuchtung in den meisten Fällen genügt, um eben keinen Schalen-schluß mehr hervorzurufen.

Geht man andererseits mit der Geschwindigkeit allmählich herunter, so findet sich, wie zu erwarten, eine untere Grenze, bei welcher man sich in den Reiz einschleichen kann. Zu langsame Bewegung bringt ebensowenig eine Reaktion hervor wie zu rasche.

1) W. NAGEL (1896), Der Lichtsinn augenloser Tiere, Jena.

2) Der Versuch ist natürlich nicht so zu verstehen, daß der beschattende Karton am Tier vorbeigeführt wurde, sondern er wurde zwischen Tier und Lichtquelle eingeschaltet und dort belassen.

Die Adaptationsfähigkeit des Organs spielt beim Zustandekommen des hier geschilderten Reflexes insofern eine Rolle, als je nach dem Adaptationszustand des Tieres die „Intensität“¹⁾ eines sich bewegenden Schattens, der eben noch als Reiz wirkt, eine andere ist. Bringt man eine im Dunkeln gehaltene Muschel ans Licht, so bleibt in den ersten Minuten selbst die stärkste Beschattung mit einem undurchsichtigen Gegenstand absolut wirkungslos (Blendung).²⁾ Bei einem vollkommen adaptierten Tier dagegen, welches lange Zeit denselben Beleuchtungsbedingungen ausgesetzt war, genügt schon eine ganz geringfügige Beschattung, sobald sie nur einigermaßen unvermittelt und doch auch wiederum nicht zu rasch erfolgt.

Wir begegnen aber nicht nur einer Adaptation an die allgemeinen Beleuchtungsbedingungen, sondern zweifellos findet außerdem eine lokale Anpassung der einzelnen Retinaelemente statt. Dafür spricht folgende Beobachtung. Wenn ich zur Herstellung der hier mitgeteilten Photographien lange Zeit bewegungslos vor einer *Pecten* in etwa 2 m Entfernung gestanden hatte, um den zur Aufnahme günstigen Augenblick abzuwarten, genügte eine Bewegung meines hellbeleuchteten Armes vor dem dunklen Hintergrund, um das Tier zum Zusammenzucken zu bringen.³⁾ Ich halte diesen Punkt für besonders wichtig, weil damit die erste Leistung der Augen bekannt wird, welche ihren hohen anatomischen Bau erklärt. Ohne Bilderzeugung, d. h. ohne Linse und Netzhautmosaik, wäre in diesem Falle keine Reaktion möglich, während der bewegte Schatten auch in der Weise wirken könnte, daß ein Sinnesorgan nach dem anderen (*Pecten* besitzt bekanntlich zahlreiche Augen am ganzen Mantelrand) vom Reiz getroffen würde, etwa wie wir eine Bewegung auf der Haut fühlen.

Die biologische Bedeutung des Reflexes liegt vermutlich in einem Schutz gegen kleine Fische, welche nach den Tentakeln schnappen. Große Fische knacken selbst die viel dickschaligeren

1) Gemeint ist der Grad der Verdunklung, geprüft mit verschiedenen starken Rauchgläsern.

2) Es muß betont werden, daß Belichtung selbst, auch wenn sie nach vorausgegangener Verdunklung ganz plötzlich erfolgt, keine Reaktion irgendwelcher Art auslöst. Nur wenn man die Muscheln längere Zeit intensivem Sonnenlicht aussetzt, bemerkt man zuweilen ein mehrmaliges Zuklappen der Schalen, doch kann in diesem Fall von physiologischen Lichtreizen nicht mehr die Rede sein.

3) Erschütterung war ausgeschlossen.

Austern mit einem Biß auf, indem sie sie ganz ins Maul nehmen. Im Aquarium der Neapler Station kann man das bei *Chrysophrys aurata*, *Dentex vulgaris* und großen *Sargus* beobachten.

Eine weitere Reaktion der Tiere auf einen optischen Eindruck besteht in Folgendem: Bringt man einen relativ kleinen Gegenstand, z. B. einen senkrecht gehaltenen Bleistift, in einer Entfernung von wenigen Zentimetern vor das Tier¹⁾, zwischen dieses und die Lichtquelle, und zwar so langsam, daß kein Zuklappen auf Bewegungssehen eintritt, so strecken sich die dem Gegenstand benachbarten Randtentakel diesem entgegen. Aus dem Umstand, daß dieser Reflex nur dann eintritt, wenn man einen Gegenstand wirklich in die Nähe des Tieres bringt, könnte man auf ein Entfernungssehen schließen. Die Unterscheidung naher und entfernter Objekte könnte auf sehr verschiedene Weise zustande kommen. An einen Accommodationsapparat wird man bei der Kleinheit der Augen kaum zu denken haben (vgl. PÜTTER, Organologie des Auges, in: GRÄFE-SÄMISCH'S Handbuch p. 379); die Deutung gewisser Muskelzüge in diesem Sinne ist äußerst problematisch. Von Wichtigkeit könnte sein, daß von einem ganz nahen Gegenstand nur ein kleiner Teil der Augen, unter Umständen nur ein einzelnes, ein Bild entwerfen wird, während er für die übrigen infolge der Krümmung des Mantelsaumes außerhalb des Sehfeldes fällt. (Die große Zahl der Augen läßt darauf schließen, daß das Sehfeld jedes einzelnen eng begrenzt ist.) Ferner ist daran zu denken, daß für Wassertiere die Deutlichkeit der Abbildung naher und entfernter Gegenstände aus dem Grunde eine sehr verschiedene sein wird, weil die von den letzteren kommenden Strahlen durch die im Wasser suspendierten, überdies sich stetig bewegenden Teilchen eine starke Zerstreuung erfahren.

Die biologische Bedeutung dieses Augen-Tentakelreflexes dürfte sein, die Prüfung eines herannahenden Gegenstandes mit Hilfe der taktilen und chemischen Sinnesorgane, die in den Tentakeln ihren Sitz haben, vorzubereiten. Besonders beim Herannahen eines Seesternes, des gefährlichsten Feindes der Muscheln, wird dieser Reflex zur rechtzeitigen Einleitung der Fluchtbewegung, von der im folgenden Kapitel noch die Rede sein wird, von großem Werte sein.

1) Natürlich außerhalb des Gefäßes zur Vermeidung von Wasserbewegungen.

III. Tango- und Chemoreflexe.

Empfindlich gegen Berührungsreize sind: Der Mantelrand mit seinen Anhängen, den großen und kleinen Tentakeln und den Augenstielen, die Innenfläche des Mantels, die Kiemen und vielleicht andere Teile des Körpers, die wegen ihrer versteckten Lage der isolierten Untersuchung schwer zugänglich sind. Der Reizerfolg ist je nach dem Ort sowie nach Stärke und Ausdehnung des Reizes ein verschiedener.

Berührt man mit einer feinen Borste oder einem Glasfaden einen einzelnen Tentakel sehr zart an einer Seite, so krümmt er sich zum Reizort hin. Schon etwas heftigere Berührung genügt, um ihn zur Kontraktion zu bringen; die großen Tentakel rollen sich dabei ein. Die größeren Tentakel der Nachbarschaft führen außerdem eine peitschende Bewegung gegen den Reizort hin aus, wodurch offenbar Sinnesorgane in größerer Zahl mit dem zu prüfenden Gegenstand in Berührung gebracht werden. Bei stärkerer Reizung ziehen sich auch die Nachbartentakeln ebenso wie die gereizten zusammen. Reizung eines ausgedehnten Teils des Mantelsaumes löst noch einen weiteren Reflex aus, das Zuklappen der Schalen. Zunächst werden alle vom Reiz getroffenen Tentakel eingezogen, und dann schließen sich nach einer kleinen Pause die Schalen rasch bis auf einen schmalen Spalt. Reizt man nun weiter die noch vorstehenden Spitzen der kontrahierten Tentakel, so schließt sich die Muschel langsam weiter bis die Schalenzähne ineinandergreifen; der Mantelrand zieht sich ganz ins Innere zurück. Wiederum verschieden ist der Effekt, wenn man lokale, aber sehr heftige Reize anwendet, z. B. mit einer Nadel in den Mantel einsticht oder mit einem scharfkantigen Sandkorn auf den Mantelrand drückt. Es tritt dann eine Reihe koordinierter Reflexe ein, die dazu führen, durch einen heftigen Wasserstrom den Fremdkörper zu entfernen, und die ich daher zusammen als „Spritzreflex“ bezeichnen will. Die Reaktion spielt sich in folgender Weise ab. Zunächst ziehen sich an der gereizten Stelle und in ihrer nächsten Umgebung die Tentakel ein, dann kontrahiert sich der Mantelrand und bildet eine mundartige Erweiterung des Mantelspaltes. Hierauf gehen die Schalen langsam ein Stück weit auseinander, dann kontrahieren sich rasch sämtliche Tentakel, und endlich klappen die Schalen mit scharfem Ruck zu, wobei sich die freien Ränder des Mantels fest aufeinanderlegen, doch so, daß an der Reizstelle ein scharf umschriebenes Loch bleibt. Dadurch wird

an dieser Stelle ein heftiger Wasserstrahl ausgestoßen, dessen Rückstoß das Tier, wenn es auf glattem Grunde liegt, mehrere Zentimeter weit zurückschleudern kann.

ANTHONY hat den Spritzreflex bei *Pecten opercularis* L. auf Berührung des Mantelrandes erhalten (l. c., p. 9). Diese Art ist also viel empfindlicher gegen Berührungsreize als *P. jacobaeus*, wovon ich mich auch überzeugen konnte. Die leiseste Berührung bewirkt schon Zuklappen der Schalen, und etwas stärkere hat bereits den Spritzreflex zur Folge.

Zuklappen der Schalen und Spritzreflex sind außer vom Mantelrand her auch durch mechanische Reizung der Kiemen auslösbar. Führt man z. B. in den Mantelspalt eines mit der Schalenöffnung nach oben auf das Schloß gestellten Tieres vorsichtig eine Pipette ein und bläst einen Wasserstrom gegen die Kiemen, so werden die Schalen heftig geschlossen; und läßt man in gleicher Weise feinen Sand auf die Kiemen rieseln, so hat das den meist mehrmals wiederholten Spritzreflex zur Folge. Auf mechanischer Reizung der Kiemen beruht ferner das Auftreten koordinierter Schwimmbewegungen, wenn man das Tier aus dem Bassin nimmt und dabei so hält, daß das im Mantelraum befindliche Wasser abfließt. Daß wirklich in diesem Fall die Kiemen die Receptoren sind und nicht der Mantelrand mit seinen Anhängen, geht daraus hervor, daß die Bewegungen sofort aufhören, wenn man das Tier mit dem Schloß voran so weit ins Wasser eintaucht, daß die Kiemen sich wieder entfalten können, während der Mantelsaum noch zum größten Teil mit der Luft in Berührung ist.

DAKIN gibt an, daß auch Wasserbewegung und Erschütterung des Gefäßes Schwimmbewegungen auslösen können; bei *P. jacobaeus* habe ich das nie beobachtet, sondern Reize dieser Art haben stets den Zuklappreflex zur Folge.

Der biologische Effekt des Spritzreflexes ist klar: Fremdkörper und kleine Eindringlinge werden fortgeschleudert, und durch die Rückstoßbewegung kann das Tier einem größeren Feinde entfliehen („a dart back from the irritating object“, DAKIN).

Chemische Reizung der Tentakel hat, soweit sie wirksam ist, den Erfolg starker mechanischer Reize, sie löst den Spritzreflex aus. Bringt man z. B. ein Salzkorn in die Nähe des Mantelrandes, so tritt der Reflex sofort ein, meist sogar mehrmals hintereinander. Ebenso wirkt häufig die Berührung mit einem anderen Tier, z. B. einem Seestern, der ein stark reizendes Secret absondert. Dem

ersten Spritzreflex folgt dann gewöhnlich eine ganze Reihe weiterer, so daß das Tier durch den Rückstoß gewissermaßen rückwärts schwimmt. VLÉS spricht von einem „nager à reculons“; auch v. BUDDENBROCK beobachtete diese Fluchtbewegung.

Diesen wiederholten Spritzreflex habe ich besonders bei *P. opercularis* beobachtet; auch das Rückwärtsschnellen bei nicht gerade durch Byssus angehefteten Individuen. Die stets frei lebende Art *P. jacobaeus* führt bei Annäherung eines Seesternes meist echte Schwimmbewegungen aus, und zwar handelt es sich dabei sicher um einen Chemoreflex und nicht um ein „Sehen“ des Feindes. Die Reaktion tritt nämlich immer erst dann ein, wenn Berührung der Tentakel stattgefunden hat. Das oben geschilderte Ausstrecken derselben auf einen optischen Reiz hin dürfte dagegen häufig den Chemoreflex einleiten. Die chemische Natur des Reizes geht ferner daraus hervor, daß es mir gelang, durch Aufträufeln von in Seewasser verriebener Seesternhaut auf den Mantelrand Schwimmbewegungen auszulösen. DAKIN hat denselben Versuch an *P. opercularis* angestellt und kommt ebenfalls zu der Ansicht, daß es sich um eine chemische Reizung handelt.

Der Reflex tritt mit sehr kurzer Latenz ein. Gewöhnlich fahren sofort nach der Berührung die Schalen auseinander, und zwar bei geschlossenem Mantelspalt, so daß der freie Mantelsaum sich beiderseits vorhangartig verlängert. Nur an der Reizstelle bleibt er etwas zurückgezogen und klafft. Klappen nun bei der ersten Schwimmbewegung die Schalen zusammen, so tritt außer zu den Seiten des Schloßbandes auch an dieser Stelle ein Wasserstrom aus, der das Tier rasch vom Reizort entfernt.

Ferner sind wahrscheinlich die häufigen Schwimmbewegungen auf eine chemische Reizung zurückzuführen, welche man beobachtet, wenn zahlreiche *Pecten* in einem kleinen Gefäß ohne Wasserwechsel längere Zeit bleiben. Ebenso löst Erwärmung des Wassers Schwimmbewegungen aus, wie auch MAREY (l. c., p. 259) angibt, vielleicht auf dem Umwege der Asphyxie durch Anhäufung von Kohlensäure oder durch Sauerstoffmangel. Es sei jedoch erwähnt, daß es mir nicht gelang, die Tiere zum Schwimmen zu bringen, wenn ich sie in entgastes Seewasser setzte oder durch das Gefäß mit den Muscheln Kohlensäure leitete. Es wurden nur nach einiger Zeit die Tentakel eingezogen, der Schalenmuskel erschlaffte und die Tiere reagierten endlich nicht mehr auf Reize. In gut durchlüftetem Wasser trat stets bald Erholung ein.

IV. Die Bedeutung der Augen und Statocysten für die Erhaltung der normalen Körperlage.

Mit der Asymmetrie der beiden Schalenhälften hängt es offenbar zusammen, daß unsere Muscheln normalerweise stets auf der gleichen, der rechten, stärker gekrümmten Schale liegen. Werden sie durch irgendeinen Zufall umgeworfen, so daß sie auf die verkehrte Seite zu liegen kommen, so sind sie imstande, sich durch einen komplizierten Bewegungsreflex in die richtige Lage zurückzusetzen. Dieser Umkehrreflex wurde wiederholt beschrieben; er ist jedoch so eigenartig, daß es wohl verlohnt, sich etwas eingehender mit ihm zu beschäftigen.

Legt man einen *P. jacobaeus* auf die linke Schale, so werden zunächst auf den Berührungs- und Erschütterungsreiz hin die Schalen fest geschlossen und bleiben so längere Zeit. Allmählich öffnen sie sich langsam, so daß die Tentakel hervortreten und die Augen sichtbar werden. Nun vergeht eine verschieden lange Zeit, die je nach Umständen von wenigen Sekunden bis zu vielen Minuten dauern kann (vgl. die unten mitgeteilten Protokolle), dann öffnen sich die Schalen weit, die Mantelsäume werden kontrahiert, so daß eine spaltförmige Öffnung entsteht, die Tentakel werden rasch eingezogen und darauf die Schalen mehrmals mit scharfem Ruck zusammengeklappt, so daß ein Wasserstrom zwischen den Mantelsäumen austritt. Dabei rotiert die Muschel um das Schloß als Achse und kommt so in die richtige Lage zurück. Die Zahl der Zuschnappbewegungen ist bei verschiedenen Individuen verschieden, aber bei einem und demselben meist konstant; manche schnappen 2mal, andere 3mal usw. Immer läuft der ganze komplizierte Vorgang außerordentlich regulär ab. Ich habe in Fig. 4 auf Taf. 6 den Umkehrreflex durch eine Reihe von Momentaufnahmen wiederzugeben versucht. 4a zeigt die Muschel kurz nach dem Wiederöffnen der Schalen; bei 4b beginnen sich die Schalenränder weiter voneinander zu entfernen, und die Spaltöffnung bildet sich aus; 4c zeigt diesen Vorgang noch weiter vorgeschritten und die Tentakel im Begriff sich einzuziehen; 4d gibt den Augenblick kurz vor dem Zuschnappen und 4e endlich ist eine kurze Zeitaufnahme während der Schnappbewegungen (in diesem Falle 2). Die beiden Stellen, an denen die Schalen bei der Umkehr der Bewegung einen Augenblick in Ruhe waren, haben sich abgebildet. Man sieht deutlich, daß

beim Zuschnappen der Spalt zwischen den Mantelsäumen erhalten bleibt, so daß er das Wasser aus dem Innenraum austreten läßt.

Was die Mechanik des Vorgangs betrifft, so ist die Bewegung ohne Zweifel wieder eine Rückstoßbewegung, und v. BUDDENBROCK konnte in der Tat den gegen den Boden gerichteten Wasserstrom nachweisen, indem er die Muschel auf eine niedrige Unterlage legte und den Boden mit feinem Sand bestreute. Beim Umkehrreflex wurde der Sand unter dem Schalenrand weggeblasen. Für das Zustandekommen des abwärts gerichteten Wasserstromes macht er wieder die Form der Mantelsäume verantwortlich. Der obere, diesmal rechte Saum, soll über den unteren vorragen. „Obgleich sich dieser Unterschied im Verhalten der beiden Mantelsäume der direkten Beobachtung entzieht“, glaubt er, es könne „an seiner Existenz doch kein Zweifel sein, da es keine andere Möglichkeit gebe, die Umkehrbewegung physikalisch zu erklären“. Ohne diese Erklärungsmöglichkeit bestreiten zu wollen, wengleich ich das Vortreten des oberen Mantelsaumes ebensowenig wie v. BUDDENBROCK gesehen habe, möchte ich doch darauf hinweisen, daß noch einige andere physikalische Faktoren in Betracht kommen. Zunächst gilt auch hier die schon oben geäußerte Überlegung, daß beim Zuklappen die untere Schale belastet ist und dazu gegen ihre eigene Schwere gehoben werden muß, während die Abwärtsbewegung der oberen Schale durch die Schwerkraft eine Beschleunigung erfährt. Die Bewegung der oberen Schale wird daher die der unteren überwiegen, und dementsprechend wird sie dem Schalenrand eine Komponente nach oben erteilen. Dazu kommt, daß infolge der Krümmung der rechten Schale, auch wenn beide Schalenränder sich in gleichem Maße nähern würden, der Wasserstrom etwas nach unten gerichtet sein müßte (s. Fig. D).

Besondere Aufmerksamkeit habe ich der Frage zugewandt, welches Sinnesorgan den Reiz für den Lagereflex vermittelt. Dafür, daß der Statocystenapparat diese Funktion besitzt, ein Ge-



Fig. D.

Der Pfeil bezeichnet den wegen der Schalenform schräg nach unten gerichteten Wasserstrom beim Umkehrreflex.

danke, der mehrfach geäußert wurde, haben wir bisher eigentlich nur den zweifelhaften Anhalt der Analogie. Bei Cephalopoden und Krebsen haben ja in der Tat Versuche ergeben, daß die Statocysten der Erhaltung der normalen Körperlage dienen; aber schon der Umstand, daß sie bei den Rippenquallen anscheinend dieselbe Bedeutung, bei gewissen Schirmquallen aber sicher eine ganz andere besitzen, läßt eine experimentelle Prüfung jedes einzelnen Falles wünschenswert erscheinen.

Als polarer Reiz, der eine Einstellung in bestimmter Richtung zur Erdachse ermöglicht, kann außer der Schwerkraft nur noch das Licht in Betracht kommen, das bei den Wasserbewohnern infolge der totalen Reflexion der in spitzem Winkel einfallenden Strahlen an der Wasseroberfläche stets einigermaßen von oben kommt. Ich habe mich schon seit längerer Zeit mit der Entscheidung der Frage beschäftigt, ob bei den Muscheln die Reizung der Augen oder der Statocysten oder beider Sinnesorgane für den Lagereflex ausschlaggebend ist. Die Entscheidung war einigermaßen schwierig, und das mag zur Entschuldigung dienen, wenn die folgende Ausführung etwas ungebührlich breit erscheint.

Der nächstliegende Versuch bestand darin, zu prüfen, ob der Umkehrreflex auch im Dunkeln zustande komme. Um sicher zu gehen, wurde zunächst untersucht, ob das Tier im Hellen normal reagierte, dann wurde es abwechselnd verdunkelt und wieder beleuchtet. Im Dunkeln ließ sich das Eintreten des Reflexes mit dem Ohr verfolgen, da die Muschel in einer Glasschale beim Umdrehen ein lautes Klappern hervorbrachte. Das Resultat war wechselnd. Zuweilen blieb nach der Verdunklung der Reflex dauernd aus und kehrte sofort nach der Wiederbeleuchtung zurück. In anderen Fällen trat er auch nach dem Verdunkeln in normaler Weise ein. Die folgenden Protokolle geben für beide Fälle ein Beispiel. Die Versuche wurden so angestellt, daß die Tiere sofort nach dem Eintreten des Umkehrreflexes wieder verkehrt gelegt wurden. Die angegebenen Reflexzeiten sind vom Augenblick des Umlegens bis zum Zuklappen der Schalen gerechnet.

(Auf die allmähliche Zunahme dieser Zeiten während des Versuches komme ich sogleich zu sprechen.)

No. 1. 9./3. 1907. *Pecten jacobaeus*. 60 mm (größter Durchmesser). Frisch eingeliefert. Bedeckter Himmel. Wassertemp. 14° C.

Beginn des Versuches um 12 Uhr mittags. Der Reflex war stets normal (2—3maliges, zuweilen 4maliges Klappen der Schalen).

Reflexzeiten: 1 Min. 30 Sek. — 2 Min. — 11 Min., 30 Sek. — 15 Min. Pause) — 1 Min. — 1 Min. 30 Sek. — 7 Min. — (15 Min. Pause; dann wieder umgelegt und verdunkelt) — nach 15 Min. noch kein Erfolg; wieder ins Helle — nach 2–3 Sek. Reflex — 1 Min. 30 Sek. — 1 Min. — 2 Min. 30 Sek. — (15 Min. Pause) — 55 Sek.; dann wieder verdunkelt — nach 15 Min. noch kein Erfolg; wieder ins Helle — nach 2 Min. 45 Sek. Reflex.

In diesem Falle blieb also nach der Verdunklung der Reflex aus und trat nach Wiederbeleuchtung von neuem ein.

No. 2. 9./3. 1907. *P. jac.* 54 mm. Frisch eingeliefert, macht häufig „spontan“ Schwimmbewegungen. Bedeckter Himmel. Wassertemp. 14⁰ C.

Beginn des Versuches 4 Uhr 51 Min. nachm. Der Reflex war stets normal (2maliges Klappen).

Reflexzeiten: 1 Min. 30 Sek. — 1 Min. 30 Sek. — 1 Min. — 1 Min. 30 Sek. — Pause von 5 Minuten, währenddessen Schwimmbewegungen — 1 Min.; dann verdunkelt — 2 Min. — 1 Min. 30 Sek. — 10 Min.; zurück ins Helle — einige Sek. — 3 Min. 20 Sek.

In diesem Falle blieb also nach der Verdunklung der Reflex nicht aus.

Andere Experimente gründeten sich auf folgende Überlegung: Die rasche Zunahme der Reflexzeiten während des Versuches ist mit aller Wahrscheinlichkeit als Ermüdung des Sinnesorgans bzw. seiner Zentren zu deuten. Der Muskel dürfte durch die geringe Arbeit in größeren Pausen kaum berührt werden; wir sehen, daß er beim Schwimmen zu ganz anderen Leistungen befähigt ist. An eine zentrale Hemmung des Reflexes ist wohl ebensowenig zu denken. Derartige ist, soviel ich weiß, nur als Regulationsmechanismus zur Unterdrückung eines wiederholt nicht von Erfolg begleiteten und daher unnützen Reflexes bekannt. Es war zu erwarten, daß eine Verstärkung des Reizes die Reflexzeiten vorübergehend wieder abkürzen und die Ermüdung kompensieren würde. Wenn eine Erhöhung der Lichtintensität diesen Effekt hat, so spricht das mit für die Annahme, daß die Augen das Aufnahmeorgan oder eines der Aufnahmeorgane für den Lagereflex sind, daß sie zum mindesten die Schwelle eines anderen Organs assoziativ beeinflussen. Der Versuch entscheidet in diesem Sinne. Als Beispiel sei folgendes Protokoll mitgeteilt:

No. 3. 12./2. 1908. *P. jac.*, seit mehreren Wochen im Aquarium. Reflex normal (1–2maliges Klappen).

Beginn des Versuches 11 Uhr 30 Min.

Reflexzeiten: Diffuses Zimmerlicht — 5 Min. 30 Sek. — 1 Min. 30 Sek. — 2 Min. — 3 Min. — 6 Min. — 1 Min. — Sonnen-

licht — 1 Min. — 30 Sek. — 30 Sek. — 30 Sek. — 30 Sek. —
1 Min. — 15 Sek. — 15 Sek. — 30 Sek. — 30 Sek.

Durch die Verstärkung der Beleuchtung wird also die Reflexzeit deutlich abgekürzt.

Weitere Versuche wurden in der Weise angestellt, daß die Tiere umgedreht, zugleich aber von unten beleuchtet wurden, während sie vorher bei normaler Lage von oben her beleuchtet waren. Das heißt, die Beleuchtungsverhältnisse blieben für das Tier die gleichen, verändert wurde nur die Orientierung zur Schwerkraft. Die Versuche wurden anfangs mit einem Spiegel angestellt, der unter oder über den Tieren in einem Winkel von 45° angebracht wurde, so daß man das Licht einer seitlichen Lichtquelle nach Wunsch von oben oder von unten einfallen lassen konnte. Das Resultat dieser Versuche war zweifelhaft; ich bin daher zu einer vollkommeneren Anordnung mit künstlicher Lichtquelle übergegangen. Die Muschel wurde in einer Glasschale in einen mattschwarz gestrichenen, lichtdicht schließenden Kasten gebracht. Über und unter dem Glasgefäß befand sich in gleicher Entfernung eine Glühlampe, und nach Bedarf konnte jeweils die obere oder untere eingeschaltet werden (im Protokoll mit „Oberlicht“ und „Unterlicht“ bezeichnet). In mehreren Versuchen blieb der Umkehrreflex, welcher bei konstanter Beleuchtung von oben in normaler Weise eingetreten war, regelmäßig aus, wenn mit dem Umlegen des Tieres gleichzeitig die Beleuchtungsrichtung gewechselt wurde. Auch dafür sei ein Protokoll mitgeteilt:

No. 4a. 24./2. 1908. *P. jac.*, seit 2 Tagen im Aquarium.

Bezüglich der Zeiten gilt das oben Gesagte. Das Eintreten des Reflexes wurde mit dem Ohr am Klappern auf dem Glasboden erkannt, das Tier darauf sofort wieder umgelegt. Beginn des Versuches 1 Uhr 15 Min. Die Muschel wurde zur Adaptation an die Lichtquelle (16kerzige Glühlampe) zunächst 30 Min. in Ruhe gelassen.

Reflexzeiten: Oberlicht — 1 Min. — 6 Min. — (10 Min. Pause) — 4 Min. — 5 Min. 30 Sek. — (10 Min. Pause) — 2 Min. 30 Sek. — Unterlicht — nach 15 Min. noch keine Reaktion.

No 4b. 25./5. 1908. *P. jac.*, seit 3 Tagen im Aquarium.

Beginn des Versuches 3 Uhr 15 Min.

Reflexzeiten: Oberlicht — 4 Min. — 3 Min. — (6 Min. Pause) — Unterlicht — nach 15 Min. noch kein Erfolg — Oberlicht — 3 Min. — 1 Min. — 3 Min.

Dieses Verhalten spricht dafür, daß die abnormen Beleuchtungsbedingungen zur Erzeugung des Reizzustandes bei verkehrter Körperlage beitragen.

Um zu untersuchen, ob eventuell die Augen allein imstande wären, den Umkehrreflex zu vermitteln, habe ich zwei verschiedene Wege gewählt. Erstens wurde versucht, durch verschiedene Manipulationen den Statocystenapparat zu ermüden, um zu prüfen, ob dieser Umstand auf das Zustandekommen des Umkehrreflexes oder wenigstens auf die Reflexzeiten von Einfluß wäre. Und zweitens wurde der Statocystenapparat operativ ausgeschaltet, um zu sehen, ob zu den Ausfallserscheinungen das Unterbleiben des Umkehrreflexes gehöre.

Zur Ermüdung der Statocysten wurden die Tiere längere Zeit um sich selbst gedreht, oder es wurde wiederholt stark auf die Schalen geklopft.

Beides blieb ohne erheblichen Einfluß auf den Umkehrreflex. Dafür ein Beispiel:

No. 5. 6./6. 1908. *P. jac.*, mittelgroß, frisch eingeliefert.

Beginn des Versuches 2 Uhr 30 Min. Im übrigen wie oben.

Reflexzeiten: 2 Min. — 1 Min. — 5 Min. lang unter Wasser rasch herumgedreht (abwechselnd die rechte und linke Schale nach oben) — 4 Min. — 1 Min. — 5 Minuten lang in der Hand gehalten und die Tentakeln berührt — 4 Min. — 1 Min. — 5 Min. langsam herumgedreht (wie oben) — 3 Min. — 1 Min. 30 Sek. — 5 Min. lang die Tentakel mit einem Wasserstrom angeblasen — 4 Min. — (Unterbrechung, 11 Min.) — 1 Min. — 1 Min. — 5 Min. lang sehr vorsichtig herumgedreht — 2 Min. 30 Sek. — 3 Min. — 2 Min. — 5 Min. lang stark mit einem Glasstab an die Schalen geklopft — 6 Min. — 1 Min. 30 Sek.

Nach dem Drehen des Tieres bleibt also der Umkehrreflex nicht aus. Es tritt zwar eine geringe Verzögerung der Reflexzeit ein, die aber, wie der Versuch zeigt, auch auf mechanische Reizung der Tentakel durch den Wasserstrom und die berührende Hand bezogen werden kann. Starkes Klopfen an die Schalen, welches die Statolithen heftig erschüttern muß, ist ebenfalls ohne Einfluß.

In anderen Fällen wurde abwechselnd auf die linke und nach Umlegen des Tieres auf die rechte Schale geklopft, je $\frac{1}{2}$ Minute. Trotzdem trat, allerdings mit Verzögerung, der Umkehrreflex ein, während der gleichzeitig geprüfte Erschütterungsreflex (das Zufahren der Schalen bei leichtem Klopfen auf die Unterlage) selbst nach weiteren 10 Minuten noch ausblieb und sich dann erst allmählich wieder herstellte.

Man wird aus diesen Versuchen wohl schließen dürfen, daß

unter Umständen durch die Augen allein der Umkehrreflex zustande kommen kann.

Der operative Eingriff bestand in einer Durchschneidung der beiden Cerebrovisceralcommissuren dicht vor dem Visceralganglion (s. Fig. E).

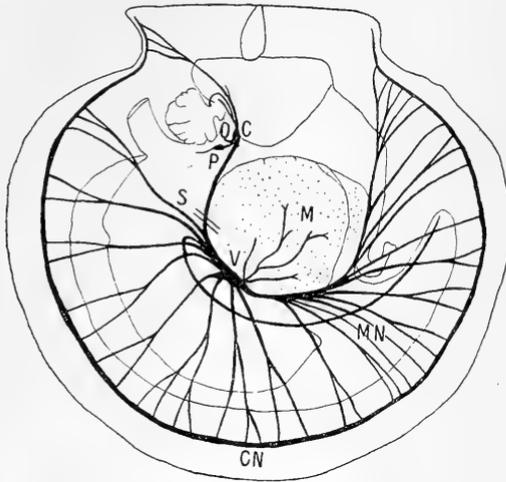


Fig. E.

Nervensystem von *Pecten*
schematisiert nach DREW.
Linke Hälfte.

C Cerebralganglion. P Pedalganglion.
V Visceralganglion. CN Circumpallialnerv.
MN Muskelnerven. O Statocyste.
M Querschnitt des Schließmuskels.
S Stelle, wo die Cerebrovisceralcommissuren
durchschnitten wurden.

Dadurch wird der Reflexbogen von den Statocysten zum Schließmuskel unterbrochen. Die ersteren bleiben nur mit dem Cerebralganglion

in Verbindung, während die Muskelnerven vom Visceralganglion ihren Ursprung nehmen. Der „Circumpallialnerv“ ist nach den Untersuchungen von DREW ein Ganglion und keine Bahn, kommt also zur Verbindung der beiden fraglichen Zentren kaum in Betracht.

Zur Operation wurden die Tiere aus dem Wasser genommen und dadurch in der oben beschriebenen Weise zu Schwimmbewegungen veranlaßt. Im Moment der Öffnung wurde ein passendes Stück Holz zwischen die Schalen geschoben und diese so geöffnet erhalten. Mit einem feinen Hakenmesserchen ließen sich sodann die Commissuren unschwer durchschneiden. Die Muscheln sind nicht sehr widerstandsfähig; meist sterben sie bald nach der Operation. In einigen Fällen blieben jedoch die Tiere nicht nur am Leben, sondern ihre volle Reflexerregbarkeit stellte sich wieder her.

Dreimal habe ich den Umkehrreflex nach der beschriebenen Operation noch erhalten gefunden. Die Protokolle seien hier mitgeteilt:

No. 6a. 11./6. 1908. *P. jac.*, mittelgroß, seit 5 Tagen im Aquarium. Umdrehreflex geprüft: gut (3maliges Klappen). Die Commissuren durchschnitten.

Das Tier reagiert kurz nach der Durchschneidung auf Annäherung der Hand und leise Berührung mit Einziehen der Tentakel und Zuklappen der Schalen. Kein Umdrehreflex. Nach etwa $\frac{1}{2}$ Stunde ist die Reflexerregbarkeit erloschen; die Schalen klaffen mehr als normal.

13./6. 1908 (am 12. nicht geprüft): Haltung normal. Erregbarkeit für Bewegungssehen und Berührung gut, anscheinend normal.

12 Uhr 2 Min. 30 Sek. umgelegt. Nach 5 Min. Reflex (3maliges normales Klappen; dann bleiben die Schalen weit offen und gehen nur langsam wieder zu). Bis 12 Uhr 20 Min. kein Reflex mehr: in die normale Lage zurückgelegt.

1 Uhr 2 Min. umgelegt. Nach 7 Min. Reflex (3maliges Klappen; zwischen dem 2. und 3. Male eine übernormal lange Pause). Bis 2 Uhr 11 Min. kein weiterer Reflex; richtig gelegt.

3 Uhr 3 Min. 30 Sek. umgelegt. Nach 7 Min. Reflex (2maliges Klappen). 3 Uhr 13 Min. auf 3 Min. richtig gelegt. Dann umgelegt. Nach 3 Min. 30 Sek. Reflex (1maliges Klappen).

3 Uhr 23 Min. auf 1 Min. richtig gelegt. Dann umgelegt. Nach 4 Min. 30 Sek. Reflex (1maliges schwaches Klappen).

(Die Tentakel werden nicht wie normal eingezogen, sondern hängen schlaff, ohne Tonus herab.)

Auf Berührung der Tentakel Einziehen derselben und Zufahren der Schalen.

14./6. 1908. Umkehrreflex normal (3mal. Klappen). Reflexzeit beim 1. Male 4 Min.

15./6. 1908. Umkehrreflex normal (3mal. Klappen). Reflexzeit wie am Tage vorher.

16./6. 1908. Tot.

No. 6b. 22./10. 1909. *P. jac.*, seit 2 Tagen im Aquarium.

11 Uhr 30 Min. Beide Commissuren durchschnitten und das Visceralganglion oral ganz abgelöst. Nach der Operation klaffen die Schalen etwas.

4 Uhr: Auf starkes Klopfen auf den Boden des Gefäßes reagiert das Tier durch Kontraktion der Tentakel verbunden mit Nachhinnenschlagen des Mantelrandes und Zusammenschlagen der Kiemen. Der Schalenmuskel bleibt unberührt. Klappern beim Herausnehmen aus dem Wasser normal.

Umgelegt reagiert es mit rudimentärem Umkehrreflex. (Langsames Öffnen der Schalen normal, aber nur einmaliges Zuklappen ohne Erfolg.) Reflexzeit etwa $\frac{1}{2}$ Min.

23./10. 1909. Im Laufe des Vormittags mehrfach umgelegt. Normaler Umkehrreflex: Langsames Aufgehen, Einziehen der Tentakel, 3maliges Klappen. Reflexzeiten: 40 Sek., 45 Sek., 45 Sek., nachmittags 80 Sek., 80 Sek. (2maliges Klappen), 2 Min. 7 Sek.

25./10. 1909. Um 12 Uhr geprüft: Reflex normal (4maliges Klappen) nach 3 Min. 20 Sek.

26./10. 1909. Um 12 Uhr 30 Min. geprüft: Reflex normal (3maliges Klappen). Auf Erschütterung des Bodens reagiert das Tier nur durch Kontraktion des Mantelrandes; auf Klopfen auf die Schale auch durch Zusammenschlagen der Kiemen.

29./10. 1909. Tot.

30./10. 1909. *P. jac.*, reagiert normal mit 2maligen Klappen. Commissuren durchschnitten.

Bis zum Abend kein Umkehrreflex.

1./11. 1909. 11 Uhr umgelegt. Nach 3 Min. 5 Sek. normaler Umkehrreflex mit Einziehen der Tentakel usw.; 2maliges Klappen. Dann weiter keine Reaktion.

Versuch abgebrochen.

DAKIN, dem ich seinerzeit von diesen Experimenten Mitteilung gemacht habe, hat über das erste derselben (No. 6a) vorläufig berichtet (l. c., p. 21) und darauf selbst entsprechende Versuche an einer anderen *Pecten*-Art angestellt, allerdings ohne Erfolg. Er beobachtete nur krampfhaftes ungeordnetes Zusammenziehen der Schalen und glaubt, ich könne etwas Ähnliches vor Augen gehabt haben. Ich bin aber der Ansicht, daß die Reaktionen, welche ich beobachtet habe, trotz geringfügiger Unregelmäßigkeiten echte Umkehrreflexe waren.

Alle Versuche zusammengenommen scheinen mir dafür zu sprechen, daß die Augen an der den Umkehrreflex auslösenden Erregung mitbeteiligt sind, daß sie sogar unter Umständen bei Ausschaltung der Statocysten allein die Funktion übernehmen können; daß aber andererseits auch die Statocysten allein zweifellos gelegentlich den vollen Effekt hervorbringen.

Wir haben hier offenbar einen jener Fälle des Vikariierens verschiedener Sinnesorgane bei ein und derselben Leistung vor uns, wie es gerade bei der Erhaltung der normalen Körperlage mehrfach vorzukommen scheint. Das Eintreten der Augen für die Leistung des Labyrinths und der sensiblen Muskelnerven in pathologischen Fällen (Tabes) beim Menschen ist bekannt. Ähnliches findet sich bei Krebsen. Abschneiden der Augen hat z. B. bei Mysiden und Palaemoniden auffällige Bewegungsstörungen beim Schwimmen (Rollens um die Längsachse) zur Folge. Andererseits stehen auch die Statocysten dieser Tiere sicher im Dienste der Gleichgewichtsregulierung, und ihre Ausschaltung führt zu ganz entsprechenden Störungen.

Ich bin weit davon entfernt zu glauben, daß mit diesen Schilderungen die Funktion der Augen unserer Tiere erschöpfend dargestellt sei, meine aber doch hinreichend Material beigebracht zu haben, um zu zeigen, wie unzutreffend die schematische Vorstellung ist, die mit Phototaxis und Unterschiedsempfindlichkeit die Leistungen der Lichtsinnesorgane der „niederen“ Tiere erschöpft zu haben glaubt.

Zusammenfassung.

Entsprechend ihrem komplizierten anatomischen Bau sind auch die physiologischen Leistungen der *Pecten*-Augen sehr vielgestaltig.

Zunächst stehen sie indirekt im Dienste der Nahrungsaufnahme. Die Nahrung der Tiere besteht vorwiegend aus Phytoplankton, welches an die beleuchtete Oberflächenzone gebunden ist. Durch die Schwimmbewegungen wird die Muschel in die oberflächlichen Schichten geführt. Außerdem vermag sie noch aktiv hellbeleuchtete Gebiete aufzusuchen, indem sie gegen eine seitliche Lichtquelle gerichtete Bewegungen ausführt. Da ein Steuern während des Schwimmens nicht vorzukommen scheint, muß die Orientierung gegen das Licht in der Ruhe erfolgen. Das geschieht durch den Drehreflex (s. Taf. 6 Fig. 2 u. 3).

Zum Schutz gegen Feinde vermitteln die Augen das Zuklappen der Schalen bei Annäherung eines bewegten Gegenstandes. Nicht die Herabsetzung der Lichtintensität, sondern die gesehene Bewegung vermittelt den Reiz. Nicht nur das Wandern eines Schattens über die Augenreihe hin, sondern auch Veränderungen des Bildes im Einzelauge werden recipiert. Lokale Adaptation im Netzhautmosaik bildet wahrscheinlich die physiologische Grundlage für den Reflex. Ein weiterer optischer Reflex besteht im Ausstrecken der Tentakel gegen einen in nächster Nähe auftauchenden Gegenstand.

In Verbindung mit Tango- und Chemoreflexen bildet er ebenfalls einen Schutz gegen Feinde, im besondern gegen Seeesterne, deren Hautsecret einen spezifischen Reiz zur Auslösung von Schwimmbewegungen setzt. Andere Reaktionen auf chemische und Berührungsreize sind Zuklappen der Schalen und der Spritzreflex.

Auch bei der Erhaltung der Körperlage durch den Umkehrreflex (s. Taf. 6 Fig. 4a—e) spielen neben den Statocysten die Augen eine Rolle. Normalerweise wirken anscheinend beide Sinnesorgane zusammen, können aber unter Umständen auch vikariierend füreinander eintreten.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 6.

Fig. 1. Defäcation. Die ovale Öffnung zwischen den Mantelrändern ist durch den Pfeil bezeichnet.

Fig. 2 u. 3. Drehreflex. Die Pfeile bezeichnen die Öffnungen, aus denen der Wasserstrahl gespritzt wird; bei Fig. 2 an der aboralen, bei Fig. 3 an der oralen Seite des Tieres. (Die Aufnahmen sind gegen das Licht gemacht; der dunkle Hintergrund wurde im letzten Moment aus technischen Gründen eingeschaltet.)

Fig. 4a—e. Umkehrreflex. (Näheres im Text.)

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Farbenanpassung des *Crenilabrus*.

Von

Karl v. Frisch,

Privatdozent und Assistent in München.

(Aus der Zoologischen Station in Neapel.)

Einleitung.

Nach GAMBLE¹⁾ nimmt *Crenilabrus melops*, ein zu den Labriden gehöriger, an der englischen Küste häufiger Fisch, in farbigem Lichte eine zur Beleuchtungsfarbe komplementäre Färbung an, er wird in rotem Lichte grün, in grünem rot. Die Unwahrscheinlichkeit eines solchen Verhaltens, das ja mit allen unseren Kenntnissen vom Farbenwechsel der Fische in krassem Widerspruch stünde, die gerade in diesem Versuche nicht sehr exakte Methodik GAMBLE's, die geringe Zahl der Versuchstiere, auf welche er seine Angabe stützt, und seine nicht ganz einheitlichen Resultate ließen mir die Sache zweifelhaft erscheinen und haben mich veranlaßt, die Versuche nachzuprüfen. Meine Resultate habe ich bereits mitgeteilt.²⁾ Es sei mir gestattet, sie kurz zu wiederholen:

1) GAMBLE, The relation between light and pigment formation in *Crenilabrus* and *Hippolyte*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 55, 1910.

2) v. FRISCH, Über farbige Anpassung bei Fischen, in: Zool. Jahrb., Vol. 32, Physiol., 1912, p. 209—214.

Die Versuche wurden an *Crenilabrus massa*, *Cr. roissali* und *Cr. ocellatus* angestellt; der von GAMBLE untersuchte *Cr. melops* kommt bei Neapel nicht vor. Die Fische wurden in rotem, grünem und weißem Lichte gehalten. Die verschiedenen Arten verhielten sich dabei verschieden. *Cr. massa* reagierte überhaupt nicht auf die Farben. *Cr. roissali* wurde nach wenigen Tagen in rotem Licht rötlich, in grünem Licht grün, und zwar durch entsprechende Änderung des Kontraktionszustandes seiner roten und gelben Pigmentzellen, die sich bei Aufenthalt im roten Licht stark expandierten, in grünem Licht stark kontrahierten und dann die blaugrüne, durch einen diffusen Farbstoff bedingte Grundfarbe des Körpers zur Geltung kommen ließen. Es hatte den Anschein, als würde in grünem Licht auch der diffuse blaugrüne Farbstoff vermehrt und die Anpassung dadurch noch verstärkt, doch war das Material zu wenig umfangreich, um Zufälligkeiten auszuschließen. Bei blinden Tieren blieben diese Reaktionen, und somit eine deutliche Anpassung an die Beleuchtungsfarbe, vollständig aus; doch schien es, als wäre der Aufenthalt der blinden Tiere im farbigen Lichte auf die Pigmentbildung nicht ohne Einfluß geblieben, als wären doch Andeutungen einer Farbanpassung auch bei den blinden Tieren, durch Änderung der Pigmentmenge, zu bemerken; es waren nach 1—2 Wochen 2 von den 5 im roten Licht gehaltenen Tieren etwas mehr rötlich, 2 von den 5 im grünen Licht gehaltenen Tieren etwas mehr grünlich als die entsprechenden Kontrolltiere, und die Untersuchung ergab, daß diese Unterschiede auf Differenzen in der Menge der roten Pigmentzellen zurückzuführen waren. Ob es sich hier wirklich um einen Einfluß des farbigen Lichtes handelte oder aber um zufällige Differenzen in der Pigmentierung, die erst längere Zeit nach der Blendung deutlich zum Vorschein kamen, mußte in Anbetracht der geringen Zahl der Versuchstiere unentschieden bleiben. *Cr. ocellatus* ließ, wenn er geblendet war, keine Spur von einem Einfluß des farbigen Lichtes erkennen. Die sehenden Tiere hatten meist (4 von 5 Individuen) nach 2 Wochen in grünem Licht einen rötlichen Ton angenommen, während in rotem Licht nur ein Tier rötlich wurde, die anderen grünlich blieben. Da von den Grüntieren eines entgegengesetzt reagierte wie die 4 anderen, nämlich lebhaft grün wurde, und da bei den 4 anderen die rötliche Farbe nicht in gleicher Weise hervorgebracht war, nämlich bei den einen durch Expansion der Pigmentzellen, bei den anderen durch eine größere Menge roter und gelber Pigmentzellen (ohne Differenzen

in der Expansion im Vergleich zum Rot- und Kontrolltier), konnte ich diesem Resultat keine große Bedeutung zuschreiben.

Es war somit wenigstens für eine *Crenilabrus*-Art erwiesen, daß bei ihr, wie bei anderen Fischen, die Pigmentzellen von den Augen aus im Sinne einer Anpassung an die Farbe der Umgebung beeinflußt werden. Zweifelhaft blieb:

1. wie die merkwürdige Reaktion des *Cr. ocellatus* aufzufassen ist, 2. ob die Anpassung des *Cr. roissali* an grünes Licht nur durch Kontraktion der roten und gelben Pigmentzellen oder auch durch eine Vermehrung des diffusen blaugrünen Farbstoffes hervorgerufen wird, 3. ob bei blinden Individuen von *Cr. roissali* farbiges Licht binnen einigen Wochen einen merklichen Einfluß auf die Pigmentbildung, im Sinne einer Anpassung an die Beleuchtungsfarbe, ausübt. Als ich auf diese Fragen aufmerksam wurde, reichte die Zeit nicht mehr aus, um sie an einem größeren Material zu entscheiden. Doch konnte ich wider Erwarten schon heuer bei einem neuerlichen Aufenthalt in Neapel die Versuche fortsetzen und die Lücken ausfüllen.

Die Versuchsanordnung war im wesentlichen die gleiche wie das erstemal, doch kam außer rotem und grünem auch gelbes und blaues Licht zur Anwendung. Es wurden in einem sehr hellen, nach Norden gelegenen Raume 8 Doppelwannen, wie sie l. c., p. 199 beschrieben und abgebildet sind, aufgestellt und bei je zweien der Zwischenraum zwischen den beiden Wannan mit roter, gelber, grüner und blauer Farblösung¹⁾ ausgefüllt. Die eine Serie war zur Aufnahme normaler Tiere, die andere für geblendete Tiere bestimmt. In den inneren Wannan zirkulierte Meerwasser. Der Einfachheit halber wurden diesmal die Kontrolltiere nicht in Doppelwannen, bei denen der Zwischenraum mit Wasser angefüllt war, sondern in einfachen Wannan (auf grauem Grunde) gehalten. Statt

1) Die rote Lösung (Lithiumkarmin) absorbierte von 580 $\mu\mu$ an alles Licht.

Die gelbe Lösung (Kaliumbichromat + Essigs. gekocht mit Kupferacetat) absorbierte von 520 $\mu\mu$ an alles Licht.

Die grüne Lösung (gesättigte Kupferacetatlösung + Essigs. mit wenig Kaliumbichromat versetzt) ließ nur den Bezirk 575 -- 500 $\mu\mu$ durch.

Die blaue Lösung (Kupferacetat + Essigs. + Methylgrün + Gentianaviolett) ließ den Bezirk 485 -- 455 $\mu\mu$ (und sehr lichtschwach den Bezirk 510 -- 485 $\mu\mu$) durch.

der lichtdicht anschließenden Deckel mit übergreifenden Rändern verwendete ich diesmal einfache, nicht übergreifende Deckel aus Pappe, so daß unter dem Deckel ein klein wenig weißes Licht eindringen (aber nicht direkt in das Fischauge gelangen) konnte. Es war dies eine Erleichterung und eine Änderung der Resultate war davon nicht zu erwarten.

Natürlich wurden immer je 5 Tiere ausgewählt, die einander in der Färbung völlig glichen — bei der großen Variabilität des *Crenilabrus* eine ziemlich zeitraubende Sache —, und diese blieben, bevor sie in die Behälter eingesetzt wurden, zunächst einige Tage unter Beobachtung; traten Färbungsdifferenzen auf, so wurden die abweichenden Tiere ausgeschieden und durch andere ersetzt oder die Differenzen genau notiert. Dann wurden diese Gruppen von je 5 Tieren auf die 5 Versuchsaquarien (4 Farbaquarien + 1 Kontrollaquarium) verteilt. Um die zusammengehörigen Gruppen kenntlich zu machen, wurden die Fische, wo eine bloße Beschreibung nicht ausreichte, durch Abschneiden bestimmter Flossenstückchen gezeichnet. Die abgeschnittenen Flossenstückchen wurden konserviert und konnten, in Glycerin aufbewahrt, nach Abschluß des Versuches mit der übrigen Flosse auf ihre Pigmentierung hin direkt verglichen werden. Die Tiere blieben mehrere Wochen in den Versuchsaquarien, wobei sie von Zeit zu Zeit für $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde den Behältern entnommen und untereinander verglichen wurden. Schließlich wurden sie gruppenweise fixiert, und zwar so, daß sie sofort, d. h. 1—2 Sekunden nach der Entnahme aus dem Farbaquarium, mit kochendem Wasser übergossen wurden. Sie blieben $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Minute in heißem Wasser und wurden dann in kaltes Wasser übertragen, worauf ihre Haut sogleich im Glycerin untersucht wurde.

1. *Crenilabrus ocellatus*.

Es war zu entscheiden, ob die Andeutungen von „Komplementärfärbung“, die bei diesen Tieren im vorigen Jahre zu bemerken waren, regelmäßig eintreten oder ob die Resultate durch zufällige Färbungsdifferenzen bedingt waren.

Ich wählte für diesen Versuch 7 Gruppen von je 5 Tieren aus, wobei ich, nach den vorjährigen Erfahrungen, besonders sorgfältig darauf achtete, daß jede Gruppe nur aus Tieren bestand, die einander, soweit es sich beurteilen ließ, genau glichen. Von einer Gruppe starb das Gelb- und das Blautier, von einer anderen das Kontrolltier kurz

vor Abschluß des Versuches. Die übrigen blieben ca. 3 Wochen (18—24 Tage) in den Farbaquarien und wurden dann fixiert.

Schon wenige Tage nach Beginn des Versuches war zu bemerken, daß die Rot-, Gelb- und Grüntiere im Vergleich mit den Blau- und Kontrolltieren einen rötlich-gelben Ton angenommen hatten. Dieser Zustand blieb bis zum Abschluß des Versuches erhalten. Manchmal schienen mir die Rottiere etwas stärker rötlich als die Grüntiere, manchmal die Grüntiere stärker rötlich als die Rottiere, meist die Gelbtiere etwas weniger stark rötlich als die Rot- und Grüntiere, aber immer bestand, im Gegensatze zu diesen geringen Differenzen, zwischen diesen 3 Abteilungen einerseits und den Blau- und Kontrolltieren andererseits ein sehr auffallender Unterschied, da die letzteren ihre ursprüngliche, grünliche Färbung beibehielten. Zirka 2 Wochen nach Beginn des Versuches stellte sich auch noch zwischen Blau- und Kontrolltieren ein deutlicher Unterschied ein, indem die Blautiere im Vergleich mit den grünlichen Kontrolltieren einen bläulichen Ton annahmen.

Die mikroskopische Untersuchung der fixierten Tiere ergab Folgendes:

Kontrolltiere (6 Individuen, eines war gestorben): die roten und gelben Pigmentzellen sind bei allen in einem mittleren Expansionszustand.

Blautiere (6, eines war gestorben): die Zellen sind bei allen stark bis maximal kontrahiert (nur bei einem Tier an einzelnen Körperstellen expandiert).

Rottiere (7): die Zellen sind bei einem Tier mittel expandiert, bei 6 Tieren stark bis sehr stark expandiert.

Gelbtiere (6, eines war gestorben): die Zellen sind bei 1 Tier stark kontrahiert, bei 1 mittel expandiert, bei 2 stellenweise stark expandiert, stellenweise ziemlich stark kontrahiert, bei 2 am ganzen Körper stark expandiert.

Grüntiere (7): die Zellen sind bei 1 Tier sehr stark, bei 1 anderen ziemlich stark kontrahiert, bei 1 mittel expandiert, bei den 4 übrigen stark expandiert.

Crenilabrus ocellatus reagiert also im allgemeinen auf rotes, gelbes und grünes Licht in gleichem Sinne, durch Expansion seiner roten und gelben Pigmentzellen, doch tritt die Reaktion nicht regelmäßig ein. In blauem Licht erfolgt eine deutliche Anpassung, indem der Fisch seine Pigmentzellen stark kontrahiert.

Ich habe noch hinzuzufügen, daß in der Hälfte der Fälle (3 von 6) die Anpassung noch dadurch gefördert war, daß der diffuse blaugrüne Farbstoff, der die Haut und den ganzen Körper des *Crenilabrus* durchsetzt, im blauen Lichte vermehrt worden war. Es war dies deutlich zu erkennen, wenn man den Fischen die Haut abzog und die Farbe des Fleisches verglich. Es erschien dann das Fleisch des Blautieres mehr bläulich oder sogar stark blaugrün, im Vergleich mit dem blaßbläulichen Fleisch der übrigen Tiere. Bei einem Fisch war die Zunahme des blauen Farbstoffes schon im Leben unzweifelhaft zu erkennen, da er an den Wurzeln der ventralen Flossen viel lebhafter blau war als die anderen Fische, während zu Beginn des Versuches kein solcher Unterschied bestanden hatte.

Von einem Gesetz der „Komplementärfärbung“ kann also, wie man sieht, auch bei *Cr. ocellatus* nicht die Rede sein. Vielmehr zeigt auch er die Tendenz, seine Färbung der Beleuchtungsfarbe anzupassen, nur ist die Anpassung weit weniger vollkommen als bei *Cr. roissali*. Dies mag mit Unterschieden in den Lebensgewohnheiten zusammenhängen. Es ist mir oft aufgefallen, daß in einem großen Bassin, das viele Crenilabren beherbergte, *Cr. ocellatus* rastlos im Schwarm umherzuziehen pflegte, während *Cr. roissali* sich gern in die Ecken drückte und sich überhaupt vorwiegend am Boden aufhielt. Nur bei Nacht lagen alle Fische still am Boden oder an den Wänden. Wenn auch im Freien die eine Art im Schwarm umherzieht, die andere sich zwischen den Pflanzen des Bodens hält, dann ist es verständlich, daß bei der letzteren die Farbanpassung vollkommener ist. Ich finde eine Stütze für diese Auffassung in den folgenden Angaben über das Freileben der beiden fraglichen *Crenilabrus*-Arten, die ich der Arbeit von GOURRET¹⁾ entnehme: über *Crenilabrus roissali* var. *quinquemaculatus* (es ist dies die Varietät, die ich zu den Versuchen vorwiegend benützte): „A Marseille, la variété *quinquemaculatus* est assez commune dans la belle saison au milieu des algues littorales et autour des roches de la côte“; über *Crenilabrus ocellatus*: „A Marseille, cette espèce est assez repandue. Elle fréquente aussi bien les prairies littorales que les prairies profondes de zostères; on la trouve aussi dans les fonds de sable côtiers.“ Also: die Form, die sich nur mangelhaft anpaßt, lebt im Küstensand oder in den Zostera-Wiesen, wo von einem Sich-

1) GOURRET, Famille des Labroides, in: Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, Zool., Vol. 4, Fasc. 3, 1893.

anschniegen an das dünne Seegras wohl kaum die Rede sein kann; vielmehr werden die Fische wohl dort, wie im Aquarium, stetig umherschwimmen. Die andere Form, die sich gut anpaßt, lebt an der Küste inmitten der Algen; und wenn man gesehen hat, wie dieser Fisch im Bassin sich in die Ecken schmiegt, kann man sich gut vorstellen, wie er sich im Freien in die Falten der grünen und roten Algen drückt und daselbst durch die große Vollkommenheit seiner Farbanpassung trefflich geschützt ist.

2. *Crenilabrus roissali*.

(Sehende Tiere.)

Es war zu entscheiden, ob die Anpassung an farbiges Licht lediglich durch Änderungen im Kontraktionszustande bewirkt zu werden pflegt oder ob auch Änderungen in der Menge des diffusen blaugrünen Farbstoffes regelmäßig mitspielen. Ferner benutzte ich gern die Gelegenheit, die Reaktion dieses Fisches auf gelbes und blaues Licht zu prüfen, das im Vorjahre nicht angewendet worden war.

Ich wählte 5 Gruppen zu dem Versuch, 4 von je 5 Tieren und 1 von 3 Tieren (diese für Gelb, Grün und Blau). Sämtliche Tiere gehörten der *var. quinque maculatus* an. Es starb während des Versuches keines der Tiere. 3 Gruppen wurden 12 Tage nach Beginn des Versuches, 1 nach 18, 1 nach 19 Tagen fixiert.

Makroskopisch war nach wenigen Tagen bei allen Gruppen, jedoch mit verschiedener Deutlichkeit, eine Anpassung an die Beleuchtungsfarbe zu erkennen. Am undeutlichsten bei den Gelbtieren, doch waren auch diese in drei Fällen deutlich gelbgrün im Vergleich mit den Grün- und Blautieren; in den beiden anderen Fällen glich das Gelbtier in seiner Färbung genau dem Grüntier, doch finde ich bei diesen beiden Fällen im Protokoll die Bemerkung, daß vor Beginn des Versuches das für Gelb bestimmte Tier einen mehr grünen Farbton hatte, als das mehr rötliche für Grün bestimmte Tier. Zwischen allen Grün- und Blautieren bestand ein auffallender Unterschied, indem die letzteren einen stark bläulichen Grundton annahmen, während der Farbton der Grüntiere sich mehr einem reinen Grün näherte.

Die mikroskopische Untersuchung der fixierten Tiere führte zu folgendem Resultat:

Kontrolltiere (4 Individuen). Die roten und gelben Pigmentzellen sind bei 3 Tieren mittel, bei einem ziemlich stark expandiert.

Blautiere (5). Die Zellen sind bei allen stark bis maximal kontrahiert.

Rottiere (4). Die Zellen sind bei allen sehr stark bis maximal expandiert.

Gelbtiere (5). Die Zellen sind bei 2 Tieren ziemlich stark kontrahiert, bei zweien mittel expandiert, bei einem sehr stark expandiert.

Grüntiere (5). Die Zellen sind bei 4 Tieren ziemlich stark, bei einem maximal kontrahiert.

Bei 2 Grüntieren und bei sämtlichen Blautieren war der diffuse blaugrüne Farbstoff stark vermehrt, was nach Entfernung der Haut an der Färbung des Fleisches deutlich zu erkennen war. Dagegen war nur bei einem der 5 Gelbtiere und bei einem der 4 Rottiere das Fleisch stärker blau als bei den Kontrolltieren. Im Vorjahre waren beim Abschluß der Versuche bei keinem der 3 Rottiere, jedoch bei zweien der 3 Grüntiere die Gewebe auffallend reich an dem blaugrünen Farbstoff gewesen. Man muß also wohl annehmen, daß bei *Cr. roissali* in blauem Licht regelmäßig, in grünem Licht oft der blaugrüne Farbstoff in den Geweben vermehrt wird. Worauf ist dies zurückzuführen? Ist es eine direkte Wirkung des farbigen Lichtes? Weder im Vorjahre noch heuer war, wie ich gleich vorwegnehmen will, bei einem der blinden Tiere auch nur eine Spur einer Vermehrung des fraglichen Farbstoffes im blauen oder grünen Lichte zu bemerken. Das Funktionieren der Augen ist also *conditio sine qua non*. Es bestehen nun, soviel ich sehe, zwei Möglichkeiten: entweder die Wahrnehmung des Blau resp. Grün bewirkt direkt (durch Vermittlung des Nervensystems) eine Zunahme des blaugrünen Farbstoffes; oder diese Zunahme ist eine Folge der andauernden Kontraktion der roten und gelben Pigmentzellen¹⁾, also indirekt durch die Gesichtswahrnehmungen ausgelöst. Beides wäre in gleichem Maße zweckmäßig, d. h. förderlich für eine gute Farbanpassung. Welche Möglichkeit verwirklicht ist, kann ich nicht entscheiden.

Es wird wohl kein Zufall sein, daß die Farbanpassung des

1) KEEBLE u. GAMBLE [The colour-physiology of higher Crustacea, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London (B.), Vol. 196, 1904] geben an, daß bei gewissen Krebsen die Kontraktion des roten und gelben Pigments den Austritt eines diffusen blauen Farbstoffes aus den Chromatophoren zur Folge hat.

Crenilabrus roissali gerade bei Anwendung von roten, blauen und grünen Farben besonders schön ist. Ich habe oben schon erwähnt, daß dieser Fisch sich fast nur am Boden aufhält, im Freien inmitten von Algen. Seine Rot- und Grünanpassung wird mit dem Dominieren der roten und grünen Farben bei den Meeresalgen, seine Blauanpassung vielleicht mit dem wechselnden Aufenthalt in verschiedener Meerestiefe zusammenhängen.

Ich habe die Versuche am *Crenilabrus* lediglich aus Interesse an seiner Farbenanpassung unternommen und nicht, um an ihm die Frage nach dem Fehlen oder Vorhandensein von Farbensinn zu entscheiden. Doch schienen mir die im Vorjahre erhaltenen Resultate schwer verständlich, wenn die Fische farbenblind wären; denn es ist nicht einzusehen, wie sie die Farben an ihrem relativen Helligkeitswerte erkennen sollen, wenn ihnen die Möglichkeit genommen ist, diese Farben mit anderen Farben oder weißem Lichte in ihrer Helligkeit zu vergleichen (die Fische waren vollständig im monochromatischen Lichte gehalten). Ich habe deshalb in einem Vortrag¹⁾ diese Versuchsergebnisse kurz als Stütze für die Annahme eines Farbensinnes der Fische angeführt. Nun hat HESS²⁾ eingewendet, daß gewisse Krebse sich (nach DOFLEIN) bei längerem Aufenthalte im Dunklen rot färben. „. . . Diese Erfahrungen an Krebsen mussten also nahe legen, zu prüfen, ob nicht auch bei jenen Fischen schon Lichtstärkenverminderung allein auf ihre Färbung von entsprechendem Einflusse sein kann. Denn auch für sämtliche bisher von mir untersuchten Fischarten hat rotes Licht, ebenso wie für den total farbenblinden Menschen, nur relativ geringen Helligkeitswert, und der Aufenthalt in monochromatischem roten Licht wird daher auch hier im wesentlichen ähnlich wirken können, wie entsprechende Lichtstärkenverminderung eines farblosen Reizlichtes bzw. wie völlige Verdunklung.“ Ich habe schon an anderem Orte³⁾ auseinandergesetzt, welche Summe von Zufälligkeiten erforderlich wäre, um bei dieser Auffassung die Farbenanpassung des *Crenilabrus* zu erklären.

1) v. FRISCH, Über den Farbensinn der Fische, in: Verh. deutsch. Zool. Ges., 1911.

2) C. HESS, Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen von Farbensinn bei Fischen, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Physiol. 1912, p. 632.

3) v. FRISCH, Sind die Fische farbenblind?; s. diesen Band, p. 108.

Bei meinem diesjährigen Versuche habe ich nun absichtlich die blaue Farblösung sehr konzentriert, sehr lichtschwach angewendet. Sie erschien meinen helladaptierten Augen wesentlich dunkler als die anderen Farblösungen. Als ich Proben der Farblösungen mit dunkel adaptierten Augen bei herabgesetzter Lichtstärke betrachtete, so daß sie mir farblos erschienen, war für mein Auge das Rot etwas dunkler als das Blau, diese beiden Lösungen aber tief dunkel im Vergleich mit dem Grün und Gelb. Zwischen den Helligkeiten der grünen und gelben Lösung konnte ich keinen Unterschied finden. Ein anderer, unbefangener Beobachter gab das gleiche Urteil ab. Wenn man nun die Fische für farbenblind hält und ihnen einen Helligkeitssinn zuschreibt, der mit dem des farbenblinden Menschen annähernd übereinstimmt¹⁾, muß man annehmen, daß in meinem Versuche den Fischen (*Crenilabrus roissali*) die Farben lediglich als Helligkeitsabstufungen erschienen, und zwar in folgender Reihe: 1. Gelb und Grün (am hellsten), 2. Blau, 3. Rot; man muß also annehmen, daß zufällig — denn das Gelb war gleich hell wie das Grün — die Mehrzahl der Gelbtiere ihre roten und gelben Pigmentzellen stärker expandiert hatte als die Grüntiere, man muß ferner annehmen, daß diese Fische auf eine starke Herabsetzung der Lichtstärke mit maximaler Kontraktion der roten und gelben Pigmentzellen und Vermehrung des diffusen blaugrünen Farbstoffes reagieren (Blautiere) und daß sie, wenn die Lichtstärke noch etwas mehr herabgesetzt wird, gerade entgegengesetzt reagieren, die roten und gelben Pigmentzellen maximal expandieren und ihren blaugrünen Farbstoff nicht vermehren (Rottiere), wobei durch jede dieser Reaktionen eine Anpassung an die Beleuchtungsfarbe erreicht wird. Wie diese zweckmäßigen Reaktionen auf die von mir gerade angewendeten Helligkeiten in der Natur erworben sein sollten, wäre mir rätselhaft. Dagegen ist alles sehr leicht verständlich, wenn der *Crenilabrus* nicht farbenblind ist. Da ich für einen anderen Fisch (Pfrille, *Phoxinus laevis*) das Vorhandensein von Farbensinn nachgewiesen habe²⁾, kann man, wie mir scheint, auch dem *Crenilabrus* einen Farbensinn zuerkennen, da erst dann die oben beschriebenen Resultate verständlich werden.

1) Vgl. z. B. C. HESS, Experimentelle Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 142, 1911, p. 426.

2) Ueber farbige Anpassung bei Fischen, I. c., und: Sind die Fische farbenblind? I. c.

3. *Crenilabrus roissali*.

(Blinde Tiere.)

Es war zu entscheiden, ob die Andeutungen einer Farbanpassung, welche im vorjährigen Versuche bei einigen der blinden Rot- und Grüntiere aufzutreten schienen, auf zufällige Differenzen in der Pigmentierung zurückzuführen waren, die vielleicht von vornherein bestanden hatten, oder ob die Pigmentbildung tatsächlich durch das farbige Licht im Sinne einer Anpassung beeinflusst wurde.

Es besteht hier die Gefahr, daß man zu dem Versuch Tiere auswählt, die einander in ihrer Färbung zwar scheinbar gleichen, tatsächlich aber Verschiedenheiten in ihrer Pigmentierung aufweisen, die durch den regulierenden Einfluß der Gesichtswahrnehmungen unterdrückt waren und erst einige Zeit nach der Blendung zur Geltung kommen und dann das Resultat trüben. Da die Zeit, die mir zur Verfügung stand, beschränkt war, konnte ich die Fische nach der Blendung nicht erst lange Zeit beobachten, sondern mußte sie schon 1—2 Tage, nachdem ich ihnen die Augen exstirpiert hatte, in die Farbaquarien einsetzen. Ich suchte nun der genannten Gefahr dadurch zu begegnen, daß ich besonders sorgfältig gleichgefärbte Individuen zum Versuch auswählte, und dadurch, daß ich den Fischen vor dem Einsetzen in die Versuchsaquarien Flossenstückchen abschnitt, die konserviert wurden und nach Abschluß des Versuches mit den nicht abgetrennten Flossenstücken verglichen wurden.

Bei Anwendung dieser Vorsichtsmaßregeln war nun nicht die geringste Spur einer Farbanpassung der blinden Tiere zu bemerken.

Ich verwendete zu diesem Versuch 5 Gruppen von je 5 Tieren. Leider starb eine beträchtliche Zahl nach wenigen Tagen an den Folgen der Augenexstirpation (wie es schien an einer Infektion der Wunden, die ich nicht vermeiden konnte), und zwar von einer Gruppe 4 Tiere (diese Gruppe scheidet daher aus), von den 4 anderen Gruppen je 2 Tiere. Die übrigen Tiere erholten sich gut von der Operation und gingen ans Futter. Die am Leben geblieben waren:

von Gruppe I: Kontroll-, Rot-, Grüntier;

von Gruppe II: Gelb-, Grün-, Blautier;

von Gruppe III: Rot-, Grün-, Blautier;

von Gruppe IV: Kontroll-, Rot-, Blautier;

insgesamt also 2 Kontroll-, 3 Rot-, 3 Grün-, 3 Blautiere und 1 Gelbtier. Gruppe IV war *Crenilabrus roissali*, Gruppe I—III *Cr. roissali* var. *quinquemaculatus*. Die Fische wurden 3—4 Wochen in den Ver-

suchsaquarien gelassen (21, 22, 26 und 27 Tage) und dann nach gewohnter Weise fixiert. (Die scheinbare Anpassung war im Vorjahre schon nach 1—2 Wochen aufgetreten.) Während der Dauer des Versuches wurden die Fische mehrmals aus den Farbaquarien genommen und untereinander genau verglichen. Bei Gruppe II und III blieben die Fische untereinander völlig gleichgefärbt. Bei Gruppe I war nach einiger Zeit das Rottier mehr blaugrün gefärbt als die beiden anderen: die Untersuchung nach Abschluß des Versuches zeigte, daß dies auf eine Vermehrung des blaugrünen Farbstoffes zurückzuführen war. Bei Gruppe IV färbte sich das Blautier etwas lebhafter rot als die beiden anderen Tiere. Die spätere Untersuchung zeigte, daß bei diesem Tiere das Pigment der roten Pigmentzellen lebhafter gefärbt war als bei den Vergleichstieren. Im übrigen ging aus der Untersuchung der fixierten Tiere hervor, daß weder im Expansionszustande der Pigmentzellen Unterschiede bestanden, die mit der Beleuchtungsfarbe in Zusammenhang zu bringen waren, noch die Menge des blaugrünen Farbstoffes durch die Farben beeinflußt worden war (es war nur in einer Gruppe das Fleisch des Rottieres etwas mehr blaugrün, in einer anderen Gruppe das Fleisch des Blautieres etwas mehr weißlich als bei den Vergleichstieren), noch auch der Farbton oder die Menge des roten oder gelben Pigments eine Änderung erlitten hatte; in einer Gruppe bestanden zwar beträchtliche Unterschiede in der Intensität der Pigmentfarben zwischen den Individuen, doch lehrte der Vergleich mit den zu Beginn des Versuches abgeschnittenen Flossenstückchen, daß diese Differenzen schon vorher bestanden hatten.

Man sieht also: es traten auch diesmal wieder, wie im Vorjahre, zwischen den Individuen der einzelnen Gruppen Farbdifferenzen auf, aber diese standen mit der Beleuchtungsfarbe in keiner Beziehung. Ich schließe daraus, daß die Übereinstimmung der Farbabweichung mit der Beleuchtungsfarbe, welche im Vorjahre in einzelnen Fällen auftrat, eine zufällige war.

Neuerdings hat SEČEROV¹⁾ angegeben, daß sich Bartgrundeln (*Nemachilus barbatula*) auch in geblendetem Zustande an den Untergrund anpassen. Auf orangefarbenem Grunde gehaltene blinde Tiere sollen im Gegensatz zu solchen, die auf weißem Grunde gehalten

1) SEČEROV, Weitere Farbwechsel- und Hauttransplantationsversuche an der Bartgrundel, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 33, 1912, p. 717—719.

waren, einen orangefarbenen Ton angenommen haben. Bei einer Wiederholung des Versuches erhielt SEČEROV dieses Resultat nicht mehr. Statt daß er sich dies zur Warnung dienen läßt und den Versuch nochmals an einem größeren Material wiederholt, zieht er den kühnen Schluß, daß die Farbanpassung der Fische, denen die Augen entfernt worden waren, „durch die Vermittlung des Nervus opticus“ erfolgt! Der negative Ausgang des zweiten Versuches wird nämlich auf den Umstand zurückgeführt, daß in diesem Falle zwischen Operation und Beginn des Versuches längere Zeit vergangen war und der Opticusstumpf inzwischen von Haut überwachsen worden war! Ich habe an meinen geblendeten Bartgrundeln keine Anpassung an den Untergrund feststellen können¹⁾, obwohl ich sie, wie hier ausdrücklich bemerkt sei, gleich (1 Tag) nach der Augenexstirpation auf die farbigen Unterlagen versetzte.

Da man immer noch gelegentlich Zweifel darüber äußern hört, ob denn die Anpassung an den Untergrund bei Fischen wirklich durch die Augen vermittelt wird und ob nicht das Ausbleiben der Reaktion nach Exstirpation der Augen nur eine Folge der durch die Operation bedingten Schädigung des Organismus sei, möchte ich kurz auf folgendes hinweisen:

1. Die geblendeten Fische passen sich nicht mehr an den Untergrund an, sie reagieren aber sehr wohl noch auf andere für den Farbwechsel bedeutsame Reize, nämlich auf jene, die nicht durch die Augen vermittelt werden, und zwar mit der gleichen Exaktheit, mit der der sehende Fisch auf die Farbe des Untergrundes reagiert; es ist dabei gleichgültig, ob es sich um Reize handelt, die auf die Zentralorgane wirken, oder um peripher angreifende Reize. Die Reaktion der Färbung unserer Pfrille auf Belichtung und Verdunklung ihres Parietalorgans²⁾ tritt bei geblendeten Tieren so rasch, zuverlässig und deutlich ein, wie man es sich nur wünschen kann, und die Reaktion der Pigmentzellen des *Cenilabrus* auf lokale Belichtung³⁾ ist am frisch geblendeten Tier ebenso deutlich wie am normalen, sehenden Tier: der Farbwechsel ist also durch die Blendung nicht beeinträchtigt.

2. Die Bedeutung des Sehorgans für die Anpassung

1) Ueber farbige Anpassung bei Fischen, l. c., p. 204—209.

2) v. FRISCH, Beiträge z. Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 138, 1911, p. 368 ff.

3) Ueber farbige Anpassung bei Fischen, l. c. p. 182—185.

an die Helligkeit des Untergrundes läßt sich durch partielles und totales Verkleben der Augen mit aller Schärfe auch ohne Verletzung des Tieres dartun.¹⁾

Ich glaube, diese Argumente genügen. Sie ließen sich leicht vermehren.

Zusammenfassung.

Die hier mitgeteilten Versuche sind als Fortsetzung einer früheren Arbeit angestellt, um gewisse Fragen zu beantworten, die damals unentschieden bleiben mußten, weil das Material zu klein war.

1. Die scheinbare „Komplementärfärbung“ des *Crenilabrus ocellatus* in farbigem Licht hat sich nicht bestätigt. Vielmehr hat auch diese Species die Tendenz, sich in ihrer Färbung der Beleuchtungsfarbe anzupassen, doch ist die Anpassung weniger vollkommen als bei *Cr. roissali*, was wahrscheinlich mit Verschiedenheiten in den Lebensgewohnheiten zusammenhängt.

2. *Crenilabrus roissali* paßt sich in seiner Färbung nicht nur an rotes und grünes, sondern auch an gelbes und blaues Licht an. Die Anpassung an grünes und blaues Licht ist nicht allein durch Kontraktion der Pigmentzellen, sondern auch durch Vermehrung des diffusen, durch den ganzen Körper verbreiteten blaugrünen Farbstoffes hervorgebracht; ob diese Vermehrung direkt durch das Nervensystem bewirkt oder eine Folge der Kontraktion der Pigmentzellen ist, bleibt unentschieden. — Die Farbenanpassung der *Crenilabrus* ist ohne die Annahme eines Farbensinnes dieser Fische nicht verständlich.

3. Bei geblendeten Tieren bleibt jede Spur einer Farbenanpassung aus. Dies ist nicht eine Folge der durch die Blendung bedingten Schädigung, sondern die Farbenanpassung ist eine Funktion der Augen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. DOHRN und den übrigen Herren der Zoologischen Station in Neapel für die lebenswürdige Aufnahme und die Bereitwilligkeit, mit der sie mir reichliches Material und den nötigen Raum zur Verfügung stellten, meinen herzlichen Dank auszusprechen.

1) Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut, l. c., p. 359 ff.

Neue Veröffentlichungen.

Die steinzeitliche Technik und ihre Beziehungen zur Gegenwart.

Ein Beitrag zur Geschichte der Arbeit von Dr. Ludwig Pfeiffer, Geh. Med.-Rat in Weimar. Mit 29 Originalabbildungen im Text. (340 Seiten. 4^o.) (Festschrift zur 43. allgemeinen Versammlung der deutschen anthropologischen Gesellschaft. Weimar, 4.—8. August 1912. Heft I.) 1912. Preis. 15 Mark.

Inhalt: 1. Zur Geschichte der Technik in der Steinzeit. — 2. Die osteologischen Unterlagen der Steintechnik. — 3. Von den Werkzeugen. — 4. Die steinzeitliche Knochenverarbeitung. — 5. Die steinzeitliche Holzverarbeitung. — 6. Das Zerlegen der Jagdtiere in der Steinzeit. — 7. Das Erlöschen der Steinzeit.

Nachdem die Forschung der letzten 10 Jahre für Europa eine gewisse Klarheit in die Chronologie der Steinzeiten gebracht hat und da außerhalb der paläontologischen Forschung tagtäglich durch neue Funde Bereicherung erfahren, so ist es an der Zeit, statt der Beobachtung der ausgegrabenen Prunkstücke mehr der primitiven Alltagsgeräth zu betrachten, um daran die Geheimnisse der vorzeitlichen Technik zu ergründen. Dies tut der Verfasser hier an der Hand sorgfältiger technischer Studien, und insofern bietet sein Werk eine Fülle des Interessanten für Ethnologen, Archäologen, Künstler und Techniker.

Das Aussterben diluvialer Säugetiere und die Jagd des diluvialen Menschen.

Von Dr. W. Soergel. Mit 3 Tafeln. (81 Seiten. 4^o.) (Festschrift zur 43. allgemeinen Versammlung der deutschen anthropologischen Gesellschaft. Weimar, 4.—8. August 1912. Heft II.) 1912. Preis. 5 Mark.

Inhalt: Vorrede. Pflanzenfresser: Elefanten, Rhinocerotidae, Equidae, Bovinae, Cervidae. — Fleischfresser: Felida, Uridae, Hyaenidae, Canidae. Zusammenfassung. — Die Jagd des diluvialen Menschen. Literaturverzeichnis.

Der Verfasser erörtert hier an eigenen Untersuchungen der Funde von Süßenborn, Taubach, Mosbach, Mauer und der Lindentaler Hyänenhöhle die Hypothese Steinmanns, ob es ein Aussterben von Tieren überhaupt in dem bisher angenommenen Maße gebe oder ob nicht vielmehr nur der Mensch als Jäger an der Ausrottung der Tiere der Vorzeit schuld sei. Von der Jagdmethode zieht er die Schlüsse auf die Funde, von den Funden Schlüsse auf die Jagd des Menschen und damit kommt er auf interessante Ergebnisse. Die Arbeit beschränkt sich im allgemeinen auf die diluvialen Säugetiere Europas, jedoch werden Arten anderer Kontinente, wo es zum Vergleich erforderlich erscheint, erwähnt. Manches wichtige Ergebnis für die Lösung dieses interessanten Problems ist hier niedergelegt und macht das Werk für Anthropologen, für Ethnologen und Kulturhistoriker, für Jäger, Naturfreunde und schließlich auch überhaupt für jeden Gebildeten wertvoll.

Der Dörflinger Hügel bei Kabbsrieth

Großherzogtum Sachsen.
Eine thüringische Nekropole

aus dem Unstruttale, von der Steinzeit bis zur Einführung des Christentums benutzt. Von Armin Möller, Kustos des städtischen Museums in Weimar. Mit 4 Tafeln und 8 Textabbildungen. (76 Seiten. 4^o.) (Festschrift zur 43. allgemeinen Versammlung der deutschen anthropologischen Gesellschaft. Weimar, 4.—8. August 1912. Heft III.) 1912. Preis. 6 Mark. 40 Pf.

Inhalt: I. Der Dörfling oder Dörflinger Hügel bei Kabbsrieth. 1. Der ältere Hügel. — 2. Drei Hocker der Schnurzeit. — 3. Kisten der Bronzeamphorenzeit. Skeletteile als Speiseopfergaben. Werkzeuge, Schmuck, Beile etc. — 4. Gefäße. Steinpflasterungen. Dolmenartiger Bau unter einem Schieferdach. — 5. Bootsarg. — 6. Brandgräber der la Tène-Zeit. — 7. Fränkische Gräber. — 8. Undatierbare Reihengräber. — Nachtrag (Steinpflasterung, Steinspinnwirtel, Leinwandtenne). — II. Der Hut- oder Häuschenhügel.

Die Ergebnisse einer vor 10 Jahren vorgenommenen Ausgrabung der wertvollen Funde zutage förderte, werden hier in wissenschaftlicher Darstellung vorgeführt. Für Kulturhistoriker, Ethnologen und Altertumsforscher, besonders aber für Germanisten und die Erforscher der thüringischen Heimatkunde, ist das neue Werk von besonderem Interesse sein.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Herausgegeben

Dr. **G. Schwalbe,**

o. o. Prof. der Anatomie und Direktor des anatomischen Instituts der Universität Straßburg i. E.

Neue Folge.

<u>1. Bd.</u>	Literaturverzeichnis für die Jahre 1892—1895.	Preis: 16 Mark.
<u>2. Bd.</u>	2 Abteilungen. Literatur 1896.	Preis: 30 Mark.
<u>3. Bd.</u>	Literatur 1897.	Preis: 36 Mark.
<u>4. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1898.	Preis: 42 Mark.
<u>5. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1899.	Preis: 50 Mark.
<u>6. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1900.	Preis: 51 Mark.
<u>7. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1901.	Preis: 52 Mark.
<u>8. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1902.	Preis: 62 Mark.
<u>9. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1903.	Preis: 76 Mark.
<u>10. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1904.	Preis: 85 Mark.
<u>11. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1905.	Preis: 89 Mark.
<u>12. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1906.	Preis: 87 Mark.
<u>13. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1907.	Preis: 67 Mark.
<u>14. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1908.	Preis: 73 Mark 50 Pf.
<u>15. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1909.	Preis: 84 Mark.
<u>16. Bd.</u>	3 Abteilungen. Literatur 1910.	Preis: 86 Mark.

Neue Abonnenten erhalten die Bände 1—16 zum
Vorzugspreis von 817 Mark (statt 940 Mark).

Siehe erschienen

Neue Folge. Siebzehnter Band.

Literatur 1911.

Erster Teil.

Preis: 18 Mark, für Abonnenten 15 Mark.

Siehe erschienen

Zoologisches Wörterbuch.

Erklärung der zoologischen Fachausdrücke.

Zum Gebrauch beim Studium zoologischer, anatomischer, entwicklungs-
geschichtlicher und naturphilosophischer Werke.

Verfaßt von Prof. Dr. **E. Bresslau** in Straßburg i. E. u. Prof. **H. E. Ziegler**
in Stuttgart, unter Mitwirkung von Prof. **J. Eichler** in Stuttgart, Prof. Dr. **F. Fraas**
in Stuttgart, Prof. Dr. **K. Lampert** in Stuttgart, Dr. **Heinrich Schmidt** in Jena
und Dr. **J. Wilhelm** in Berlin, revidiert und herausgegeben von
Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Stuttgart.

Zweite vermehrte und verbesserte Auflage.

Mit 595 Abbildungen im Text. XXI, 737 S., gr. 8°. 1911/12.

Preis: 18 Mark, geb. 19 Mark.

Die erste Auflage des „Zoologischen Wörterbuches“ erschien 1905/1910.
Wenige Monate nach der Vervollendung war das Werk im Buchhandel schon ver-
griffen. Diese Tatsache beweist die Brauchbarkeit und Nützlichkeit des Buches.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE
DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENDEL
IN GIESSEN

DREIUNDREISSIGSTER BAND

ZWEITES HEFT

MIT 4 TAFELN UND 8 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1913

Inhaltsübersicht.

	Seite
STUDEL, ALBRECHT, Absorption und Secretion im Darm von Insecten. Mit Tafel 7—9 und 3 Abbildungen im Text	165
BROCHER, FRANK, Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes. Avec 1 figure dans le texte	225
MENZEL, HEDWIG, Einfluß der äußeren Umgebung auf die Färbung der Schmetterlingspuppen (<i>Vanessa urticae</i>). Mit Tafel 10 und 3 Abbildungen im Text	235
FRANZ, V., Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche und ihre Rolle im Freileben der Tiere. Mit 1 Abbildung im Text	259

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG

Terminologie

der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen

in Verbindung mit

C. Correns

Professor der Botanik in Münster

Alfred Fischel

Professor der Anatomie in Prag

E. Küster

Professor der Botanik in Bonn

herausgegeben von

Professor Wilhelm Roux

Eine Ergänzung zu den Wörterbüchern der Biologie, Zoologie und Medizin sowie zu den Lehr- und Handbüchern der Entwicklungsgeschichte, Allgemeinen Biologie und Physiologie

31 Bogen. In Leinen geb. M. 10.—

Dieses aktuelle Werk des Begründers der tierischen Entwicklungsmechanik und dreier Mitarbeiter gibt die zureichende Erklärung der zahlreichen wissenschaftlichen Bezeichnungen, welche die menschliche Forschung der Gestaltungen der tierischen sowie der pflanzlichen Lebewesen für die von ihr geschaffenen neuen Begriffe hervorgebracht hat. Mit Hilfe dieses Schlüssels kann nunmehr jeder Zoologe, Botaniker, Arzt, Philosoph und Lehrer der Naturgeschichte die bezügliche hochinteressante Literatur dieses Gebietes mit vollem Verständnis lesen und ev. die allgemeinen Ergebnisse auf dem eigenen Arbeitsgebiete verwerten. Da zurzeit noch kein Lehrbuch oder Wörterbuch der Zoologie, Biologie, Physiologie und Medizin diese Begriffe und ihre Termini in ansehender zureichender Weise behandelt hat, so wird mit diesem an 1100 Termini umfassenden Werke (z. B. betreffen 70 allein die für die Chirurgie und Orthopädie wichtigen Knochen, Knorpel und Bänder) einem dringenden Bedürfnis abgeholfen. Die allgemeinsten wichtigsten Begriffe sind lehrbuchartig behandelt, so daß auch ein dem ganzen Gebiete noch Fernstehender unter Benutzung der im Vorwort gegebenen Führung sich leicht mit ihm vertraut machen kann. Das Buch wird das Verständnis für diese wichtige Forschung in weite Kreise tragen.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Absorption und Secretion im Darm von Insecten.

Von

Albrecht Steudel.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit Tafel 7–9 und 3 Abbildungen im Text.

Einleitung.¹⁾

Die Bereitung der verdauenden Fermente und die Absorption der gelösten Nahrung ist ursprünglich wie jede andere Funktion (Kontraktilität, Sensibilität usw.) die Leistung einer einzigen Zelle. Diese Art der Verdauung, die Phagocytose, findet sich durchweg bei Protozoen und Schwämmen. Die „phagocytierten“ Nahrungspartikel gelangen in Vacuolen, in welche von der Zelle Fermente abgeschieden werden. Es erfolgt Lösung und Absorption durch dasselbe Plasma, das vorher das Ferment bereitet und abgeschieden hat.

Bei höheren Tieren, die auf gröbere Nahrung angewiesen sind, ist diese Art der Verdauung aus mechanischen Gründen ungenügend. Intracellär verdauende Tiere bewältigen größere Nahrungskörper auf zwei Arten: 1. „die verdauenden Zellen bilden ein großes Syncytium, in dessen großen Vacuolen die Verdauung stattfinden kann (Acoele Turbellarien), 2. im Darminnern also vor der Aufnahme in die Zellen, wird durch ein sezerniertes Secret die

1) Vgl. hierzu JORDAN u. STEUDEL (23).

große Beute vorverdaut, d. h. zu einem Haufen kleiner Partikel, also unvollkommen aufgelöst. Die Partikel aber werden phagocytirt.“ Diese letztere verbreitetere Art findet sich bei den Coelenteraten [wie JORDAN (22) speziell für Actinien nachwies] und bei Plattwürmern, insbesondere bei Turbellarien.

In allen diesen Fällen finden sich neben den eigentlichen Phagocyten Drüsenzellen, deren Secret offenbar dazu dient, die Zerkleinerung der großen Beuteobjekte zu bewerkstelligen. Solche Drüsenzellen sind bekannt geworden bei den Actinien (seröse Drüsen, „Eiweißzellen“ K. C. SCHNEIDER), besonders auf den Drüsenstreifen der Mesenterialwülste (neben diesen Phagocyten kommen noch Schleimzellen mit besonderer Funktion vor), sowie bei den Strudelwürmern und zwar bei den Tricladen in großen Mengen besonders an den Stellen, an denen nach WILHELMI'S (50) Beobachtungen die Einschmelzung großer Beuteobjekte tatsächlich stattfindet. Die Drüsenzellen dienen wohl ausschließlich der Secretion des Verdauungsferments. Nie wird man in solchen Drüsenzellen z. B. verfüttertes Karmin finden.

Die angedeutete Differenzierung war der erste Schritt auf dem Wege, die secretive Funktion von der absorptiven zu trennen, was z. B. die Verhältnisse der höheren Würmer zeigen. Die „Nährzellen“ sind nur noch imstande, die im Darmlumen vollkommen gelösten Substanzen zu absorbieren, sie zu den bekannten Assimilaten (wie natives Eiweiß, Neutralfett und Glykogen) aufzubauen, zu speichern und nach Bedarf dem Säftestrom zu übergeben. Sie vereinigen also noch einen Teil der Leistungen von Darm- und Leberzellen bei den Wirbeltieren.

Die Drüsenzellen liegen zwischen den Nährzellen eingestreut. Mit der Fermentbildung ist ihre Tätigkeit erschöpfend angedeutet. Beide Zellarten lassen sich stets deutlich von einander unterscheiden: verfüttertes Eisen kann man z. B. bei *Aphrodite aculeata* [JORDAN (19)] nur in den verhältnismäßig undifferenzierten, mit schaumigem Plasma versehenen Zellen mikrochemisch nachweisen. Die anderen Zellen verraten sich durch ganze Trauben von stark färbbaren Kügelchen, die sich noch innerhalb des Plasmas in Secret auflösen (Secretblasen) als Drüsenzellen. Diese sehr verbreiteten Secretkügelchen treten auch in Drüsenzellen von Coelenteraten und Strudelwürmern auf.

Am besten sind diese Dinge wohl beim Flußkrebse untersucht, wobei sich histologische und experimentelle Beobachtung ergänzen.

Nach APATHY u. FARKAS (2) sind alle Mitteldarmgebilde (Mitteldarmrest mit Coecum, drüsenförmiger Mitteldarm) als Differenzierung einer einzigen Zellart, der Anfangszellen, anzusehen. Aus ihnen bilden sich einmal Secretzellen, deren Plasma mit Kernfarbstoffen sich annähernd so stark färbt wie Kernchromatin, in ihnen bilden sich Secretkugeln, die auf seine Kosten wachsen und schließlich zu einer großen, mit Secret erfüllten Blase sich auflösen. Injiziert man Eisenlösungen in die Leibeshöhle des Krebses, so läßt sich das Eisen im Secret nachweisen [JORDAN (20)]. Die Secretionszellen haben beim Secretionsakt das im Blut gelöste Eisen mit aufgenommen und abgeschieden. Sodann bilden sich aus den „Anfangszellen“ die viel weniger differenzierten Absorptionszellen. Ihr Plasma erscheint, wie bei *Aphrodite*, durch feine „Alveolen“ schaumig. Diese Alveolen beherbergten vor der Behandlung mit Xylol resorbiertes Fett. Auch läßt sich in ihnen wie bei *Aphrodite* verfüttertes Eisen nachweisen. Nach APATHY u. FARKAS (2) können schon die völlig undifferenzierten Anfangszellen absorbieren. Wir haben also gesehen, daß bei sehr vielen Wirbellosen Absorptionszellen neben Drüsenzellen (Secretionszellen) vorkommen, die sich stets deutlich durch ihr Aussehen voneinander unterscheiden. Nur bei Insecten herrscht hierüber noch viel Unklarheit, da hier ganz andere Verhältnisse vorzuliegen scheinen:

„Von einigen ganz wenigen Fällen abgesehen liegen keinerlei Angaben vor über Absorptions- und Secretionszellen, die man voneinander hätte unterscheiden können. Die aktiven Mitteldarmzellen der Insecten sind einander durchaus gleich und auch im Enddarm sind nirgends solche Verschiedenheiten nachzuweisen, wie wir sie bei anderen Tieren kennen lernten.

„Die Identität aller Darmzellen ergibt sich aus einer Reihe von Beobachtungen. So sah BIEDERMANN in allen Mitteldarmzellen der Larve von *Tenebrio molitor*, unterschiedlos gewisse Eiweißreserven. Gräfin v. LINDEN fand bei *Vanessa*-Raupen das ganze Mitteldarmepithel und ebenso das Epithel des Enddarms von grünen Farbstofftröpfchen dicht erfüllt. Daß es sich um Absorpta handelt, konnte wahrscheinlich gemacht werden (Chlorophyllan). Dem Gesagten zufolge stehen die Insecten unter allen uns sonst bekannten Tieren bezüglich Absorption und Secretion vereinzelt da. Obige Argumente beweisen zwar nicht, machen aber Absorption im Mittel- und Enddarm der betreffenden Larvenarten wahrscheinlich, und gewisse histologische Vorgänge deuten ihrerseits daraufhin, daß in den nämlichen Darmteilen überall, und somit von den näm-

lichen Zellen, denen wir Absorption zuschrieben, verdauender Saft abgeschieden wird.“

Hierin liegt das Problem der vorliegenden Arbeit. Sie soll entscheiden, ob zunächst bei *Periplaneta* dieselben Zellen absorbieren und secernieren oder ob vielleicht doch, wie bei vielen Wirbellosen, hierzu verschiedene Zellen differenziert sind. Im Zusammenhang damit mußte auch für *Periplaneta* festgestellt werden, welche Teile des Darms zu absorbieren imstande sind. Außerdem werde ich dann über vergleichende Untersuchungen berichten, die ich an verschiedenen anderen Insecten angestellt habe.

I. Untersuchungen an *Periplaneta*.

Anatomisches und Histologisches.

Der Darmtractus von *Periplaneta* beginnt mit einem Ösophagus, der allmählich sich zu einem geräumigen Kropf erweitert. Hieran schließt sich ein stark muskulöser Kaumagen, der in Form eines Zapfens in den darauffolgenden Mitteldarm ragt. In diesen obersten Teil des Mitteldarms, in den der Zapfen hineinragt, münden 8 mäßig lange Blindschläuche, die kurzweg Coeca genannt werden. Das Ende des nicht sehr langen Mitteldarms wird durch die wirtelartige Einmündung der zahlreichen haarfeinen MALPIGHI'schen Gefäße bezeichnet. Hier beginnt der Enddarm mit einem kurzen Verbindungsstück, darauf folgt der aus zwei hintereinander liegenden Teilen bestehende Dickdarm und das Rectum. Der Dickdarm besteht aus einem dickeren faltigen und nach einer starken Biegung aus einem dünneren faltigen Stück.

Histo-physiologisch habe ich mich auf den Mittel- und Enddarm beschränkt. Die von PETRUNKEWITSCH (31) aufgestellte Behauptung über Absorption im Vorderdarm werde ich unten bei meinen Fettfütterungsversuchen besprechen.

Zum Studium der histologischen Verhältnisse wurden die Därme, die nach Betäubung der Tiere mit Äther herauspräpariert waren, folgender Behandlung unterworfen: die Konservierung geschah in Sublimatalkohol, dem einige Tropfen 1%iger Essigsäure zugesetzt wurden. Die Iodbehandlung erfolgte vor der Paraffineinbettung. Die Schnitte wurden mit HANSEN'schem Hämatoxylin und dem Gemisch von VAN GIESON gefärbt.

Das gesamte Epithel ruht auf einer dünnen Bindegeweblage, dienach außen noch von einer mehr oder weniger starken Muskellage umgeben ist.

Im Mitteldarm und in den Coeca (Fig. 1 u. 4), die von einem morphologisch gleichartigen Epithel ausgekleidet sind, besteht dieses durchweg aus hohen Palissadenstellen. Das Plasma ist während mancher Stadien des Lebens¹⁾ gegen das Lumen zu dichter, vom Kern an basalwärts bildet es ein schwach angedeutetes Netzwerk. Der mäßig große Kern liegt etwa in der Mitte. Jede Zelle trägt an ihrem freien Ende einen aus feinen Härchen oder Stäbchen bestehenden Besatz, so daß das ganze Epithel innen von einem feinen Härchen- oder Stäbchensaum eingefast erscheint. Das Epithel bildet regelmäßige Falten von geringer Höhe, die im Mitteldarm viel gedrängter sind als in der Coeca. In ersterem können sie so nahe zusammenrücken, daß ihre Zwischenräume nahezu oder ganz verschwinden; die Epitheloberfläche erscheint dann fast eben, und die tatsächlich vorliegende Faltung verrät sich nur noch an der auf- und absteigenden Kernreihe. Da, wo zwei Falten zusammenstoßen, findet sich an der Basis des Epithels immer ein Haufen kleiner Kerne von embryonalem Habitus. Es sind dies keine drüsenartigen Gebilde, wie FRENZEL (14) noch meinte, der auch einen feinen Ausführgang gesehen haben will, sondern nach den neueren Untersuchungen, z. B. von RENGEL (36) und ADLERZ (1), Regenerationszentren. Endlich sei im Mitteldarm noch eine eigenartige Einrichtung erwähnt, deren Ursprung und Wesen schon viel Kopfzerbrechen bereitet hat, die Membrana peritrophica. Es ist ein feiner membranöser Schlauch, der die gesamte Nahrungsmasse enthält. Er nimmt seinen Ursprung am Ende des Kaumagens und zieht sich durch den ganzen Mitteldarm. Reste von ihr sind auch noch im Enddarm anzutreffen. Die Membrana peritrophica reißt gerne an ihrem Ursprung beim Herausnehmen des Darms ab, und es ist dann möglich, mit ihr die ganze Inhaltsmasse des Mitteldarms im Zusammenhang herauszuziehen.

Vom Enddarm interessiert uns hier nur der zweiteilige Dickdarm (Fig. 8 u. 9). Das Epithel besteht durchweg aus Cylinderzellen, die beträchtlich niedriger sind als die Mitteldarmzellen. Auch ihr Kern ist kleiner. Er liegt etwa in mittlerer Zellhöhe. Das Plasma ist in manchen Lebensstadien¹⁾ ziemlich gleichmäßig verteilt, doch gegen das Lumen zu etwas angereichert. Im zweiten Dickdarmabschnitt sind die Zellen noch kleiner und niedriger, manchmal fast kubisch. Plasma und Kernverhältnisse sind dieselben. Im

1) den ADLERZ'schen (1) Ruhestadien.

ersten Abschnitt bildet das Epithel relativ starke unregelmäßige Falten, die im zweiten Abschnitt entsprechend geringer sind.

Das soeben geschilderte Aussehen des Darmepithels kann nicht immer in dieser Weise beobachtet werden, vielmehr findet sich in gewissen Fällen, besonders im Mitteldarm, ein ziemlich stark verändertes Bild, das von einer Reihe von Autoren auch bei vielen anderen Insecten in mehr oder weniger typischer Form gesehen und beschrieben wurde. Er wurde von den meisten Autoren als Secretionszustand gedeutet.

FRENZEL (14 und 15) untersuchte vorzugsweise die bei verschiedenen Arten vorkommenden Secretbilder, die sich nach Form und Farbe unterscheiden, während er über die typischen Formen der Secretionszellen und Vorgänge wenig berichtet, nur in seiner Arbeit über *Tenebrio molitor* (15) sah er „wie aus jeder Zelle ein großer heller Tropfen ausgetreten ist, wobei der Härchensaum der Zelle zerstört ist“. Er hält aber diese Erscheinung für ein Kunstprodukt. Auch ist er der Ansicht, daß bei der Secretion die Zellen zugrunde gehen. Er beschreibt in den Zellen außerdem eine Reihe von Einschlüssen, die er zum Teil für das Secret der Zelle hält, ohne daß wir weiter auf diese Dinge hier einzugehen brauchen [s. auch bei ADLERZ (1)].

MINGAZZINI (29) fand auch das regelmäßige Epithel und dann das unregelmäßige secretive Epithel: „L'estremità libera superiore protuberando non rimane più nella stessa linea di quelle delle cellule vicine.... La parete esterna si stacca e la cellula mostra in corrispondenza di essa una boccuccia che fa comunicare la sua cavità interna coll' esterno“. Auch die Kerne verlieren ihre regelmäßige Stellung, Form und Färbung. Die Zelle wird immer plasmaärmer, der vordere Teil fällt schließlich ganz ab, und nur der basale Teil mit dem Kern bleibt erhalten. An einer anderen Stelle spricht er vom Secret, er fand in den Mitteldarmzellen „ammassi rotondegianti di corpuscoli che refringono molto la luce, che sono incolori... etc.“ und dann weiter unten: „ed io ho visto che la estremità delle cellule, ove sono [nämlich die corpuscoli] contenuti, si staccano dalla cellula madre e poi vanno nel lume intestinale; per la rottura della membrana, che li avvolge rimangono liberi e si meslocano col contenuto dell' intestino“. „Solo io credo queste materie siano necessarie alla digestione“. An einer anderen Stelle sagt MINGAZZINI über Abschnürungsvorgänge: „Le cellule [bei *Anomala* und *Anoxia*] possono essere claviformi coll' estremo libero molto rigonfiato e ripieno del

succo digestivo che si colore alquanto intensamento... Questa estremità rigonfia poi si staccano man mano dal corpo cellulare, finché non vi restano aderenti che per uno strettissimo peduncolo, il quale finalmente si scioglie e la vescicula di succo si versa nella cavità intestinale per agire sulle materie alimentari“.

Am besten sind diese Verhältnisse von ADLERZ (1) geschildert. Er unterscheidet ein Ruhestadium, das den von mir oben geschilderten Verhältnissen entspricht, worüber ich unten noch ausführlicher zu sprechen haben werde, und ein Secretionsstadium, worüber er folgendes sagt: „Das andere Hauptstadium, das sekretorische Epithel zeichnet sich aus durch einen in Auflösung sich befindenden und schliesslich verschwindenden Zellsaum und durch einen schwer färbbaren protoplasmatischen Inhalt, welcher mehr und mehr eine unregelmässige Netzstruktur annimmt und eine Anzahl grösserer und kleinerer Vacuolen aufweist, welche ihrerseits zusammenfliessen können zu einem einen grossen Teil der Zelle einnehmenden Sekret. Die Kerne nehmen in den sekretorischen Zellen grössere Dimensionen an, bekommen oft eine unregelmässige Form und weisen gewöhnlich eine Auflösung der vorherigen grösseren Chromatinkörper in fein verteilte kleine Körner auf. Die in raschem Zuwachs sich befindenden regenerativen Zellen verursachen durch den Druck, den sie ausüben auf die Basalteile der sekretorischen Zellen, eine keulenförmige Auftreibung von deren freien Enden und falls der untere Teil der Zellen eingenommen wird, von dem grösseren Sekretraume, so verursachen sie ein Verdrängen bis in das obere Ende der Zelle, sowohl des plasmatischen Inhalts, als des Kerns, der in derartigen Zellen oftmals zusammengedrückt und gegen die Zellwand deformiert wird.

„Die Entleerung der Sekretmassen geht vor sich, entweder auf die Art, dass zahlreiche kleinere mit dünnem Hals versehene kugelförmige Ausstülpungen von Zellinhalt den Zellsaum durchbrechen, sodann jede für sich selbst platzt und in den Darm ihr Sekret ausgiesst; dies ist besonders dann der Fall, wenn einzelne kleinere nicht zusammenfliessende Sekreträume sich im oberen Teil der Zelle zeigen; oder aber, der ganze keulenförmig aufgetriebene Teil der Zelle platzt und entleert sowohl Sekret als Zellkern und den übrigen Inhalt der Zelle auf einmal in den Darm.“ Über die Secretmassen äussert er sich wie folgt: „Gleich FRENZEL betrachte ich als Digestionssekret die teils festen, teils flüssigen, teils formlosen, teils charakteristisch geformten, teils gefärbten, teils farblosen Absonderungs-

produkte, welche, deutlich gesondert vom plasmatischen Inhalt der Zelle in den ausgebildeten Mitteldarmzellen einen mehr oder weniger grossen Platz einnehmen, bis dass sie Kern- und Restplasma verdrängend, den grössten Teil der ganzen Zelle ausfüllen“. In den meisten Fällen, für die ein einigermaßen strenger Nachweis des Secretcharakters vorliegt, handelt es sich eher um feine Granulationen, die auch zur Bildung größerer Secretmassen zusammentreten können, oder aber um Flüssigkeit, die man freilich höchstens an ihren Spuren, den Vacuolen oder, bei konserviertem Material, zuweilen am Gerinnsel nachweisen kann. ADLERZ beschreibt dann z. B. die Secretmasse bei *Periplaneta (americana)* als „grosse, scharf begrenzte Vacuolen, die oberhalb des Kerns liegen und oft eine körnige Masse oder etliche grössere färbbare Körper enthalten.“ Bei *Locusta* sieht man im oberen Teil der Secretzellen gewöhnlich eine einzige größere, gelb gefärbte stark lichtbrechende Secretmasse, daneben findet sich auch feinkörniges Secret.

Gleichzeitig beschreibt VAN GEHUCHTEN (16) ähnlich die Secretion bei der Larve von *Ptychoptera contaminata*: die Mitteldarmzellen sind Secretionszellen. Im Zustand der Ruhe ist aber ihre secretorische Natur nicht zu erkennen, da das flüssige Secret sich nicht vom Plasma abhebt. Erst während der Tätigkeit sind sie zu erkennen: „alors la membrane cellulaire se soulève et une partie du corps protoplasmique fait saillie dans la cavité intestinale“ und „Une masse finement granuleuse en continuité directe avec le protoplasme a soulevé fortement la membrane sur toute la largeur de la cellule et fait saillie dans la cavité intestinale“. Der Stäbchensaum (plateau strié) ist hierbei teilweise noch erhalten, teilweise sind die Stäbchen beiseite geschoben oder zu einer anscheinend homogenen Masse zusammengedrängt.

BALBIANI (3) sah in regulären (ruhenden) Epithelzellen granuläre Secretmassen. Ein richtiges Secretionsstadium hat er wohl nicht beobachtet.

RENGEL (36) charakterisiert nach ADLERZ (1) die Ruhe- und Secretionsstadien nach dem Aussehen des freien Zellraumes.

LEGER u. DUBOSQ (25) beschreiben die Sache weniger deutlich: „Les sécrétions qu'on observe dans l'épithélium sont constituées par des masses sphériques ou ovoïdes de matière hyaline ou colloïde. Nous les classerons en deux groupes selon qu'elles contiennent ou non des éléments chromatiques.“ Und über den Secretionsvorgang: „... la sécrétion qui a émigré vers la partie supérieur de la cellule

en agrandissant de plus en plus sa cavité altère le plateau et tombe dans la lumière soit seule, soit comme l'a observé VISART, avec une partie de la cellule qui est ainsi décapitée.“

DEEGENER (11) unterscheidet bei der Larve von *Deilephila euphorbiae* wie FRENZEL (14 u. 15) Cylinderzellen mit kontinuierlichem Stäbchensaum und secreterfüllte Schleimzellen (Sphärocyten). Bevor das Secret austritt, haben letztere auch einen Stäbchensaum. Wenn das Secret unter Platzen der vorderen Wand entleert wird, ist der Stäbchensaum nicht mehr zu sehen. Bei Raupen, die einige Zeit gehungert haben, finden sich in der vorderen Darmhälfte die vorher ruhenden Cylinderzellen auch im Zustand der secretiven Tätigkeit, was sich durch das Auftreten kleiner Secretvacuolen im Stäbchensaum verrät. Diese werden immer größer und fallen schließlich als kuglige Secrettropfen in das Darmlumen, wobei sie den Stäbchensaum beiseite drängen. Abstoßung ganzer Zellen oder größerer Zellenkomplexe hat DEEGENER nicht gesehen.

Nach HOLTZ (18) geht bei *Nematus* der Secretionsvorgang in folgender Weise vor sich: der Kern nimmt längliche Gestalt an und zwar so, daß seine Längsachse parallel der Längsachse der Zelle liegt. Er rückt nun bis dicht unter den Cuticularsaum. Das Plasma erhebt sich mit dem Cuticularsaum zu einem Kegel, der in das Lumen ragt. Nun bilden sich am inneren Pol des Kerns in ihm eine Menge feiner Körner, die aus dem Kern austreten durch Bersten der Kernmembran und sich an der Kegelspitze als Secretblase sammeln. Die Secretblase tritt durch ein Loch aus der Kegelspitze aus und platzt im Lumen. Oft finden sich bei intensiver Secretion mehrere Secretblasen an der Kegelspitze.

VOINOW (47) fand bei den Larven von *Libellula* und *Aeschna*, daß im Ruhestadium das Mitteldarmepithel ein gleichförmiges Aussehen hat. Bei beginnender Secretion aber verlängern sich die Zellen beträchtlich, die innere Partie schwillt auf Kosten der äußeren an, die Oberfläche faltet sich. Es entstehen dann blasenartige helle Ausstülpungen, die sich schließlich abschnüren.

BIEDERMANN (6) bestätigt diese Befunde für den Mehlwurm. Er sah, daß die Zellfront in der vorderen Hälfte des Mitteldarms „mit pilzförmigen rundlichen Hervorragungen dicht besetzt war“.

Endlich sei noch VIGNON (46) erwähnt, welcher die ganze Secretionslehre (théorie vésiculaire) zu stürzen versucht; er ist nämlich der Ansicht, daß die so oft beschriebenen Secretionsblasen Kunstprodukte sind, die durch die mikrotechnische Behandlung her-

vorgebracht wurden. Er weiß wohl, daß bei den betreffenden Zellen ein Ruhe- und ein Secretionsstadium zu unterscheiden ist. Er stellt sich die Secretion aber als osmotischen Vorgang vor: „La sécrétion mérocrine se fait souvent par osmose tranquille, tout comme l'absorption“. Wenn VIGNON'S Vorwurf berechtigt wäre, so wäre, um nur eine der gegen VIGNON sprechenden Tatsachen herauszugreifen, nicht zu erklären, warum die Kunstblasen nicht erscheinen, wenn das betreffende Tier, wie es DEGENER (11) machte, während des Fressens getötet, im übrigen aber ganz derselben Behandlung unterworfen wurde wie bei solchen Tieren, deren Epithelien dann die Blasen zeigten. Das Epithel wurde ja in derselben Weise mißhandelt, hätte also auch diese Mißbildungen zeigen müssen.

In diesem Zusammenhang ist noch eine erst vor kurzem erschienene Arbeit von HANS PETERSEN (30 a) zu erwähnen, der auf ähnlicher Grundlage wie VIGNON den Beobachtungen von DEGENER und VAN GEUCHTEN gegenüber Skepsis anrät: „Bei *Ptychoptera*-Larven bildet VAN GEUCHTEN, bei *Deilephila*-Raupen DEGENER pseudopodienartige Ausstülpungen ab, die zwischen den Haaren des Bürstenbesatzes herausragen. Bei der Biene sind das auf jeden Fall Kunstprodukte. Läßt man zu einem Zupfpräparat des Mitteldarms Fixierungsmittel: Alkohol, Sublimat, Salpetersäure fließen, so sieht man, wie aus der Oberfläche einer Zelle derartige Keulen herauswachsen. Die Oberfläche bekommt einen Riß, der Inhalt stülpt sich hernienartig heraus und gerinnt natürlich sofort an der Oberfläche. . . . Bei Anwendung des CARNOY'schen Gemisches erhält man Bilder, die mit den von DEGENER und VAN GEUCHTEN abgebildeten vollständig identisch sind (vgl. Handbuch¹⁾ p. 763 ff.). Die an diese Befunde geknüpften Folgerungen über Art, Ort und Zeit der Sekretion treffen für die Biene also nicht zu. Was nun die anderen Insecten betrifft, so glaube ich, daß auch bei ihnen derartige Kunstprodukte zur Aufstellung der Theorien von VAN GEUCHTEN und DEGENER Veranlassung gegeben haben. Alle Einzelheiten — bald liegt der Kern in der vorgestülpten Blase, bald nicht —, besonders auch die Abbildungen stimmen so vollständig mit meinen Befunden überein, daß äußerste Skepsis hier am Platze sein dürfte.“ Der in dem Angeführten enthaltene Angriff auf DEGENER ist durch das, was ich gegen VIGNON'S Ansicht vorbrachte, widerlegt. Ähnliches ist zu dem Angriff auf VAN GEUCHTEN zu bemerken: er hat die fraglichen

1) Gemeint ist BIEDERMANN'S Handbuch der vergleichenden Physiologie (5).

Zellen in verschiedenen Stadien auch im Ruhestadium beschrieben. Die „äußerste Skepsis“ beschränkt sich eigentlich nur auf solche Beobachtungen, die rein morphologisch, d. h. ohne jede experimentelle Kontrolle, gemacht worden sind.

Ich will übrigens nicht leugnen, daß durch die mikrotechnische Behandlung Gebilde erzeugt werden können, die an Secretblasen erinnern; sie können aber meist bei genauerer Betrachtung — ich habe sie bei Präparaten vom Mitteldarm der Wespe an Absorptionszellen beobachtet — nicht zu Verwechslungen Anlaß geben. Übrigens ist es meines Erachtens durchaus verständlich, daß Zellen, die durch Reizung zum Ausgießen eines Teiles ihres Inhalts veranlaßt werden, einen Anblick bieten, der dem der secernierenden Zellen in vielen Punkten gleicht.

SEMICHON (42) machte einen ähnlichen Einwand. Auch fand er im oberen Teil der Mitteldarmzellen von *Bombus* bei der frischen Untersuchung lichtbrechende Granula, die wohl der ganzen Beschreibung nach als Secretmassen aufzufassen sind.

Meine Befunde über das sogenannte Secretionsstadium lehnen sich am besten an die ADLERZ'schen (1) Schilderungen an. Fig. 2 und 6 stellen solche Secretionsstadien dar. Man sieht auf den ersten Blick, daß das Epithel sein Aussehen durchaus geändert hat. Die leichten Faltungen sind nicht mehr zu erkennen. Der Stäbchensaum ist verschwunden. Die Oberfläche des Epithels, dessen Zellen viel länger erscheinen, ist ganz unregelmäßig, an verschiedenen Stellen ist seine Grenze überhaupt nicht mit Sicherheit festzustellen, da hier Secretblasen, die noch mit dem Epithel in Zusammenhang standen, platzten und ihr Inhalt sich mit dem fein granulösen Darminhalt, der wohl im wesentlichen aus Secret besteht, mischte. Das Plasma ist schwerer färbbar; die für das „Ruhestadium“ typischen Plasmaanhäufungen sind mit Ausnahme weniger Stellen, die sich noch nicht ganz in voller Secretionstätigkeit befinden, verschwunden. Anstatt dessen ist es jetzt meist schwach gefärbt, zeigt unregelmäßige Netzstruktur und enthält namentlich gegen das Lumen hin zahlreiche größere und kleinere Secretvacuolen. Besonders in den basalen Teilen der Zellen ist von Färbung fast nichts mehr zu sehen, da hier die Maschen der Netzstruktur sehr groß sind. Auch die Kerne haben sich verändert. Sie sind größer geworden und haben oft eine etwas unregelmäßige Gestalt angenommen. Ihr Chromatin, das sonst ziemlich gleichmäßig verteilt ist, hat sich zum größten Teil an dem dem Lumen zugekehrten Pol dicht ange-

sammelt, so daß hier der Kern meistens etwas ausgebuchtet erscheint. Vielfach sind auch die Zellgrenzen mehr oder weniger stark verwischt.

Während Fig. 2 ein fortgeschritteneres Secretionsstadium mit verschiedenen Secretentleerungen darstellt, zeigt Fig. 6 ein etwas früheres Stadium kurz vor der Secretentleerung: das Epithel weist in der Oberfläche zahlreiche Vorwölbungen auf mit Secretvacuolen.

Abstoßungen einer oder mehrerer ganzer Zellen konnte ich nirgends mit Sicherheit feststellen. Auch habe ich nie im Mitteldarm die Abstoßung von ganzen Epithelpartien beobachtet. Beides wurde von verschiedenen Autoren bei mehreren Insecten beobachtet. So beschreibt RENGEL (37) ausführlich eine periodische Abstoßung und Neubildung des ganzen Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*. Abstoßung von größeren Epithelpartien oder gar des ganzen Mitteldarmepithels dürfte bei *Periplaneta*, wenigstens bei fast oder ganz erwachsenen Tieren, von denen ich sehr viele Därme untersucht habe, nicht in der Regelmäßigkeit vorkommen, wie es von anderen Autoren für andere Formen beschrieben wird, sonst müßte ich es doch auch einige Male gesehen haben. Dagegen kann man kaum bestreiten, daß mindestens bei erwachsenen Tieren das Epithel andauernd allmählich erneuert wird, indem einzelne Zellen vielleicht bei der Secretion zugrunde gehen und dann von den Regenerationszentren aus ersetzt werden.

Absorption.

Als Ort der Absorption kommen bei Insecten in Betracht der Mitteldarm, ev. mit Anhängen, und der Enddarm. Die Mehrzahl der Autoren spricht sich nur für die Mitteldarmabsorption aus, während die Verteidiger der Enddarmabsorption den Enddarm fast immer neben dem Mitteldarm als Absorptionsorgan erwähnen. Obgleich nun aus histologischen Beobachtungen gewonnene Schlüsse über den Ort der Absorption ziemlich zahlreich sich finden, sind nur relativ wenige experimentelle Untersuchungen hierüber angestellt worden.

Mitteldarm und Coeca.

Experimentelle Untersuchungen über die Absorption im Mitteldarm und in den Coeca liegen verschiedentlich vor. So fand BIEDERMANN (6) Eiweißkörper in den Mitteldarmzellen von *Tenebrio molitor*, die bei Hungertieren verschwanden.

VAN GEHUCHTEN (16) fand in besonderen von ihm beschriebenen Absorptionszellen im Mitteldarm von *Ptychoptera contaminata* auch

zahlreiche Eiweißkrystalle, bei Hungertieren erschien statt ihrer nur ein reiches Netzwerk. In den Maschen des Netzes sollen die Eiweißkrystalle gelegen haben.

v. LINDEN (24) untersuchte den Mitteldarm von *Vanessa*-Raupen nach reichlichem Pressen und fand, „dass das ganze Mitteldarmepithel und ebenso das des Enddarms von grünen Farbtröpfchen dicht erfüllt ist“. Spektroskopisch erwiesen sie sich als Zersetzungsprodukte des Chlorophylls (Chlorophyllan), ein Verhalten, das bis zu einem gewissem Grade für Absorptionstätigkeit spricht.

METALNIKOFF (27) fand bei *Blatta* durch die unten zu besprechende Eisenmethode Absorption in den Coeca, während der Mitteldarm eisenfrei blieb.

CUÉNOT (10) stellte durch Fett- und Farbstoffversuche Absorption in den Coeca und im Mitteldarm von *Blatta* fest, ohne Berücksichtigung der Zellen.

VOINOW und VANGÉL (46 und 45) fanden durch Farbstoffversuche Absorption in den Mitteldarmzellen von Wasserkäfern und *Aeschna*-Larven.

Solche Absorptionsversuche werden in der Weise angestellt, daß man der Nahrung Stoffe beimischt, die man bei der mikroskopischen Untersuchung auf irgendeine Weise in den betreffenden Darmepithelien nachweisen kann. Als solche Stoffe kommen in Betracht Farbstoffe und Eisensalze zum Nachweis der Absorption wasserlöslicher Substanzen. Da man Farbstoffe im allgemeinen nur an frischen Präparaten untersuchen kann, wodurch schon die Sicherheit der Befunde beeinträchtigt wird, habe ich zunächst die Fütterungsversuche mit organischen Eisensalzen ausgeführt, eine Methode, die schon METALNIKOFF (27) und JORDAN (20) bei Krebsuntersuchungen mit Erfolg ausgeführt haben, und zwar habe ich zuerst Ferrum oxydatum saccharatum angewendet.

Aus Mehl, Ferrum oxydatum saccharatum und Wasser rührte ich einen Brei an, den ich noch mit fein pulverisiertem Karmin rot färbte, um bei der Eröffnung des Tieres mit Sicherheit feststellen zu können, daß die gebotene Nahrung den ganzen Darmkanal durchsetzt. Vielfach konnte ich bei genügend langer Fütterungszeit die vollständige Darmfüllung schon aus dem ausgetretenen deutlich rotgefärbten Kot erschließen. Wenn die Tiere 1—3 Tage lang diesen Brei gefressen hatten, wurde, nachdem sie mit Äther betäubt oder getötet worden waren, der Darm herauspräpariert und in einer Lösung von 95 %igem Alkohol dem 5—10 % Schwefelammonium zu-

gesetzt waren, 12—24 Stunden lang konserviert, hierbei wurde das Eisen als Eisensulfid ausgefällt. Dann wurden die Därme in 95 %igem Alkohol gereinigt, eingebettet, geschnitten, mit Alaunkarmin oder Boraxkarmin gefärbt und dann das Eisensulfid durch Behandlung mit 10 %iger Ferrocyankalilösung (20—30 Minuten) und schwacher Salzsäure (3 Tropfen offizineller Salzsäure in 30 ccm destilliertem Wasser) in Berliner Blau übergeführt. Teilweise habe ich die Berliner Blau-Reaktion und die Färbung mit Alaunkarmin am ganzen Darm gemacht, habe aber hierbei keine guten Präparate bekommen. Dagegen kann man die Färbung mit Boraxkarmin gut in toto ausführen (12—24 Stunden) und dann auf dem Schnitt die Berliner Blau-Reaktion machen. Dies gibt auch gute Präparate.

Die Coeca (Fig. 1) waren schon nach der Schwefelammoniumbehandlung etwas grau gefärbt. In den oberen Teilen der Zellen fand sich dann bei der mikroskopischen Untersuchung das Eisen vor in Form mäßig großer Punkte und Fleckchen, deren jedes von einer deutlichen Vacuole umgeben war; nur wenige Vacuolen befanden sich auch basalwärts von den Kernen. Meistens enthielten nur die Zellen vorne an den Falten, d. h. die ältesten Zellen, die Eisenvacuolen. Die Coeca dienen also sicher, wenn auch in geringem Maße, da ja das Eisen nicht gerade sehr reichlich vorhanden ist, der Absorption (des Eisens) in Übereinstimmung mit METALNIKOFF (27).

Die Tatsache, daß die Coeca absorbieren, veranlaßte mich, noch zwei anderen Fragen nachzugehen.

Die erste ist die, ob in die Coeca auch feste Nahrungspartikel hineingelangen. Im allgemeinen wurde dies bis jetzt verneint, ist aber noch nicht genügend experimentell untersucht. Mir war nun aufgefallen, daß nach der Fütterung mit karminhaltiger Nahrung die Coeca stets rotgefärbte Inhaltsmassen zeigten, was äußerlich mehr oder weniger deutlich zu sehen war. Einige Coeca waren sogar in der Nähe ihres blinden Endes durch die roten Massen deutlich etwas aufgetrieben. Ich machte nun speziell hierfür Fütterungsversuche, bei denen ich besonders fein pulverisiertes Karmin verwandte. Der Erfolg war, daß die Rotfärbung in den Coeca noch deutlicher hervortrat. Ich schnitt nun die am deutlichsten gefärbten Coeca ab und untersuchte den ausgepreßten Inhalt unter dem Mikroskop. Er war diffus rötlich gefärbt und zeigte nur ganz wenige, nicht ganz einwandfrei festgestellte Karminkörner. Das Karmin hatte sich offenbar in geringer Menge gelöst und die gelöste Nahrung gefärbt, war aber vielleicht nachträglich wieder aus der Lösung

ausgefällt worden. Eine Antwort auf meine Frage gaben mir diese Versuche nicht. So oft ich sie wiederholte, erhielt ich immer dasselbe Resultat. Um vor solchen ungewollten Lösungen des Farbstoffes sicher zu sein, nahm ich nun statt des Karmins einen anderen Stoff, von dem ich wußte, daß er nicht gelöst wird, nämlich Lampenschwarz. Dieses mischte ich der Nahrung bei, und es zeigte sich nun, daß keine Spur von dem Lampenschwarz im Inhalt der Coeca zu finden war. Folglich gelangt nur gelöste Nahrung in die Coeca.

Wie kommt es, daß nur gelöste Darminhaltmassen in die Coeca gelangen? Diese Frage versuchte ich zunächst durch folgende Experimente zu lösen, welche über den Zugang zu den Coeca Aufschluß geben sollen. Ich band einen herauspräparierten, durch Hungern möglichst entleerten Darm am Ende des Mitteldarms ab. In den Kropf band ich die Kanüle einer mit Methylenblau gefüllten Injektionsspritze und versuchte so den Mitteldarm und eventuell auch die Coeca mit Methylenblau zu füllen. Die ersten Versuche scheiterten jedoch besonders daran, daß die Muskulatur des Kaumagens sich in tonischer Kontraktion befand, d. h. daß durch den Kaumagen der Kropf vom Mitteldarm vollständig abgeschlossen war, so daß schon bei geringem Druck der geblähte Kropf irgendwo platzte. Um diesem Übelstand abzuhelpen, wurden nun einige Därme teils mit Cocain, teils mit 70%igem Alkohol vorbehandelt. Bei den mit Cocain vorbehandelten Därmen fand der Druck der Spritze trotzdem viel Widerstand. Doch gelang es einmal eine kleine Menge Methylenblau in den Mitteldarm zu bringen, wobei die Coeca sich nicht füllten. Bei einem mit Alkohol vorbehandelten Darm, bei dem die peritrophische Membran herausgenommen worden war, gelang es, den Mitteldarm unter starker Blähung des Kropfes reichlich zu füllen, wobei die Coeca aber leer blieben. Es wurde dann unter fortgesetzt konstantem Druck das Ende eines Coecums abgeschnitten, denn es konnten ja die Coeca, da der Darm von einem Hungertier stammte, mit Secret erfüllt sein, was im Hungerzustand meist der Fall ist, und so dem Eintritt des Methylenblaus wehren. Aber auch diese Maßregel ist wirkungslos. Dieses Verhalten ist wahrscheinlich so zu erklären, daß der in den Mitteldarm hineinragende Kaumagenzapfen den Zugang zu den Coeca ventilartig abschloß, d. h. durch den Injektionsdruck wurde sein Lumen vergrößert und seine Wände dicht an die Mitteldarmwand angelegt, wodurch die Verbindung des Mitteldarmlumens mit dem Lumen der ganz am Anfang des Mitteldarms mündenden Coeca unterbrochen war. Ich machte daher den Versuch

nun in folgender Weise: ich führte die Kanüle in das hintere Ende des Mitteldarms ein, nachdem die peritrophische Membran herausgezogen war. Eine Abbindung des Vorderdarms war überflüssig, da der Kaumagen wieder einen vollkommenen Verschuß herstellte. Nun füllte ich den Mitteldarm, wobei der Farbstoff auch in die Coeca drang und diese teilweise blähte. Ich untersuchte auch auf Schnitten die Einmündungsstellen der Coeca und fand, daß hier keinerlei Absperr- und Verschußeinrichtung besteht. Das Epithel des Mitteldarms geht glatt und ohne histologische Veränderung in das der Coeca über.

Wodurch werden nun die in den Mitteldarm eintretenden festen Bestandteile abgehalten auch in die Coeca zu gelangen, wie kommt es, daß nur gelöste Nahrung in die Coeca gelangt, um dort, wie wir gesehen haben, teilweise absorbiert zu werden? Die Erklärung für diese Erscheinung liegt in dem Vorhandensein der peritrophischen Membran. Die peritrophische Membran ist eine nach SCHNEIDER (43) bei Wirbellosen ziemlich verbreitete Einrichtung. Unter den Insecten kommt sie zumeist bei Omnivoren und Herbivoren vor, Tieren, deren Nahrung vielfach unverdauliche und manchmal auch harte Bestandteile enthält. Sie beginnt am Ende des Kaumagens und zieht durch den Mitteldarm und vielfach auch durch den Enddarm. Doch fand ich sie bei *Periplaneta* im Enddarm, dessen Epithel durch eine stachelbewehrte Chitincuticula geschützt ist, meist mehr oder weniger im Zustande der Auflösung. Sie ist daher bei Insecten wohl hauptsächlich als ein Schutzorgan für das Mitteldarmepithel aufzufassen, während sie bei manchen anderen Tieren auch eine andere Bedeutung haben kann. Woraus diese Membran, von manchen Autoren auch „Trichter“ genannt [z. B. SCHNEIDER (43)], besteht, ist noch nicht sicher festgestellt. PAGENSTECHE (32) hielt sie für erstarrtes Speichelsecret, eine Ansicht, die MECZNIKOW (28) wohl mit Recht bekämpft: „Ebensowenig kann dieselbe [wie WAGNER (48)] als eine Schleimhaut des Darmkanals betrachtet werden, da sie nur aus einer strukturlosen Chitinmembran besteht“. SCHNEIDER (43) und BORDAS (8) glauben, daß sie das Resultat einer Secretion und zwar nach SCHNEIDER einer chitinigen Secretion ist. Die Secretionszellen („cellules génératrices de la membrane péritrophique“) liegen nach BORDAS als „bande annulaire de cellules“ am Anfang des Mitteldarms: „en arrière du point d'insertion de la valvule oesophagienne“. Ich habe keine Untersuchungen über ihre Natur und Herkunft angestellt, ich habe nur beobachtet, daß sie sich mit VAN GIESON'Scher Färbung ähnlich färbt wie Bindegewebe und daß sie außerordentlich durch-

lässig für gelöste Substanzen ist. Bei Fütterungsversuchen mit Eisen-substanzen zeigte sie sich stets stark blau gefärbt, d. h. intensiv mit Eisen imprägniert, wobei ihre lamellöse Struktur immer sehr schön hervortrat. Außerdem fand sich zwischen Epithel und Membran vielfach Eisen, während feste Nahrungspartikel, die sich immer innerhalb der Membran reichlich vorfanden, außerhalb der Membran in der Regel nicht anzutreffen waren. Wenn dies aber doch der Fall war, so waren sie doch so spärlich, daß man ohne weiteres einsah, daß es sich hier um nachträgliche Verschleppung, z. B. beim Schneiden oder Aufkleben, handelt. Die Verhältnisse liegen demnach etwa folgendermaßen: die Nahrung wird im Mitteldarm oder wahrscheinlich [nach PLATEAU (33), PETRUNKEWITSCH (31) und RAMME (35)] schon im Kropf den Verdauungssecreten ausgesetzt, die wohl durch die peritrophische Membran hereindiffundierten; nach RAMME (35) gelangen die Secrete (bei Käfern und Orthopteren) durch 4 Öffnungen, die, außerhalb der peritrophischen Membran liegend, in die Furchen des Proventriculus führen, in letzteren. Jedenfalls wird wohl auch noch im Mitteldarm verdaut, d. h. die Fermente haben, wenn die Nahrung in den Mitteldarm gelangt, ihre Arbeit noch nicht vollendet. Die gelöste Nahrung und auch das gelöste Eisen natürlich diffundiert nun durch die peritrophische Membran und gelangt so an das Mitteldarmepithel und in die Coeca. Die peritrophische Membran beginnt am Kaumagen, ist also so angebracht, daß es ausgeschlossen ist, daß feste Nahrungsmassen in die Coeca gelangen können.

Damit dürfte diese Frage einigermaßen klargestellt sein, und wir wollen nun sehen, wie sich das eigentliche Mitteldarmepithel nach der Fütterung mit eisenhaltiger Nahrung verhält.

Obleich morphologisch das Mitteldarmepithel dasselbe ist wie das der Coeca, scheint es sich im Gegensatz zum Coecumepithel gegen Eisen refraktär zu verhalten. Es hatte nämlich nach Eisenfütterung dasselbe Aussehen wie das absorbierende Epithel der Coeca, nur fehlte in den Zellen das Eisen; wohl war die Inhaltsmasse und die peritrophische Membran blau, wohl fanden sich zwischen peritrophischer Membran und Epithel Eisen; aber in den Zellen war nichts zu finden, so oft ich auch das Experiment mit den verschiedensten Fütterungszeiten wiederholte. Ich versuchte es denn auch mit einem anderen Eisensalz, mit *Ferrum lacticum*. Auch dieses Mittel versagte (es versagte übrigens auch sehr oft in den Coeca). Es war nur insofern ein kleiner Unterschied zu bemerken, als bei der Anwendung von *Ferrum lacticum*

sich der Stäbchensaum meist blau färbte. Es soll auch nicht verschwiegen werden, daß ich ganz vereinzelt Stellen fand, an denen die Zellen etwas Eisen zu enthalten schienen; freilich war es nie in der charakteristischen Form vorhanden wie in den Coeca, auch immer undeutlich und so selten, daß es unangebracht wäre, hieraus Schlüsse über die Funktion der Mitteldarmzellen ziehen zu wollen. Da also diese Fütterungsversuche wie auch bei METALNIKOFF (27) fehlschlügen, stellte ich Darmfüllversuche an.

Diese Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt: Die Mitteldärme wurden an einem Ende abgebunden oder zugeklemmt, vom anderen Ende aus mittels einer Glaskanüle mit Eisenlösung gefüllt und dann auch hier zugebunden oder abgeklemmt. Dieses auf beiden Seiten verschlossene Darmstück wurde in ein möglichst kleines Näpfchen mit nach unten gewölbtem Boden gehängt, das mit RINGER'scher Lösung gefüllt war. Das Ganze wurde zur Verhütung von Verdunstung in ein gut verschließbares Glasgefäß gestellt und hier 24 Stunden lang sich selbst überlassen. Die Eisenlösung war zur Kontrolle der Dichtigkeit des Darmstücks mit Karmin rot gefärbt.¹⁾

Nach 24 Stunden wurde die RINGER'sche Lösung mittels Berliner Blau-Reaktion auf Eisen untersucht. Es trat keine Blaufärbung ein.

1) Durch die Praxis hat sich folgende Versuchsanordnung als zweckmäßig ergeben: Die Därme werden mit chirurgischen Wundklammern, die eventuell zu diesem Zweck etwas umgewandelt werden müssen, an beiden Seiten zugeklemmt. Die Näpfchen stellt man sich am besten selbst her, indem man das untere Ende von kleinen Exkursionsröhrchen (etwa 1 cm Durchmesser) vorsichtig mit der Feile abnimmt. Ein solches Näpfchen wird mit Modelliermasse oder Wachs auf einem halbierten Objektträger befestigt. Nachdem die Klemmchen am Darm angebracht sind, steckt man durch ihre oberen Ösen eine Nadel. Diese Nadel wird an einer kleinen Säule aus Modelliermasse oder Wachs, die auch auf dem halbierten Objektträger befestigt wird, so angebracht, daß der gefüllte Darm in die im Näpfchen sich befindliche RINGER'sche Lösung taucht, doch womöglich so, daß die zugebundenen Enden über dem Flüssigkeitsspiegel liegen. Diese Vorrichtung wird auf einen entsprechend breiten Blechstreifen gestellt, der etwa in L-Form gebogen ist und der es gestattet, das Ganze bequem in ein geeignetes Stöpselglas mit genügend weiter Öffnung zu stellen. In das Stöpselglas füllt man etwas Wasser, wobei aber darauf zu achten ist, daß die Oberseite des halbierten Objektträgers nicht benetzt wird, da sich sonst die Modelliermasse bzw. das Wachs leicht lösen könnte. Es ist daher zweckmäßig, wenn man auf den Grund des Stöpselglases ein flaches Glasschälchen legt, um das Benetztwerden des Objektträgers sicher zu vermeiden.

Wäre sie eingetreten, so wäre das ein Beweis gewesen, daß der Mitteldarm absorbiert hat, denn die RINGER'sche Lösung war nicht rot geworden. Man sieht leicht ein, daß durch die geschilderte Vorrichtung die natürlichen Verhältnisse des Darmes in der Leibeshöhle künstlich nachgeahmt wurden, nur das Blut, das in der Leibeshöhle den Darm umflutet, wurde hier durch die RINGER'sche Lösung ersetzt. Aus dem negativen Ausfallen dieses Versuches schloß ich, daß sich der Mitteldarm tatsächlich gegen Eisen refraktär verhält. Ich versuchte es daher mit anderen Substanzen, und zwar zunächst mit Traubenzuckerlösung. Nach 22 Stunden wurde an der RINGER'schen Lösung im Nöpfchen die TROMMER'sche Probe gemacht, die negativ ausfiel. Dann versuchte ich es auch noch mit einer Lösung von WITTE-Pepton, die bekanntlich im wesentlichen aus Albumosen besteht. An der RINGER'schen Lösung wurde die Biuret-Reaktion ausgeführt, die auch negativ ausfiel, ebenso fiel die Xanthoprotein-Reaktion negativ aus, es trat wohl etwas Gelbfärbung ein, aber bei Zusatz von Kalilauge erfolgte keine Orangefärbung.

Da also bei Versuchen mit Eisenfütterung und Eiseninjektion in den Darm im Mitteldarm nichts zu erreichen ist, machte ich noch Versuche mit Farbstoffen und Fett.

Zuerst nahm ich Ammoniakkarmin, mit welchem Blutfibrin getränkt wurde. Das so behandelte Blutfibrin wurde von den Tieren in großen Mengen gefressen. Die Schaben scheinen also die Fleischnahrung vor der vegetarischen Kost doch etwas zu bevorzugen. In die Coeca war der Farbstoff nicht gekommen. Im Mitteldarm war der Speisebrei sowie die peritrophische Membran schön rot gefärbt. Am Epithel war nur der Stäbchensaum schwach rot. Dieses Verhalten ließ also auch keine Schlüsse über die Funktion der Mitteldarmzellen zu.

Dann seien noch kurz die Versuche mit Kongorot erwähnt. Dieser Farbstoff tat mir bei den weiter unten zu besprechenden Secretionsversuchen sehr gute Dienste, und ich versuchte dann, ihn auch für die Absorptionsuntersuchungen anzuwenden. Die Technik werde ich unten näher besprechen. Es sei hier nur gesagt, daß bei der Konservierung das Rot durch Säure in unlösliches Blau übergeführt wird. Es war mir nun aufgefallen, daß nach Eröffnung des Tieres der prall gefüllte Vorderdarm schwarz, fast blauschwarz aussah, während der Inhalt des Mitteldarms und der Coeca deutlich rot durchschien. Der Enddarm war dunkelrot, was damit zusammenhängt, daß sein Inhalt unter natürlichen Umständen schwarz ist.

Wenn nun der Ösophagus in RINGER'scher Lösung durchschnitten wurde, so erschien der herausquellende Inhalt des Vorderdarms dunkelrot, bei Anwesenheit von Ammoniakdämpfen wurde er dann ebenso leuchtend rot wie der Inhalt des Mitteldarms. Letzterer ist also wohl alkalisch, d. h. das in ihm wirkende Ferment ist, wie allgemein angenommen, ein tryptisches. Der Vorderdarminhalt dagegen könnte wohl in Übereinstimmung mit den Angaben PLATEAU'S (33) sauer sein, was wahrscheinlich durch saure Beschaffenheit der Nahrung bedingt ist (Gärungsmilchsäure?). Am Mitteldarmepithel schien nun das in Blau verwandelte Kongorot an manchen Stellen in feinen Massen vom freien Rand her in die Zellen einzudringen. Aber dieser Befund war so undeutlich, daß er keine sicheren Schlüsse zuließ. Der Stäbchensaum war meist blau gefärbt.

Während die soeben erwähnten Versuche die Absorptionsfunktion der Mitteldarmzellen höchstens wahrscheinlich machten, konnte ich sie durch Fettversuche endgültig beweisen. Diese Fettversuche sind auch schon von anderen, so von CUÉNOT (10) und PETRUNKEWITSCH (31), ausgeführt worden, da aber die vorhergehenden Untersuchungen nicht zu befriedigenden Resultaten führten, schien es mir angebracht, die Fettversuche am Mitteldarm gründlich und einwandfrei nachzuprüfen. Das Fett wurde in Form eines Breies aus Mehl und Salatöl verfüttert. Diese Nahrung wurde den Tieren abends vorgesetzt, am folgenden Nachmittag wurden die Därme herausgenommen und in schwacher FLEMMING'scher Lösung konserviert, eingebettet und geschnitten, die Schnitte aber nicht gefärbt. Das Epithel (Fig. 5) war ziemlich regelmäßig, die Kerne nur undeutlich zu sehen, dagegen deutlich die Kerne der Regenerationsherde. Alle Zellen im Mitteldarm enthielten reichlich Fettkügelchen, die ältesten etwas mehr als die jüngeren, während die Coeca immer fettfrei blieben; CUÉNOT (10) spricht sich hierüber nicht aus. In Übereinstimmung mit den Befunden anderer Autoren bei anderen Tieren fand ich nie Fett direkt unter dem Zellsaum. Zur Kontrolle wurden auch Därme von Tieren, die einige Wochen gehungert hatten, untersucht. Die Mitteldarmzellen waren nur dann fettfrei, wenn die Tiere genügend lange, mindestens 1 Woche, gehungert hatten, denn das einmal aufgenommene Fett bleibt ziemlich lange in den Mitteldarmzellen. Man könnte daher einwenden, der Mitteldarm sei gewissermaßen ein Speicherorgan und das oben beschriebene Fett sei auch gespeichertes Fett und nicht durch Absorption aufgenommen. Dem ist aber folgendes entgegenzuhalten: es ist nicht ausgeschlossen,

daß, da das Fett sehr lange in den Mitteldarmzellen bleibt, eine Art Speicherung vorliegt. Meine Fütterungsversuche haben aber gezeigt, daß nach Fettfütterung nur die Mitteldarmzellen fetthaltig sind, nicht aber die Zellen der Coeca und noch weniger die des Enddarms. Es bleibt also schon aus diesem Grunde der Mitteldarm das einzige Fettabsorptionsorgan. Endlich sei noch die Tatsache angeführt, daß ich durch einen Zufall einige Tiere nach der Fütterung etwas zu früh untersuchte. Bei diesen Tieren war noch kein Fett in den Mitteldarmzellen enthalten. Demnach dürfte es wohl erwiesen sein, daß von den regulären Mitteldarmzellen, d. h. von allen Mitteldarmzellen mit Ausnahme der Zellen in den Regenerationszentren, Fett absorbiert wird. Ich bin mir aber hierbei wohl bewußt, daß gerade das Fett auch gelegentlich bei reicher Fütterung aus der Leibeshöhle kommend in nicht absorbierendem Epithel deponiert werden kann. Diese Tatsache ließ wohl PETRUNKEWITSCH (31) zu der wahrscheinlich irrthümlichen Ansicht kommen, daß der Kropf Fett absorbiere, eine Behauptung, die, fast vereinzelt dastehend, bis jetzt noch wenig Anklang gefunden hat. Da ich aber erfahren hatte, daß im Leipziger Zoologischen Institut diese Behauptung schon widerlegt worden sei und demnächst eine Arbeit von K. SCHLÜTER hierüber erscheinen werde, und da diese Frage für meine Arbeit von untergeordneter Bedeutung ist, verzichtete ich auf weitere Untersuchungen. Inzwischen ist nun SCHLÜTER's Arbeit (41a) erschienen. Er greift auf SINEY (43a) zurück, dessen Versuche zwar gegen PETRUNKEWITSCH's Ansicht sprechen, sie aber nicht streng zu widerlegen vermögen. Aber auch SCHLÜTER hat meiner Ansicht nach dieses Ziel nicht ganz erreicht, wenn er ihm auch ziemlich nahe gekommen ist. SCHLÜTER und SINEY zeigten, was auch ich gefunden habe, daß PETRUNKEWITSCH durchaus nicht einwandfrei arbeitete, wenn er seine Versuchstiere nur 24 Stunden vor der Fütterung hungern ließ, denn erst nach 8 Tagen kann man erwarten, daß das ganze Darmepithel fettfrei ist. Sie zeigten ferner, daß reichliche Ernährung mit Kohlehydraten (Zucker, Mehl) nach einiger Zeit Fettablagerungen zuerst in den Mitteldarm- und dann in den Kropfzellen bewirkt. Dies macht es sehr wahrscheinlich, daß das Fett, das PETRUNKEWITSCH in den Kropfzellen fand, ähnlichen Ursprungs ist. Nun hätte aber SCHLÜTER seine Fettfütterungsversuche in analoger Weise auf den Mitteldarm ausdehnen sollen. Hauptsächlich vermisse ich aber eine Angabe darüber, ob und wie lange SCHLÜTER seine Tiere nach den $\frac{1}{2}$ stündigen Fettfütterungen leben ließ, denn

für die Absorption dürfte, auch wenn sie schon im Kropf stattfindet, nach allgemeinen vergleichend physiologischen Erfahrungen $\frac{1}{2}$ Stunde nicht genügen, besonders wenn man wie bei Fett möglicherweise mit einer Spaltung und einem Wiederaufbau zu rechnen hat. In SCHLÜTER's Beweisführung befindet sich also eine Lücke, welche noch durch Versuche in der oben angedeuteten Richtung ¹⁾ ausgefüllt werden sollte.

Enddarm.

Ehe ich auf die Enddarmresultate bei den Fütterungsversuchen eingehe, muß ich in Kürze die Enddarmfrage überhaupt besprechen.

Im allgemeinen ist man geneigt, dem Enddarm der Insecten keine Absorptionsfunktion, vielmehr nur die Aufgabe der Ausleitung der Fäcalien zuzuschreiben, da sein Epithel immer mit einer mehr oder weniger starken Chitinintima ausgekleidet ist, die den Übertritt von Nahrungssubstanzen aus dem Lumen in das Epithel zu wehren scheint, und da auch bei anderen Wirbellosen, insbesondere Arthropoden (Crustaceen), Enddarmabsorption bis jetzt hat nicht nachgewiesen werden können. Beim Flußkrebz z. B. wurde die Enddarmabsorption von St. HILAIRE und JORDAN (21) ausgeschlossen. Es gibt aber verschiedene Insecten, bei denen der Enddarm so bedeutend entwickelt ist, daß ihm notwendig eine wichtigere physiologische Rolle zuzuschreiben ist. Zu diesen Insecten gehört auch *Periplaneta*. In der Literatur ist der Gedanke an die Möglichkeit einer Enddarmabsorption nicht neu. GORKA (17) behauptet sie direkt, ohne Versuche anzuführen. Aber außer METALNIKOFF (27) hat bisher keiner versucht, die Enddarmabsorption zu beweisen.

Schon PLATEAU (33) vermutete, daß der Enddarm der Carabiden absorbiere: „De plus la petite quantité de matières renfermée dans cette dernière et la grande longueur du canal semblent indiquer, que si l'absorption commence peut-être dans l'intestin moyen, elle doit s'achever, en grande partie dans la portion du tube, qui vient après,“ nämlich im Enddarm. Auch allgemein vermutet PLATEAU, daß der Enddarm meistens der Sitz einer „absorption active“ ist. Ebenso spricht er für *Periplaneta* (34) diese Vermutung aus.

FRENZEL (14) will in seiner Arbeit „Einiges über den Mittel-

1) Cand. rer. nat. G. HIRSCH ist gegenwärtig mit solchen Versuchen beschäftigt.

darm der Insecten sowie über Epithelregeneration“ den Mitteldarm überhaupt ausschließen und die Absorption auf den Enddarm beschränken, was er mit dem Beispiel *Gryllotalpa* belegt, bei dem nach seiner Meinung der Mitteldarm nur aus zwei mäßig großen seitlichen Aussackungen besteht, an die sich ein sehr langer Enddarm anschließt.

FAUSSECK (13) sagt über den Enddarm von *Eremobia*: „Während der Vorderdarm... nur eine rein mechanische Rolle spielt, muss dem Enddarm eine bedeutende physiologische (chemische) Tätigkeit im Verdauungsprozess zukommen.“

Der Dickdarm von Lamellicorniern scheint hiebei auch in Betracht zu kommen, worüber MINGAZZINI (29) eingehend berichtet hat. Ich werde auf ihn unten bei meinen Untersuchungen am Maikäfer zurückkommen.

Auch ADLERZ (1) spricht sich für Enddarmabsorption aus.

BERLESE (4) hält den Enddarm sicher für ein Absorptionsorgan: „Esso è certamente la sede principale dell'assorbimento... delle sostanze plastiche elaborate già e più difficilmente dializzanti, cioè dei peptoni e dei prodotti della scomposizione od emulsione dei grassi.“

Endlich seien zwei Autoren erwähnt, deren Arbeiten für die vorliegende Frage von Wichtigkeit sind, CUÉNOT und METALNIKOFF. CUÉNOT (10) stellte zunächst, wie schon erwähnt, durch Farbstoff- und Fettfütterungsversuche Absorption im Mitteldarm fest. Er ist aber der Ansicht, daß der Mitteldarm schon aus histologischen Gründen allein absorptionsfähig ist, da im Enddarm eine unpassierbare Cuticula vorhanden sei; damit hält er die Mitteldarm- und Coecaabsorption für bewiesen.

Gleichzeitig kam METALNIKOFF (27) mit einer Arbeit, in der er an Hand von Versuchen mit Ferrum oxydatum saccharatum Absorption in den Coeca sowie im Enddarm nachwies. Der Mitteldarm war, wie gesagt, eisenfrei geblieben.

Hierzu schrieb nun CUÉNOT (9) eine Kritik, in der er zunächst noch einmal seine Resultate mit Farben und Fett erwähnt und dann sagt, METALNIKOFF habe sich betreffend der Enddarmabsorption vollständig getäuscht, irregeleitet durch eine merkwürdige Eigenschaft des Enddarmes von *Blatta*, nämlich dadurch, daß der Enddarm normalerweise Eisen enthält, was CUÉNOT durch mehr als 20 Fälle belegen kann. Weiter führt CUÉNOT noch aus, daß er nach Anwendung von Ferrum lacticum deutlich Eisen in den Zellen der

Coea und des Mitteldarmes bemerkt habe. Daß er es in den Coeca bemerkt hat, entspricht auch meinen Erfahrungen (allerdings habe ich es nach Gebrauch von Ferrum lacticum in den Coeca nur selten gefunden). Daß er es aber auch im Mitteldarm gesehen haben will, dürfte auf einem Irrtum beruhen, um so mehr als beim Schneiden und Behandeln leicht etwas Eisen aus dem Inhalt auf das Epithel geschoben wird, was dann zu Täuschungen Anlaß geben kann. METALNIKOFF und ich haben mit Ferrum oxydatum saccharatum im Mitteldarm keine Resultate gehabt, auch Ferrum lacticum versagte bei meinen Versuchen; doch habe ich oben erwähnt, daß bei Ferrum lacticum der Stäbchensaum sich blau färbt, was, wenn etwas schief geschnitten wurde, wiederum leicht Eisen in den Zellen vor-täuschen kann.

METALNIKOFF antwortete nun auf diese Kritik, daß er wohl das Eisen bei Normaltieren gefunden habe, daß man aber auf Schnitten deutlich feststellen könne, daß bei Hungertieren das Eisen in viel geringerer Menge in den Zellen vorhanden sei als bei Fütterungstieren.

So standen die Dinge, als ich an die Untersuchung der Frage herantrat. Als ich den Enddarm der ersten Tiere, die Ferrum oxydatum saccharatum gefressen hatten, untersuchte, fand ich im Epithel der Enddärme dieser Tiere kein Eisen, was vielleicht daher kommt, daß die Tiere nicht lange genug gefressen hatten, oder daher, daß das Eisen irgendwie vorher maskiert wurde (ich hatte es in Verbindung mit Mehl, destilliertem Wasser und Karmin gegeben), während METALNIKOFF einfach Brot mit der Eisenlösung getränkt hatte. Auch der Enddarm von Hungertieren war eisenfrei. Ich nahm nun Ferrum lacticum und fand, daß die cylindrischen, mit deutlicher Chitincuticula versehenen Zellen das Eisen durchweg in großer Menge enthielten. Schon bei Lupenvergrößerung, fast schon mit unbewaffnetem Auge, sieht man, wie sich das Epithel als ein vielfach gewundenes blaues Band um die blauen Inhaltmassen zieht. Bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen erkennt man, daß die Zellen so voll Eisen sind, daß das Plasma kaum mehr zu sehen ist (Fig. 8), doch sind oberhalb des Kernes die Eisenkörnchen so angeordnet, daß eine deutliche Streifung senkrecht zur Zelloberfläche hervortritt. Unterhalb des Kernes erscheint vielfach das Plasma selbst (ob nur scheinbar oder in Wirklichkeit, ist zweifelhaft) diffus blau gefärbt. Im diffusen Plasma liegen die Eisenkörnchen in allen Größen, teils deutliche Flecken, teils Punkte, teils kaum als solche

zu unterscheidende feinste Pünktchen, die einen allmählichen Übergang zu der erwähnten diffus bläulichen Grundfärbung bilden. Übrigens ist das Eisen nicht im ganzen Darmepithel gleichmäßig reichlich vorhanden. Der Enddarm beginnt, wie oben erwähnt, mit einem dünnen ganz kurzen Abschnitt, der seiner muskulösen Beschaffenheit nach als Verschlußapparat zwischen Mitteldarm und Enddarm zu funktionieren scheint und dessen Epithel niemals Eisen enthält. An diesen schließt sich der ziemlich bedeutende Dickdarm an, der, wie wir gesehen haben, aus zwei Teilen besteht, die durch eine starke Biegung getrennt sind. Diese Biegung ist aber nur eine makroskopische Grenze. Mikroskopisch (histologisch) ist der Übergang fließend, und das Ende des ersten dickeren Teils und der Anfang des zweiten etwas dünneren Teils sind mikroskopisch nicht genau festzulegen. Der letzte Teil, das Rectum, war eisenfrei. Macht man nun durch beide Dickdarmteile zugleich Schnitte ($a-b$, Textfig. A), so springt der Unterschied ohne weiteres in die Augen. Morphologisch sind beide Epithelien vollkommen gleich, nur sind die Zellen im oberen Abschnitt größer und länger (Fig. 8), diejenigen im unteren Abschnitt kürzer und breiter (Fig. 9 u. 10). Außerdem ist das Epithel des oberen Teils viel reicher mit Eisen beladen als dasjenige des unteren Teils. Der Sicherheit halber untersuchte ich noch einmal Hungertiere, mit dem Resultat, daß in manchen Fällen Eisen im Enddarmepithel zu sehen war. Aber damit ist die Enddarmabsorption noch lange nicht widerlegt. Wenn man Fig. 10 mit Fig. 8 u. 9 vergleicht, so sieht man ohne weiteres, daß zwischen den beiderseitigen Eisenmengen ein großer Unterschied besteht. Dies, worauf auch METALNIKOFF aufmerksam machte, muß hier ausdrücklich betont werden: niemals wurden bei Hungertieren auch nur annähernd solche Eisenmassen gefunden wie bei gut genährten Fütterungstieren. Bei letzteren waren sämtliche Epithelzellen im vorderen Dickdarmabschnitt ausnahmslos mit Eisen gefüllt. Im unteren Dickdarmabschnitt war das Eisen zwar in etwas geringerer Menge vorhanden, aber meist zeigten sich erst im untersten Teil nahe dem Rectum größere eisenfreie Stellen. Anders bei Hungertieren. Wenn man ein Präparat von ihnen unter das Mikroskop legte, so sah man oft zunächst überhaupt kein Eisen. Erst beim Absuchen des Epithels fanden sich zuweilen Partien,

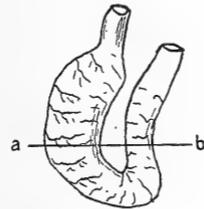


Fig. A.

die mehr oder weniger Eisen enthielten. Der untere Abschnitt war meistens vollkommen eisenfrei. Manchmal allerdings war das Epithel des vorderen Abschnitts zum größten Teil eisenhaltig, so bei dem Tier, von dem Fig. 10 genommen ist. Dieses Tier hatte 2 Wochen gehungert, und trotzdem war der Inhalt des Enddarmes noch stark eisenhaltig, was ich in Fig. 10 möglichst naturgetreu darzustellen mich bemühte. Unter solchen Umständen ist es nicht zu verwundern, daß auch das Epithel eisenhaltig ist. Es fand sich also viel Eisen im Inhalt, so daß es evident ist, daß diese Eisenmenge des Inhalts nicht von den Zellen abgeschieden werden konnten. Außerdem liegt keinerlei Anhaltspunkt für eine secretive Tätigkeit der Zellen vor, in der Leibeshöhle findet sich kein Eisen. Aus diesem Sachverhalt ist der Schluß, daß auch dieses „normale“ Eisen nur absorbiertes Eisen ist, mehr als berechtigt. Man sieht daraus, daß im Enddarm der Inhalt sehr lange verweilt und daß jenes Tier einmal mit seiner Nahrung eisenhaltige Substanzen genossen haben muß, was bei der Lebensweise der Küchenschaben gar nicht ausgeschlossen ist. Damit dürfte das merkwürdige „natürliche“ Eisen im Enddarm einigermaßen erklärt sein, denn in allen Fällen, in denen ich bei Hungertieren Eisen fand, konnte ich es auch deutlich im Inhalt feststellen. Dann will ich noch einmal darauf hinweisen, daß ich bei den ersten Tieren, die ich mit Ferrum oxydatum saccharatum gefüttert hatte, kein Eisen im Enddarm fand, ebenso kein Eisen beim ersten Hungertier. Nun ging ich zum Gebrauch von Ferrum lacticum über, womit ich sehr gute Erfolge hatte, und als ich dann der Sicherheit halber noch einmal Kontrollversuche machte, fand ich auf einmal das Eisen auch bei Hungertieren. Auffallend ist, daß ich solche eisenhaltige Hungertiere, wie ich sie kurz nennen will, erst nach längerem Gebrauch von Ferrum lacticum vorfand (CUÉNOT hatte auch Ferrum lacticum verwendet). Erwähnt sei hier auch die merkwürdige Tatsache, daß ich Ferrum oxydatum saccharatum nur in den Coeca resorbiert vorfand, während Ferrum lacticum vorzugsweise vom Enddarm absorbiert wird. Dies alles weist wohl mit Sicherheit darauf hin, daß die Ansicht von CUÉNOT: „L'intestin terminal des blattes renferme donc normalement du fer“ kein Gegenargument ist. Trotzdem suchte ich die Enddarmabsorption noch durch andere, womöglich einwandfreiere Versuche zu stützen.

Bei Tieren, die Fett gefressen hatten, wurde auch der Enddarm untersucht, mit dem Resultat, daß er sich als fettfrei erwies. Fett wird also nicht überall absorbiert.

Außerdem untersuchte ich die Enddärme der mit Kongorot gefütterten Tiere. Dieses Kongorot scheint vom Mitteldarm und den Coeca aufgenommen zu werden, doch waren diese Befunde ziemlich unsicher. Direkt negativ fielen die Versuche im Enddarm aus. Obwohl der Inhalt ganz voll war von dem durch Säure bei der Konservierung in unlösliches Blau umgewandelten Farbstoff, so voll, daß die Massen überall auch in den Falten bis dicht an das Epithel heranreichten, war doch keine Spur von Blau in dem Epithel zu entdecken. Die Resorbierbarkeit ist offenbar auch abhängig von der Beschaffenheit der Substanz; es zeigt dies, wie wenig man berechtigt ist, aus dem negativen Ausfallen von Farbstoffversuchen ohne weiteres negative Schlüsse zu ziehen.

Wie am Mitteldarm, so machte ich auch am Enddarm Darmfüllversuche mit Ferrum lacticum. Nach 24 Stunden konnte ich in der RINGER'schen Flüssigkeit deutlich Eisen mittels Berliner Blau feststellen. Das negative Resultat der Versuche am Mitteldarm ist hierzu insofern nicht ganz wertlos, als es zeigt, daß die Versuche richtig angestellt waren und so eine gewisse Gewähr dafür bieten, daß beim Enddarm das Eisen tatsächlich durch Absorption in die RINGER'sche Lösung gelangte. Die RINGER'sche Lösung hatte sich nicht rot gefärbt (der Eisenlösung im Darm war wieder Karmin beigegefügt worden). Obgleich zwar im allgemeinen festgestellt ist, daß in RINGER'scher Lösung solches Gewebe beträchtlich länger als 24 Stunden am Leben bleibt, könnten doch Zweifel an der Zuverlässigkeit dieses Versuches laut werden. Ich bin aber in der Lage, derartigen Einwänden mit einer schönen Beobachtung entgegenzutreten zu können, einer Beobachtung, die bei einem Versuch gemacht wurde, der im Prinzip derselbe ist wie die obigen, nur daß er vollkommen unter natürlichen Verhältnissen stattfand. Bei einigen Tieren, die mit Ferrum lacticum gefüttert worden waren und ungefähr einen Tag, nachdem ihm die Nahrung vorgesetzt worden war, getötet wurden, wurde auch das Blut auf Eisen untersucht. Beim ersten enthielt das Blut deutlich Eisen, beim zweiten war keines zu finden, und das dritte zeigte eine sehr schwache und zweifelhafte Eisenreaktion. Es ist damit festgestellt, daß das Blut unter natürlichen Umständen kein Eisen enthält. Wie kommt es nun, daß bei den anderen Tieren, die doch auch Eisen in sich aufgenommen hatten und nach derselben Zeit getötet wurden, das Eisen nicht ebenso im Blut enthalten war? Dies ist gut erklärlich, wenn man schon beobachtet hat, daß die Tiere dem vorgesetzten Futter gegenüber sich nicht ganz gleich

verhalten. Die einen fangen sofort an zu fressen, während andere erst später, vielleicht erst nach einer Stunde oder mehr, sich zur Mahlzeit begeben. Bei den ersteren wird das Blut natürlich früher eisenhaltig als bei den letzteren, und wenn man es gleichzeitig untersucht, so kann es sein, daß dies, wie in meinem Fall, gerade in dem Zeitpunkt geschieht, in dem das Blut des einen Tieres schon eisenhaltig geworden ist, während das des anderen Tieres noch nicht so weit ist. Ich hatte diese Versuche zunächst nur als Fütterungsversuche gemacht und die Blutuntersuchungen nur nebenbei angestellt, ohne ihnen zunächst weiter Beachtung zu schenken. Erst ziemlich spät erinnerte ich mich wieder daran. Ich nahm die Präparate, die vom ersten Tier, dessen Blut sich als eisenhaltig erwies, vor und fand, daß die Epithelien der Coeca und des Mitteldarmes, wiewohl der Mitteldarminhalt blau war, kein Eisen enthielten. Dagegen war das Enddarmepithel und der Inhalt des Enddarmes wieder ganz dicht voll von Eisen. Wir haben also folgendes: das Tier hat mit der Nahrung reichlich Eisen aufgenommen. Nach einem Tag ist das Blut eisenhaltig geworden. Die Epithelien der Coeca und des Mitteldarmes erweisen sich als eisenfrei. Das Epithel des Enddarmes enthält Eisen in großer Menge. Ebenso ist im ganzen Darminhalt noch Eisen zu finden. Hieraus ist gar kein anderer Schluß möglich als der, daß der Enddarm das Eisen absorbiert und an das Blut abgegeben hat, worin es deutlich festgestellt werden konnte.

Alle diese Resultate in ihrer Gesamtheit dürften unabweisbare Belege dafür sein, daß den Dickdarmzellen von *Periplaneta* Eisenabsorption zuzuschreiben ist.

Secretion.

Wir haben oben gesehen, daß die Epithelzellen vielfach in einem Zustand angetroffen wurden, der in der Literatur als Secretionsstadium beschrieben wird. Ich bin nun in der Lage, diese Deutung der auch von mir beobachteten morphologischen Befunde durch experimentelle Untersuchungen zu bestätigen.

Wenn den Tieren eine indifferente Eisenlösung in die Leibeshöhle injiziert wird, so nehmen gewisse secretive Epithelien, wie verschiedene Erfahrungen lehren, das Eisen in die Zellen auf und geben es mit ihrem Secret wieder ab, was man auf mikrochemischem Wege nachweisen kann. Freilich ist dies nicht durchweg der Fall, aber wo man nach Injektion das Eisen in den Zellen antrifft, da

kann man mit Sicherheit auf deren secretive oder excretive Tätigkeit schließen. Ich injizierte also einigen Tieren eine mäßig konzentrierte Lösung von Ferrum oxydatum saccharatum in die Leibeshöhle und tötete sie nach 1—3 Tagen. Die Därme wurden dann in derselben Weise wie bei Fütterungstieren weiter behandelt. (Die besten Resultate erhält man wohl, wenn man die Tiere nachmittags injiziert und am folgenden Tag gegen Mittag tötet.)

Im Epithel der Coeca fand ich nun mehrfach Eisen in Form von kleineren oder größeren blauen Punkten, die meist zu mehreren in einer Vacuole eingeschlossen waren. Auch in den Secretmassen im Lumen fand ich derartiges Eisen, und zwar in derselben Weise in Vacuolen eingeschlossen, ein Beweis, daß das Eisen tatsächlich mit den Secreten in das Lumen gelangt war. Daß die feinkörnigen Massen im Lumen tatsächlich Secrete sind, die aus den Zellen stammen, und daß es sich bei dem Eisenvorkommen nicht etwa um Absorpta handelt, erhellt ohne weiteres, und das ist für unsere Beweisführung sehr wesentlich, aus dem allgemeinen Aussehen des Epithels (Fig. 2). Wir haben hier nämlich die typischen oben beschriebenen Secretionsmerkmale vor uns: schwer färbbares vacuoläres Plasma, oft deformierte Kerne, Zellgrenzen und Zelloberfläche unregelmäßig und oft verschwommen. Es muß nun mit Nachdruck darauf hingewiesen werden, daß dann und nur dann nach Injektion das Eisen in den Zellen sich nachweisen läßt, wenn diese in dem eben beschriebenen Secretionszustand sich befinden. Da sich das Eisen meistens in relativ geringen Mengen in den Zellen vorfindet und da immer nur zu gewissen Zeiten die Zellen im Zustand der Secretion sich befinden, habe ich die Injektionsversuche mit sehr verschiedenen langen Zeiten zwischen Injektion und Tötung ausgeführt. Bei einem solchen Versuch, bei einem Tier, das 5 Stunden nach der Injektion getötet wurde, hatte ich das Glück, die Zellen nach eben begonnener Secret bereitender Tätigkeit anzutreffen. Die Art, wie das Eisen in den Zellen enthalten ist, verleiht ihnen ein sehr überraschendes Aussehen. Die vorderen Teile der Falten (die ältesten, im Stadium am weitesten fortgeschrittenen Zellen) sind über und über mit Eisen erfüllt, das sich teils in Form großer runder blauer Flecken, teils in Form ganz feiner, kaum unter Immersion als solche erkenntlicher Pünktchen zeigt. Sie sind in Zügen angeordnet, welche von der Basis der Zellen nach ihrem freien Ende zu aufzusteigen scheinen. Es ist kein Zweifel, daß es sich hierbei um folgendes handelt: von der Leibeshöhle her wurde das

Eisen in großen Mengen in das Plasma aufgenommen und zieht nach dem Lumen zu, was sich in Form der von der Basis nach dem Lumen laufenden Züge von feingranuliertem Eisen markiert. Etwa in halber Höhe der Zelle beginnt die Vacuolenbildung. Die Vacuolen beladen sich besonders stark mit Eisen und erscheinen so als blaue Flecken. Sie wandern natürlich nach oben, wobei sie sich vergrößern und auf dem Weg durch das eisenreiche Plasma immer mehr mit Eisen beladen, so daß verschiedene von ihnen am oberen Ende angelangt, sehr dunkel gefärbt erscheinen. Jüngere noch eisenfreie Zellen enthalten keine Vacuolen. Diesen Zustand stellt Fig. 3 dar. Da die Secrete noch nicht ergußreif sind, ist die äußere Form des „ruhenden“ Epithels noch gewahrt. Die Zellen haben noch die Umriss der Ruheform, sind deutlich voneinander abgegrenzt, ihre Grenze gegen das Lumen ist noch kontinuierlich und der Stäbchensaum unversehrt; auch die Kerne haben ihr Aussehen noch nicht geändert; nur die Plasmaanhäufungen an den freien Enden der Zellen sind verschwunden. Bei weiter fortgeschrittener secretorischer Tätigkeit würden wir dann die auf Fig. 2 u. 6 dargestellten Bilder erhalten. Daß hier nicht etwa Absorption vorliegt, geht unter anderem daraus hervor, daß sich im Inhalt der Coeca keine Spur von Eisen fand.

Der Mitteldarm schien die schon oben bei den Fütterungsversuchen geäußerte Ansicht zu bestätigen, daß seine Zellen gegen Eisen ein refraktäres Verhalten zeigen. Außerdem lehrt er uns, daß durchaus nicht alle secretiven Epithelien das in die Leibeshöhle injizierte Eisen aufnehmen. Die Zellen des Mitteldarmes enthielten nach Injektion nie Eisen, obwohl meistens das Epithel secretiven Habitus zeigte.

Im Enddarm hatte ich mit Eiseninjektion zunächst Erfolg. Die Enddarmzellen der injizierten Tiere enthielten deutlich Eisenkörnchen. Außerdem sprachen noch folgende Befunde für Secretion: das Plasma war relativ schwach gefärbt, die Eisenkörnchen befanden sich im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Fütterungstieren nur basal vom Kern und der Darminhalt war eisenfrei. Trotzdem schien es mir gewagt, nachdem ich auch das CUÉNOT'sche „normale“ Eisen gesehen hatte, mit diesen Versuchen die Secretion im Enddarm beweisen zu wollen. Aus diesem Grund und wegen der negativen Resultate im Mitteldarm sah ich mich nach einer anderen Substanz um und fand sie in Arbeiten von HOEBER (17a, 17b). Er hatte verschiedene Farbstoffe in die Lymphbahnen von Fröschen gebracht und konnte sie im Nierenepithel, also auch in einem secernierenden

Epithel, nachweisen. Ähnliche Versuche wollte ich an *Periplaneta* anstellen. Die ersten Farbstoffe, Säurefuchsin, Indigokarmin, Ponceau und andere, gaben keine Resultate. Dagegen bei Kongorot hatte HOEBER bemerkt, daß es in den Zellen des Nierenepithels in Vacuolen eingeschlossen erscheine. Dies schien mir wertvoll, und ich versuchte es nun noch mit Kongorot. HOEBER hatte die Farbstoffe in Substanz in den Rückenlymphsack der Frösche gebracht. Dies war nun bei *Periplaneta* natürlich nicht möglich, dafür injizierte ich eine möglichst konzentrierte Farblösung in die Leibeshöhle der Tiere. Ich hatte sie gegen Abend injiziert und untersuchte sie frisch am folgenden Vormittag. Der ganze Darm war rot gefärbt, ebenso die Muskulatur. Es ist dies eine bekannte Erscheinung, daß sich Muskeln mit injizierten Farbstoffen färben. Sie hängt wohl damit zusammen, daß nach BECHHOLD (in: Umschau, 1911, Nr. 50) die Muskeln Organe mit sehr starkem Quellungsvermögen und sehr starker „Quellungsbreite“ sind, d. h. es sind Organe mit großem Wasserumsatz. Wenn nun das Blut durch Injektion gefärbt ist und die Muskeln aus ihm viel Wasser aufnehmen, so ist es möglich, daß sich die Farbe des Blutes auf die Muskeln überträgt. Für den Darm sind die obigen Werte (Quellungsvermögen und Quellungsbreite) an sich gering. Allein diejenigen Darmzellen, die secernieren, haben naturgemäß eine höhere Quellungsbreite, sie müßten sich also am ehesten färben. Wenn sich nun nach Injektion gewisse Zellen im Darmepithel färben, andere nicht, so müssen wir den ersteren eine höhere Quellungsbreite zuschreiben, was uns zu dem Schluß berechtigt, daß die ersteren secernieren. Ähnliche Verhältnisse dürften übrigens auch den Versuchen mit Eiseninjektion zugrunde liegen (Eisennieder schläge in der Muscularis).

Ich machte nun von den einzelnen Darmteilen Zupfpräparate. Es zeigte sich, daß in den Coeca, im Mitteldarm und im Enddarm die Zellen deutliche rote Vacuolen enthielten. Auch der Vorderdarm war rot gefärbt, bei der mikroskopischen Untersuchung konnte man aber leicht erkennen, daß diese Rotfärbung nur von der rot gefärbten Muscularis herrührt. Das Epithel des Vorderdarmes war nicht gefärbt. Dies zeigt zugleich, daß die Farbe nicht unterschiedslos in alle Epithelzellen eindrang, sondern nur von den secretiven Epithelzellen aufgenommen wurde und sich dort hauptsächlich in den Secretvacuolen niederschlug. Im Inhalt der Coeca und des Mitteldarmes fand ich einzelne rote Secretkugeln. Um dem Einwand zu begegnen, der Farbstoff könne giftige Eigenschaften

haben und die beobachteten Erscheinungen könnten pathologischer Natur sein, ließ ich einige Tiere längere Zeit (14 Tage), nachdem sie injiziert waren, leben. Die ganze Zeit über waren sie vollkommen munter und gesund, ein Beweis, daß die eingeführte Farbe ihnen nicht im geringsten schadet. Das Kongorot hat nun noch eine andere angenehme Eigenschaft. Bei Anwesenheit von Spuren freier Säure wandelt es sich in einen unlöslichen blauen Niederschlag um, weshalb es auch, wie bekannt, ein vorzüglicher Säureindikator ist. Diese Eigenschaft ermöglichte es mir die Därme solcher injizierter Tiere zu konservieren, einzubetten und zu schneiden. Sie wurden aus Wasser in schwache Salzsäure gebracht und dann fixiert in 95 %igem Alkohol, dem eine Spur Salzsäure beigelegt war. Wenn man so durchweg mit angesäuerten Reagentien operiert, erhält sich das Kongorot als blauer Farbstoff und kann auf den Schnitten nachgewiesen werden. Fig. 7 stellt einen solchen Schnitt aus dem Mitteldarm dar; ähnlich sind die Verhältnisse in den Coeca. Man erkennt auf den ersten Blick, daß das Epithel sich im Zustand der Secretion befindet, was hier weniger am Verhalten des Plasmas — die Schnitte ließen sich kaum färben, so daß die Kerne nicht immer sichtbar wurden (diese schwere Färbbarkeit ist übrigens auch ein Hinweis auf das Secretionsstadium) — als besonders an der sehr unregelmäßigen freien Oberfläche zu erkennen ist. Der blaue Farbstoff ist an der Basis am stärksten und dringt von hier aus in die Zellen vor. Damit ist die Secretionsfunktion auch für die Mitteldarmzellen erwiesen.

Ähnlich sind die Verhältnisse im Enddarm. Auch hier ist das Secretionsstadium nach Kongorotinjektion kenntlich. Die Chitincuticula ist vielfach abgehoben, das Plasma dünn, die Zellgrenzen nur an der Basis deutlich, die Oberfläche vielfach unregelmäßig oder überhaupt verschwommen. Von der Basis her dringt der blaue Farbstoff in die Zellen ein. Wir haben also hier die merkwürdige Tatsache vor uns, daß auch die Zellen des Enddarmes secernieren, was bis jetzt noch kaum in der Literatur erörtert wurde. ADLERZ (1) lehnt zwar im allgemeinen die Enddarmsecretion ab, nur bei *Necrophorus* glaubt er, daß die Enddarmzellen ausgesprochen drüsigen Habitus haben. Außer ADLERZ äußert sich nur noch PLATEAU (33) zur Enddarmsecretion: „La structure des parois garnies, chez les Dytiques, par exemple, d'une couche de grosses cellules cuboïdes à grands noyaux permet de supposer une sécrétion et une dernière action chimique.“ Auch er vermutet ganz besonders bei *Necrophorus*

Enddarmsecretion. Es ist selbstverständlich, daß die vielgenannten „Rectaldrüsen“ nicht hierher gehören; ihre secretive Funktion wurde noch von niemand bewiesen und darf wohl heute als abgetan bezeichnet werden. Über die Enddarmsecretion bei *Periplaneta* habe ich außer bei PLATEAU (33), der hier auch Enddarmsecretion vermutet, in der Literatur keine Angaben gefunden.

Absorption und Secretion.

Wir haben in den vorhergehenden Kapiteln gesehen, daß in den Coeca, im Mitteldarm und im Enddarm absorbiert wird und daß dieselben Darmteile auch secernieren. Wir haben außerdem gesehen, daß in diesen Darmteilen das Epithel einheitlich ist, d. h. nur aus einerlei aktiven Zellen besteht, eine Tatsache, die sich unmittelbar aus unseren Beobachtungen ergab und mit den meisten literarischen Angaben übereinstimmte; nur VAN GEUCHTEN (16) beschrieb bei *Ptychoptera contaminata* zweierlei grundsätzlich verschiedene Zellarten, deren eine, die Mehrzahl, der Secretion, deren andere, die sich nur relativ spärlich finden, der Absorption dienen. Wir sehen also, daß einerseits dieselben Epithelien Absorption und Secretion leisten und daß andererseits diese Epithelien einheitlich sind. Wie erklären sich diese Erscheinungen?

Wir haben schon gelegentlich oben erkannt, daß die Epithelzellen in zwei Stadien anzutreffen sind, die von ADLERZ (1) als „Ruhestadium“ und als Secretionsstadium bezeichnet werden. Letzteres hatten wir schon ausführlich besprochen. Das Ruhestadium schildert uns ADLERZ folgendermaßen: „Ruhendes Epithel habe ich das Epithel genannt, das sich im allgemeinen auszeichnet durch eine regelmässig vertikale Streifung seines stark färbbaren Protoplasmas, durch ovale Zellkerne, deren grösserer Durchmesser auf der Darmwand senkrecht steht, und die eine grössere Anzahl unregelmässig gestalteter Chromatinkörner enthalten. Uebrigens besteht ein zusammenhängender Zellsaum, oft eine Cuticula oder chitinöse Intima bildend, welche für diese Art Epithel charakteristisch ist.“ Außer von ADLERZ wurden in ähnlicher Weise Ruhe- und Secretionsstadien unterschieden von MINGAZZINI (29), DEGENER (11), HOLTZ (18) und SCHIMMER (41).

Sehen wir uns nun die einzelnen Darmepithelien, wenn sie absorbieren, genauer an. Das Epithel der Coeca und des Mitteldarmes besteht aus hohen Cylinderzellen, die zu kleinen Falten angeordnet

sind. Das Plasma ist nach dem Lumen zu stark verdichtet. Die ovalen Zellkerne sind regelmäßig angeordnet. Die Oberfläche ist kontinuierlich und durchweg von einem Stäbchensaum eingefasst. In den Coeca-Zellen findet sich das Eisen vorzugsweise im dichten Plasma. In den absorbierenden Epithelzellen des Enddarmes tritt durch die Anordnung der sehr zahlreichen Eisengranula, die sich übrigens auch vorwiegend neben und über dem Kern befinden, wo das Plasma, wie aus eisenfreien Präparaten ersichtlich, dichter ist, die Struktur des Plasmas (Streifung senkrecht zur Oberfläche) hervor. Im Mitteldarm nehmen die Epithelzellen in dem beschriebenen Zustand Fett auf. Vergleichen wir diesen Zustand mit dem, was ADLERZ als „Ruhestadium“ beschreibt, so zeigt sich, daß das Bild der absorbierenden Epithelzellen genau dem ADLERZ'schen Ruhestadium entspricht. Wenn wir dann die Resultate der Fütterungsversuche denen der Injektionsversuche gegenüberstellen, so ergibt sich, daß wir in allen in Betracht kommenden Darmteilen (Coeca, Mitteldarm und Enddarm) an denselben Stellen und in denselben Zellen, in denen sich das absorbierte Eisen bzw. Kongorot nachweisen konnten, daß aber in letzterem Fall die Epithelzellen sich immer im ADLERZ'schen Secretionsstadium befanden: schwer färbbares Plasma, Secretvacuolen, deformierte Kerne usw. Wir können demnach für *Periplaneta* folgenden Satz aufstellen:

Im aktiven Epithel der Coeca, des Mitteldarmes und des Enddarmes sind für Secretion und Absorption nicht besondere Zellen differenziert, vielmehr wird Absorption und Secretion in der Weise besorgt, daß dieselben Epithelzellen zu gewissen Zeiten absorbieren, zu anderen Zeiten secernieren, wobei sie ein ganz verschiedenes histologisches Verhalten aufweisen, kurz jede Epithelzelle kann absorbieren und secernieren.¹⁾

1) FRITZ SCHIMMER (41) ist wohl der einzige Autor, der etwas Ähnliches ausspricht. In seiner *Myrmecophila*-Arbeit sagt er gleich am Anfang: „Man hat am Mitteldarm zwei Hauptstadien zu unterscheiden, ein Ruhestadium, das vorzugsweise der Absorption dient und ein Stadium der Zellauflösung, das ausschließlich der Sekretion dient.“ Die Zellauflösung und Regeneration beschreibt er ausführlich. Aber die Behauptung, daß das Ruhestadium der Absorption diene, kann er weder durch eigene Beobachtungen noch durch Literaturangaben tatsächlich belegen. Daher ist diese Bemerkung des Autors für uns belanglos.

II. Vergleichende Untersuchungen an einigen anderen Insecten.

Die bisher geschilderten Untersuchungen wurden zum größten Teil im Winterhalbjahr ausgeführt mit Ausnahme der Darmfüllversuche und der Farbstoffversuche. Erstere machte ich etwa im Juni, letztere erst im folgenden Winterhalbjahr. Sie wurden daher bei diesen vergleichenden Untersuchungen, die im Sommer angestellt wurden, noch nicht angewandt. Außerdem mußte ich mich den ganzen Sommer über noch nebenher mit *Periplaneta* beschäftigen. Auch konnten die zu untersuchenden Vergleichsobjekte entweder nur in einer beschränkten Zeit oder nur in beschränktem Maße herbeigeschafft werden. Alle diese Umstände brachten es mit sich, daß die vergleichenden Untersuchungen nicht genügend eingehend getrieben werden konnten, was auch zum Teil durch die Ungunst der gewählten Objekte bedingt wurde.

Es wurden noch folgende Tiere untersucht: *Carabus auratus* L. und *cancellatus* ILLIG., *Myrmeleon formicarius* L., *Bombus terrestris* L., *Vespa vulgaris* L., *Melolontha vulgaris* L. und *Gryllotalpa vulgaris* L.

Carabus auratus L. und *cancellatus* ILLIG.

Am Darmkanal von *Carabus* ist der Mitteldarm der mächtigste Abschnitt. Das auffallendste an ihm sind die für viele Raubkäferdärme charakteristischen zottenartigen Blindschläuche, die den ganzen Mitteldarm besetzen. Bei *Carabus* kommen sie in zwei Größen vor, und zwar sind beide Größen räumlich getrennt; dadurch erscheint der Mitteldarm in zwei Abschnitte geteilt, einen ersteren kürzeren geraden, an dem die Coeca lang sind, und einen zweiten längeren gebogenen Teil, an dem die Coeca ganz kurz und höckerartig sind. Der Enddarm besteht aus einem eine Schlinge bildenden sogenannten Dünndarm und dem etwas dickeren Rectum. Zur Ermittlung der Funktion des Mitteldarmes sowie der Coeca stellte ich zunächst

Absorptionsversuche

an. Hierbei war es nicht ganz einfach, den Tieren mit der Nahrung in genügender Menge Eisen zu reichen. Fleischstücke oder Blutfibrin nehmen sie gern, wird aber Ferrum oxydatum saccharatum oder Ferrum lacticum darauf gestreut, so zeigen sie deutlich ihr Mißfallen an der gebotenen Nahrung. Ich fand nun, daß sie lebende

Tiere am liebsten nehmen und verfütterte ihnen deshalb Insecten, denen ich vorher möglichst viel von einer konzentrierten Lösung von Ferrum oxydatum saccharatum oder Ferrum lacticum injiziert hatte. Man kann hierzu Insecten jeder Größe nehmen, wenn sie nur nicht zu behend sind, z. B. Küchenschaben werden nicht angegriffen, ebensowenig Stubenfliegen mit beschnittenen Flügeln, dagegen werden Maikäfer nicht verschont; auch eine Maulwurfsgrille wurde im Laufe eines Tages verzehrt. Bei so großen Tieren ist es event. vorteilhaft, wenn man das Opfer so lange festhält, bis der *Carabus* seine Mandibeln fest in das Tier eingesetzt hat; sowie dann die verdauende Wirkung des vom *Carabus* injizierten Ferments begonnen hat, leistet das Opfer nicht mehr viel Widerstand. Wenn nun die Käfer mit der Nahrung eine genügende Menge Eisen aufgenommen haben, werden sie einige Zeit nach dem Mahl getötet und ihre Därme der üblichen Behandlung unterworfen. Der erste Teil des Mitteldarmes mit den langen Coeca wurde etwa parallel der Längsachse geschnitten. Diejenigen Schnitte, auf denen Querschnitte der Coeca, und diejenigen, auf denen Längsschnitte des Mitteldarms und der Coeca sich befanden, wurden aufgelegt. So konnte ich das Verhalten der Coeca in verschiedenen Höhen, ihre Längsschnittbilder, ihre Einmündungen sowie das Mitteldarmepithel selbst bequem studieren. Der zweite Teil mit den höckerigen Coeca und der Enddarm wurden quer geschnitten.

Das Mitteldarmepithel besteht aus ziemlich regelmäßigen cylindrischen Epithelzellen (Fig. 15). Die Kerne sind etwa ovoid, ihre Längsachse parallel der Längsachse der Zelle. Am Rand ist das Chromatin granuliert, in der Mitte bildet es einen unregelmäßigen Haufen. Das ziemlich homogene Plasma ist an der Basis sowie dem freien Rand zu stärker angehäuft, und zwar so, daß bei der Anhäufung immer eine Seite der Zelle bevorzugt ist. Die Oberfläche des Epithels ist glatt und trägt einen gleichmäßigen wohl ausgebildeten Stäbchensaum. Wir haben also hier wieder ein in jeder Beziehung typisches ADLERZ'sches „Ruhestadium“ vor uns. Daß dieses ruhende Epithel absorbiert, sehen wir deutlich an den durchweg zahlreichen feinen Eisenkörnchen, die im oberen Teil der Zellen liegen. Sie liegen in einer bestimmten Zone, die durchgehend einen gleichmäßigen Abstand von der Zelloberfläche einhält. Nach der Seite hin, nach der das Plasma stärker angehäuft ist, sind auch die Eisenkörnchen zahlreicher und reichen etwas mehr in die Tiefe der Zelle. Auch der Stäbchensaum ist blau gefärbt und trägt auf seiner

freien Oberfläche verschiedene Eisenkörnchen. Die Eisenabsorption ließ sich im ganzen Mitteldarm feststellen.

Dieses Mitteldarmepithel setzt sich in die Coeca direkt fort. An der Einmündungsstelle der Coeca ist das Epithel aber ringförmig etwas vorgefaltet (s. Textfig. B). Wenn nun ein solches Coecum in der Schnittebene *a—b* getroffen wird, so sehen wir zwei konzentrische Epithelringe (Fig. 16). Der innere Ring trägt seinen Stäbchensaum nach innen und gehört schon zum Coecumepithel. Der äußere Ring trägt ihn nach außen und gehört noch zum Mitteldarmepithel. Ich hatte

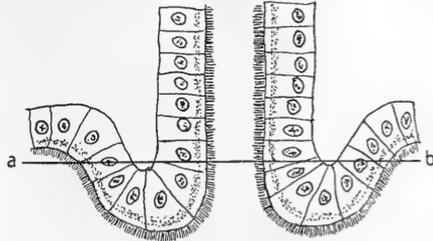


Fig. B.

das Glück, auf meinen Schnitten mehrere derartige Bilder zu finden, woraus ich das geschilderte Verhalten des Epithels bei den Einmündungen der Coeca erschließen konnte. An den längsgeschnittenen Coeca waren diese Verhältnisse nicht so deutlich zu sehen. Beide Epithelien hatten dasselbe Aussehen wie das oben beschriebene Mitteldarmepithel. Der Stäbchensaum war auch hellblau, ihm parallel immer in konstantem Abstand zog sich die Zone der Eisenkörnchen hin. Da diese Eisenkörnchenzone auch dem inneren Epithel nicht fehlte, so ist damit bewiesen, daß mindestens die unteren Partien der Coeca ebenso absorbieren wie das eigentliche Mitteldarmepithel selbst. Sehen wir uns nun einen Schnitt an, der weiter oben quer durch ein Coecum geführt ist (Fig. 17), so finden wir hier ähnliche Verhältnisse. Die Cylinderzellen sind regelmäßig radiär angeordnet. Die Kerne liegen alle so ziemlich in derselben Höhe. Das Plasma ist dem Lumen zu etwas dichter. Die Zelloberfläche ist durchaus regelmäßig und trägt einen ziemlich hohen Stäbchensaum, der nicht blau gefärbt ist. In einem bestimmten Abstand vom freien Zellrand liegt auch hier in der ganzen Zirkumferenz eine Zone mit Eisenkörnchen, die freilich etwas weniger reichlich sind als im Mitteldarmepithel. Wir haben also wieder absorbierendes Ruhestadium. Eigentümlich ist aber, daß das Querschnittsbild außen von einer blauen Linie umgeben ist. Dies kommt vielleicht daher, daß das Blut des Tieres infolge der Eisenabsorption schon etwas eisenhaltig war, und von diesem Eisen kann sich etwas auf der Oberfläche der Coeca niedergeschlagen haben.

Man darf jedenfalls nicht den Schluß ziehen, daß das Eisen in den Zellen vom Blut herkomme und im Begriffe sei von den Zellen secerniert zu werden, denn ich habe oben ausdrücklich festgestellt, daß hier ein Ruhestadium vorliegt. Es sei der Vollständigkeit halber noch hinzugefügt, daß bei Hungertieren sich nirgends Eisen in den Zellen findet, weder im Mitteldarm- noch im Coecumepithel, es kann sich also nicht um „normales“, sondern nur um absorbiertes Eisen handeln. Bei den kleinen Coeca konnte ich Eisenabsorption nicht feststellen. Wir sehen also, daß bei *Carabus* das Epithel des ganzen Mitteldarmes und der großen Coeca absorbiert. Daß das Mitteldarmepithel absorbiert, ist zwar bisher noch nicht bewiesen, wurde aber wie bei fast allen Insecten allgemein angenommen. Darüber, daß auch die Coeca von dieser Funktion nicht auszuschließen sind, habe ich in der Literatur noch nichts gefunden, denn ihnen werden wie allen derartigen Gebilden die Secretion der Darmsäfte zugeschrieben. Der einzige, der sich bisher experimentell mit den Coeca beschäftigt hat, ist SIRODOT (44). Ich werde aber erst später seine Untersuchungen näher erwähnen und jetzt kurz auf den Enddarm eingehen und dann die Secretionsversuche besprechen.

Der Enddarm besteht aus einem eine Schlinge bildenden sogenannten Dünndarm und einem angeschwollenen Rectum. Im Dünndarm, der höchstens noch für Absorption in Betracht kommen könnte, bildet das Epithel wenige starke Falten, welche das Lumen bedeutend verkleinern und es im Querschnitt sternförmig erscheinen lassen. Im Lumen waren immer nur ganz spärliche Inhaltmassen. Das Epithel besteht aus regelmäßigen kleinen Zellen und ist innen mit einer Cuticula ausgekleidet. Ich habe in diesen Zellen niemals eine Spur Eisen beobachtet, auch macht der ganze Habitus des Epithels den Eindruck, als ob es ein in jeder Beziehung physiologisch bedeutungsloses Epithel wäre.

Secretionsversuche.

Die injizierten Tiere wurden nach einigen Stunden getötet und die Därme in der üblichen Weise behandelt. Die beiden Teile des Mitteldarmes wurden wieder so geschnitten, wie ich es oben angegeben habe, der erste längs, der zweite quer. Die Mitteldarmzellen bieten nun ein ganz anderes Bild als oben bei den Absorptionsversuchen. Sie sind nicht mehr so regelmäßig. Der Kern erscheint größer, sein Chromatin in Auflösung begriffen und daher die Kern-

konturen weniger hervortretend. Der äußere Rand der Zellen ist unregelmäßig, der Stäbchensaum verschwunden, das Plasma unregelmäßig verteilt, also in jeder Beziehung Secretionsstadium. Bedeutungsvoll für uns aber ist, daß in den basalen Teilen der Zellen sich fast regelmäßig eine größere oder kleinere Menge von deutlichen Eisenkörnchen vorfanden. Es ist somit für dieses Epithel die Secretionsfunktion histologisch und experimentell bewiesen. Da wir aber oben gesehen haben, daß dieselben Zellen in ihrem Ruhestadium das Eisen absorbieren, so haben wir damit auch für das Mitteldarmepithel von *Carabus* die Doppelfunktion der Mitteldarmzellen — Absorption im Ruhestadium und Secretion im Tätigkeitsstadium — nachgewiesen.

In den Coeca liegen leider die Verhältnisse nicht ganz so günstig wie im Mitteldarmepithel selbst. Auf Schnitten ist die Muscularis und die basale Bindegewebslage stark blau gefärbt, auch sind die basalen Zellkonturen durch starke Blaufärbung hervorgehoben, und die basalen Teile der Zellen haben einen blauen Schimmer. Es gelingt aber nicht bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen diesen blauen Schimmer in feinste blaue Granula aufzulösen, vielmehr verschwindet er dann nahezu, ein Zeichen, daß es eben nur ein Schimmer ist, der vielleicht durch das stark eisen-durchtränkte subepitheliale Gewebe hervorgebracht wird und der als solcher nicht in Betracht gezogen werden darf. Allein die histologischen Verhältnisse der Zellen verraten uns ihre Funktion deutlich. Sie sind durchweg vollkommen secretorisch, oft noch mehr als die Mitteldarmzellen. Wir dürfen also mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß auch die Coecumzellen secernieren, um so mehr als auch in der Literatur vielfach ähnliche Ansichten ausgesprochen wurden, worauf wir weiter unten zu sprechen kommen. Wir haben oben für das Ruhestadium der Coecumzellen Absorption festgestellt, also dürften auch die Epithelzellen der Coeca in derselben Weise wie die Mitteldarmzellen absorbieren und secernieren.

Der Enddarm bot bei Secretionsversuchen dasselbe Bild wie bei den Absorptionsversuchen. Wir haben also keinen Anhaltspunkt dafür, seinen Epithelzellen irgendwelche Aktivität zuzusprechen.

Wie schon angedeutet, ist die Secretionsfunktion der Coeca in der Literatur schon mehr oder weniger erörtert worden. SIRODOT (44) ging auf mechanischem Wege vor, indem er einem lebenden Tier eine Nährlösung in den Mitteldarm injizierte. Darauf untersuchte er es und fand, daß der Mitteldarm und die Coeca sich gefüllt

hatten, was zunächst auf Absorption von seiten der Coeca zu deuten schien. Zur Kontrolle untersuchte er dann Hungertiere und fand auch bei ihnen die Coeca gefüllt vor. Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigten die Zellen die Struktur von Drüsenzellen. Er schloß daraus, daß auch beim Injektionsversuch die Coeca nur durch das Secret gefüllt waren und daß es sich also bei diesen Coeca lediglich um Drüsenorgane handelt. Diese Beweisführung gegen die Absorption der Coeca ist natürlich für uns bedeutungslos, denn es stimmt durchaus mit den bisherigen Erfahrungen überein, daß die Coeca von Hungertieren drüsigen Charakter haben, da secretive Zellen immer besonders lebhaft secernieren, wenn das betreffende Tier hungert [vgl. z. B. DEEGENER (11)]. Ähnliche Coeca wurden von anderen Autoren bei Wasserraubkäfern beschrieben, so von PLATEAU (33) bei *Hydrobius*: „Il [der Mitteldarm] est garni à sa surface extérieure et sur toute sa longueur, d'un nombre énorme de coecums saillants“, die der Secretion dienen, aber viel kleiner sind als bei *Carabus*. Über die Coeca von Carabiden und Dytisciden sagt er: „tout dans les coecums des Dytiques et des Carabes prouve la structure glandulaire véritable et qu'on ne peut les ranger autrement que parmi les organes sécréteurs“. Letztere Behauptung ist freilich, wie wir gesehen haben, einseitig.

BIZZOZERO (7) beschrieb die Coeca bei *Dytiscus* und erklärte sie für Secretionsorgane. Er fand an ihren blinden Enden Regenerationszentren.

MECKEL (26) sah bei *Dytiscus* im Lumen der Coeca, deren Epithel dem Mitteldarmepithel ähnlich sei, große, optisch dem Fett ähnliche Kugeln, die er für Fermente zu halten geneigt ist.

DEEGENER (11) endlich unterschied bei *Macrodytes (Dytiscus) circumcinctus* 3 Zellarten: intercryptale Zellen und an den Crypten (= Coeca) glatte Cryptenzellen und Zottenzellen. Alle drei sind secretorisch (Secretkugeln). Das spezielle Verhalten bei der Secretion ist etwas verschieden, wobei die Zottenzellen mehr Ähnlichkeit mit den intercryptalen Zellen haben. Er vermutet, daß diese beiden Zellarten auch resorbieren können. Falls DEEGENER unter den „glatten Cryptenzellen“ die am blinden Ende sitzenden Zellen meint, so hat sich bei meinen Untersuchungen diese Vermutung bestätigt. Das eine aber ist festzuhalten: wenn DEEGENER 3 Zellarten unterscheidet, so geschieht dies nur auf Grund von Unterschieden der Lage und des Alters (die glatten Cryptenzellen sind wohl jüngere

Zellen); morphologisch und im ausgewachsenen Zustand physiologisch sind die Zellen des Mitteldarmes und der Coeca gleichwertig.

Myrmeleon formicarius L.

Es wurden nur die unter dem Namen „Ameisenlöwe“ bekannten Larven untersucht.

Ich hielt die Tiere in zylindrischen Gläsern, deren Boden $1\frac{1}{2}$ bis 2 cm hoch mit Erde bedeckt war. Hier legten sie alsbald ihre bekannten Trichter an und wurden dann mit kleinen Ameisen oder Stubenfliegen, denen, um sie bequemer benutzen zu können, die Flügel gestutzt worden waren, gefüttert. Bevor die Ameisen in die Gläser gegeben wurden, setzte ich ihnen eine konzentrierte Zuckerlösung vor, die eine größere Menge Ferrum lacticum enthielt. Die Ameisen nahmen die süße Speise begierig auf. Bei den Stubenfliegen kommt man damit nicht so gut zum Ziel, denn sie saugen den süßen Saft langsamer und nicht in so großen Mengen. Ich spritzte ihnen deshalb einfach eine gute Dosis konzentrierter Ferrum lacticum-Lösung in den Leib. Diese starke Injektion und das Flügelstutzen störte ihr Wohlbefinden nicht im mindesten, denn sie blieben, wenn sie nicht bald eine Beute der Ameisenlöwen wurden, andauernd vollkommen munter.

Wenn die Larven sich 1—2 Tage von Fliegen oder Ameisen genährt haben, werden sie getötet. Die Präparation ist bei diesen kleinen Tieren etwas schwierig. Sind die Larven noch sehr klein, so bettet man am besten das ganze Adomen der Tiere in Paraffin ein, nachdem man vorher an einer Stelle den Leib vorsichtig eröffnet hat, um die Einwirkung der Reagentien zu beschleunigen. Ist das Abdomen eingebettet, so kann mit einem guten Skalpell leicht das Chitinintegument entfernt werden, worauf das übrige noch einmal eingebettet wird. Die Cylinderzellen des sackartigen Mitteldarmes sind ziemlich breit und fast kubisch, die Kerne entsprechend groß. Das Plasma ist schaumig und enthält in den oberen zwei Dritteln reichlich Eisengranula, die in der Hauptsache so angeordnet sind, daß sie die Schaumstruktur des Plasmas deutlich hervortreten lassen. Damit ist, wie zu erwarten war, die Absorption im Mitteldarm von *Myrmeleon* erwiesen. An Injektionsversuche war hier nicht zu denken, da ich nach den Fütterungsversuchen nur noch ganz kleine Larven hatte.

Hymenopteren.

An folgenden Hymenopteren wurden Absorptionsversuche ausgeführt: *Bombus terrestris* L. und *Vespa vulgaris* L. Bei solchen Hymenopteren ist die Eisenfütterung ja leicht zu bewerkstelligen. Man setzt den Tieren einfach eine konzentrierte Zuckerlösung vor, die in genügender Menge Ferrum lacticum enthält.

Bei der Hummel schien das Mitteldarmepithel nicht mehr ganz sein normales Aussehen zu haben. Die Zellen waren etwas breit, die Kerne unregelmäßig, teils größer, teils kleiner, das Plasma hatte viele größere Vacuolen, kurz das ganze Aussehen erinnerte an secretorisches Epithel. Die Zellen enthielten deutliche Eisenkörnchen, und zwar befanden sich diese im intervacuolären Plasma, was ein Zeichen ist, daß sie nicht durch Secretion zu erklären sind. An der unebenen Oberfläche waren sie am reichlichsten vertreten und verloren sich allmählich der Basis zu, was auch auf ihre absorptive Natur hindeutet. Außerdem war der Inhalt des Darmes stark eisenhaltig. Die peritrophische Membran zeigte sich wie bei *Periplaneta* stark blau, also durchlässig, auch zwischen peritrophischer Membran und Epithel fand sich viel Eisen, während jenseits des Epithels kein Eisen lag. Dies alles sind wohl untrügliche Hinweise darauf, daß das Eisen nur auf dem Wege der Absorption in das Mitteldarmepithel gelangt sein kann.

Der Enddarm hat ein auf dem Querschnitt sternförmiges Lumen. Die Zellen sind klein und tragen eine deutliche Cuticula. Sie enthalten nie Eisen und dürften wie bei *Carabus* inaktiv sein. Dazu kommt, daß das Lumen nur sehr spärlich Inhaltsmassen enthält. Der Enddarm ist also wohl nur ein ausleitender Apparat.

Am besten hat sich die Wespe in der Gefangenschaft gehalten. Der Inhalt ihres Mitteldarms war stark eisenhaltig, ebenso die peritrophische Membran von Eisen durchtränkt. Das Mitteldarmepithel besteht aus regelmäßigen Cylinderzellen, welche die Merkmale des Ruhestadiums tragen. In einem bestimmten Abstand von der kontinuierlichen Zelloberfläche liegt ähnlich wie bei *Carabus* eine ziemlich breite Eisenkörnchenzone. Die Körnchen sind fein und sehr zahlreich. Dem Lumen zu ist die Zone nicht so scharf abgegrenzt wie bei *Carabus*, aber sie ist breiter und reicht mehr in die Tiefe, an manchen Stellen bis beinahe an den Kern.¹⁾ Dieses

1) An manchen Stellen trug jede Epithelzelle ein blasenartiges Ge-

Absorptionsbild ist eine Ergänzung und weitere Stütze zu den Befunden bei der Hummel; denn da die Tiere ziemlich nahe verwandt sind, dürfen wir wohl mit Recht schließen, daß die Mitteldärme, die im Prinzip bei allen von mir untersuchten sozialen Hymenopteren dieselbe Ausbildung zeigen, auch dieselbe Funktion, nämlich Absorption, haben, um so mehr als die Enddärme — der Enddarm der Wespe zeigte dasselbe Bild wie derjenige der Hummel — keine Absorption zu leisten scheinen. Nach dieser funktionellen Analogie dürfen wir wohl auch im Mitteldarm der Biene Absorption erwarten. Dies wurde ja auch bisher allgemein für die Mitteldärme der meisten Hymenopteren angenommen; es liegen hierüber fast keine literarischen Angaben vor, nur SCHIEMENZ (40), der sich mit der Frage über das Herkommen des Futtersaftes bei Bienen befaßte, fand Fettröpfchen in gewissen Mitteldarmzellen.

Melolontha vulgaris L.

Der Maikäfer hat, wie alle pflanzenfressenden Lamellicornier, einen sehr langen Darm, an dem man sich nur schwer orientieren kann. Dies ist wohl mit ein Grund, warum der Darm der so bekannten und im Mai meist leicht in genügender Menge zu beschaffenden Tiere wie auch verschiedener anderer pflanzenfressenden Lamellicornier so wenig Bearbeiter gefunden hat. Daß derartig lange Därme wenig beliebt sind, geht schon daraus hervor, daß Angaben über den kürzeren Larvendarm häufiger sind als über den Darm der Imago. Der sehr lange Mitteldarm ist an sich durchweg gleichmäßig dick. Nur die Nahrungsmassen veranlassen einzelne Anschwellungen, deren Ort aber variabel ist. Der Enddarm beginnt mit einem dünnen kurzen Verbindungsstück und zerfällt dann der Hauptsache nach in drei Teile, einen ziemlich kurzen, stark geschwollenen Dickdarm, einen etwas längeren Dünndarm und ein kurzes Rectum.

Absorption.

Die Eisenfütterungsversuche wurden in der Weise angestellt, daß ich entweder eine konzentrierte Lösung von Ferrum lacticum

bilde, das fast wie eine Secretblase aussieht. Dies widerspricht aber gänzlich dem übrigen Aussehen der Zellen, so daß wir es hier wohl mit einem Kunstprodukt infolge Alteration im Sinne von VIGNON (46) und SEMICHON (42) zu tun haben.

auf Kastanienblätter strich oder fein zerhackte Kastanienblätter mit der Eisenlösung zu einem Brei verarbeitete. Die eisenbestrichenen Blätter wurden aber bevorzugt. Um dann einigermaßen einen Anhaltspunkt dafür zu haben, wo etwa absorbiertes Eisen zu treffen sein könnte, machte ich am ersten herauspräparierten Darm eine makroskopische Voruntersuchung. Der Darm wurde der ganzen Länge nach aufgeschnitten und mit einem feinen Pinsel sorgfältig gereinigt. Dann wurde an ihm die Berliner Blaureaktion hervorgerufen. Der lange Mitteldarm färbte sich nirgends, dagegen färbte sich vom Enddarm der sogenannte Dickdarm. Dieser weist zahlreiche nach innen vorspringende Falten auf, die mit unbewaffnetem Auge ganz deutlich zu sehen sind und die sehr stark blau gefärbt erschienen. Es war daher Aussicht vorhanden in diesem Darmteil Absorption feststellen zu können. Von einem Tier, das 2 Tage eisenhaltige Blätter gefressen hatte, und in dieser Zeit frißt ein Maikäfer bekanntlich ziemlich viel, wurden nun Darmquerschnitte gemacht. Obgleich bei der Voruntersuchung der Mitteldarm sehr wenig Hoffnung machte und er sehr lang und unübersichtlich ist, wollte ich es doch nicht unterlassen, von ihm wenigstens einige Schnitte aus verschiedenen Regionen anzufertigen. Ich bettete ihn ein in Stücken von 5—10 mm Länge und nahm von jedem Stück einige Schnitte. Nirgends war eine Spur von Eisen in den Zellen zu sehen, sie hatten meist secretorischen Habitus. Man darf wohl kaum daraus den Schluß ziehen, daß der ganze lange Mitteldarm ausschließlich der Secretion dient, sondern in Analogie mit dem, was wir bei *Periplaneta* gefunden haben, dürften auch die Mitteldarmzellen von *Melolontha* eine wechselnde Funktion haben (Secretion und Absorption). Außerdem beschreibt MINGAZZINI (29) für verschiedene pflanzenfressende Lamellicornier typische Ruhe- und Secretionsstadien. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß auch bei Lamellicorniern die Mitteldarmzellen im Ruhestadium absorbieren.

Der Enddarm gewährte im Querschnitt einen ganz eigentümlichen Anblick. Sehen wir uns ein Gesamtquerschnittsbild (Fig. 14) an, so fällt uns auf, daß das Epithel, soweit es Falten bildet, mit einer ungemein dicken Cuticula versehen ist, wie sie ähnlich auch MINGAZZINI bei einigen Lamellicorniern beschrieben hat. Die Cuticula fehlt an allen Stellen, wo das Epithel ohne Faltenbildung direkt der Ringmuscularis anliegt, und meistens, wenn das Epithel nur ganz kleine Falten bildet. Sie ist etwa 3—5mal so dick wie das Epithel selbst. Diese Cuticula ist es, die bei der makrosko-

pischen Voruntersuchung den Eindruck erweckte, als haben die Falten sich mit größeren Mengen von Eisen beladen. Sie ist stark mit Eisen imprägniert (Fig. 15) und zwar so, daß die basalen dem Epithel aufgelagerten Partien am stärksten blau erscheinen. Zwischen dem Epithel und der blauen Cuticula liegt aber ein schmales ungefärbtes Band. In der Cuticula verblaßt das Blau allmählich nach dem Lumen zu und ist in den oberen Partien fast ganz verschwunden, nur der äußerste Rand ist wieder von zahlreicheren feinen Eisenkörnchen eingefäbt. Das Epithel ist ein Pflasterepithel, die Zellen sind meist breiter als lang, die Kerne im Verhältnis zu den Zellen sehr groß und enthalten das Chromatin als Körnchen. Das Plasma ist ziemlich gleichmäßig verteilt und vollkommen eisenfrei. Dieses eigentümliche Verhalten zeigten alle Tiere, die ich in der angegebenen Weise gefüttert hatte, aber immer nur im Dickdarm. Das Dünndarmepithel hat eine weniger dicke Cuticula, die aber fast überall abgehoben ist; die Eiseneinlagerungen fehlen hier eher. Ich untersuchte auch ein Tier, das nicht mit Eisen behandelte Blätter gefressen hatte, und fand bei ihm dieselben blauen Niederschläge. Dies kommt entweder daher, daß auf diese Blätter eben auch etwas von dem Ferrum lacticum-Staub sich abgesetzt hatte, oder von dem natürlichen Eisengehalte des Blattes. Leider habe ich kein frisch gefangenes Tier untersucht, woran ich dies wohl hätte entscheiden können. Daß es sich hierbei aber nicht um normales Eisen handeln kann, geht daraus hervor, daß bei einem Tier, das 2 Tage lang gehungert hatte, die Eisenniederschläge geschwunden waren. Alle diese Erscheinungen, das Vorhandensein von starken Falten, offenbar zwecks Oberflächenvergrößerung, sodann nach Genuß von eisenhaltiger Nahrung die bedeutenden Eiseneinlagerungen in der dicken Cuticula, das zeigt, daß diese Cuticula durchlässig ist für etwaige gelöste Nahrungsmassen, endlich das gänzliche Verschwinden des Eisens nach einer relativ kurzen Hungerszeit beweisen zwar nicht, machen es aber wahrscheinlich, daß im Dickdarm des Maikäfers Absorption stattfindet. Die Tatsache, daß die Zellen kein Eisen aufgenommen haben, müßte dann damit erklärt werden, daß man auch für sie ein refraktäres Verhalten dem Eisen gegenüber annimmt. Die Nahrung dringt wohl auf osmotischem Wege durch die Cuticula in das Epithel, eine Ansicht, die auch BERLESE (4) teilt, da aber das Eisen nicht aufgenommen wird, so wird es in der Cuticula niedergeschlagen und muß sich naturgemäß in den dem Epithel zunächstliegenden Partien am dichtesten ablagern. Inwie-

weit aber diese Vermutungen der Wirklichkeit entsprechen, das müssen spätere Untersuchungen lehren.

Vergleichen wir hiermit, was MINGAZZINI (29) uns über diese Frage mitteilt. Er hat sich allerdings mehr mit den Larven beschäftigt als mit den für uns wichtigeren Imagines, auch hat er den Maikäfer selbst nicht in seine Untersuchungen einbezogen. Der Enddarm der Lamellicornierlarve beginnt nach seiner Darstellung mit einem Dünndarm (Tenue), was er für eine „valvola“ oder ein „organo trituratore“ hält. An ihn schließt sich der wichtige Dickdarm (Sacco) an, der in seinem inneren Bau nach MINGAZZINI's Beschreibung Ähnlichkeit mit dem Dickdarm des Maikäfers hat: „Tutto l'epitelio collo strato di chitina forma molte pieghe in direzione irregolari e di lunghezza variabile.“ Über die Bedeutung des Saccos sagt er uns folgendes: „Tutta la costituzione del sacco fa chiaramente vedere come la sua funzione sia di assorbire gli alimenti ingeriti dalla larva e modificati dall'azione dei succhi digestivi segregati dall' mesenteron,“ und: „Inoltre le areoli di assorbimento, forate tutte da una granda quantità di pori-canali, ed i pori-canali sparsi irregolarmente sulla superficie della chitina nell' *Oryctes* e *Phyllognathus*, indicano ivi è il luogo per il quale le materie alimentari penetrano nel interno del epitelio sottostante per poi entrare nel circolo sanguigno.“ Außerdem hat MINGAZZINI ein Totalpräparat von *Anomala* im Moment der Absorption gemacht. Daran ist zu sehen, daß die Absorption in zahlreichen Feldchen den „areole di assorbimento“ stattfindet und außerdem „è però caratteristico come le particelle alimentari non passano per tutti i pori-canali, ma solo in quelli che corrispondono ai limiti delle cellule dell' areola“. Für MINGAZZINI ist demnach die Absorption im Sacco eine feststehende Tatsache. Es ist nur schade, daß er diese „pori-canali“ nicht besser abgebildet hat. Ich konnte ähnliche Poren beim Maikäfer nicht entdecken. Bei der Ähnlichkeit mit dem Maikäferdickdarm und dem ganzen Bau dieser Gebilde ist Absorption wahrscheinlich und dürfte wohl morphologisch dieser Sacco mit dem Maikäferdickdarm übereinstimmen, denn ich habe auch vor dem Sacco einen allerdings kurzen dem von *Periplaneta* ähnlichen „Dünndarm“ beobachtet, der auch wie eine „Valvola“ oder ein „organo trituratore“ gebaut ist. Was MINGAZZINI über den Bau des Enddarmes der Imagines sagt, ist schwer mit dem zu vereinigen, was ich beim Maikäfer fand. Offenbar ist der Enddarm bei verschiedenen Lamellicorniern sehr verschieden gebaut, was auch daraus hervorgeht, daß MINGAZZINI genötigt war, die End-

därme für jede der untersuchten Formen extra zu beschreiben. Bei allen Lamellicorniern könne man aber, sagt er dann, drei Teile unterscheiden, von denen sich der mittlere besonders hervorhebt. Dieser Teil entspreche dem Sacco der Larven. In ähnlicher Weise wie bei den Larven hat er hier wie bei *Anoxia* Absorption festgestellt: „La cuticola chitinoso isolata . . . mostrava nelle parti rientranti dei villi, la ovè mancano le spine, gruppi irregolari di pori-canali, necessari per l'effettuarsi dell'assorbimento.“ Auf den Maikäfer übertragen würde sich etwa folgendes ergeben: Dem ersten Enddarmabschnitt (Tenue) von MINGAZZINI's Schilderung entspricht beim Maikäfer der Teil, den ich Verbindungsstück genannt habe, dem zweiten absorbierenden Abschnitt das, was ich beim Maikäfer Dickdarm und Dünndarm nannte, die ja beide einen ähnlichen inneren Bau haben. Der dritte Teil ist das Rectum. Ein Unterschied zwischen der Schilderung von MINGAZZINI und der meinigen besteht aber darin, daß MINGAZZINI im absorbierenden zweiten Teil eine dünne Cuticula mit langen Stacheln beobachtete, während ich eine sehr starke und dann eine mäßig dicke Cuticula sah. Ich bin aber nicht ganz sicher, ob die obige Gegenüberstellung der Enddarmteile des Maikäfers mit denen der von MINGAZZINI untersuchten Teile den tatsächlichen Verhältnissen entspricht. Jedenfalls liegen hier nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten in der Enddarmausbildung vor, welche der vergleichenden Untersuchung erschwerend in den Weg treten.

Secretion.

Nachdem über Absorption nichts Sicheres festzustellen war, wollte ich es doch nicht unterlassen, Eiseninjektionsversuche anzustellen. Es wurde 3 Tieren eine Lösung von Ferrum lacticum in die Leibeshöhle injiziert. Das 1. Tier wurde nach $7\frac{1}{2}$ Stunden getötet. Im Mitteldarm hat das Epithel vielfach secretorischen Habitus, besonders im unteren Teil. Im subepithelialen Gewebe fanden sich oft reiche Einlagerungen von Eisen, besonders die Muscularis war meistens mehr oder weniger blau, an einer Stelle befand sich viel Eisen an der Basis, und die Muscularis war hier stärker blau. Im Enddarm waren durchweg die basalen und teilweise, so besonders im Dünndarm, auch die seitlichen Zellgrenzen blau. Bei letzterem scheinen auch in den Zellen feine blaue Granula vorhanden zu sein. Im Dickdarm fanden sich in der Cuticula mehr oder weniger starke Eisenniederschläge. Beim 2. Tier, das nach 8, und beim 3., das nach

7 Stunden getötet wurde, waren die Eisenniederschläge ziemlich schwach, sowohl in der Dickdarmcuticula wie in der Mitteldarm-muscularis. Das Mitteldarmepithel war fast durchweg secretorisch, aber eisenfrei.

Diese Befunde geben uns ziemlich wenig Aufschluß. Darüber, ob ein Teil des Enddarmes secerniert, lassen sie keine Vermutungen zu. Dagegen machen es die histologischen Bilder des Mitteldarmes wahrscheinlich, daß das gesamte Mitteldarmepithel secerniert, eine Ansicht, die von allen Autoren, die sich mit Därmen von pflanzenfressenden Lamellicorniern befaßt haben, vertreten wird, so von SIRODOT (44), BIZZOZERO (7) und MINGAZZINI (29).

Gryllotalpa vulgaris L.

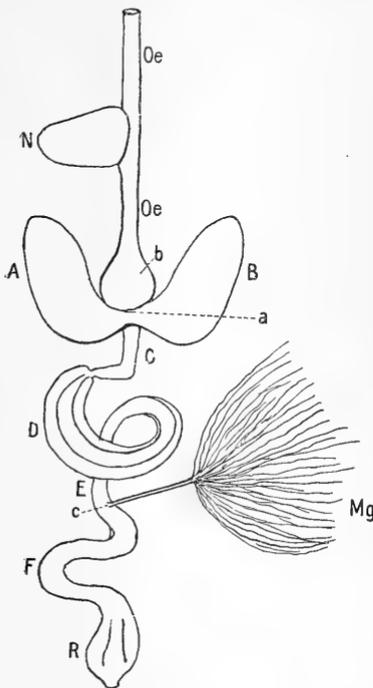


Fig. C.

Nach DUFOUR (aus D. SHARP „Insects“).

Gryllotalpa zeichnet sich durch einen abweichend gebauten Darm aus. Dieser abweichende Bau bringt es mit sich, daß man bei diesem Tier noch nicht ganz klar darüber ist, welche Teile dem Mittel- und Enddarm zuzurechnen sind. Äußerlich betrachtet bietet er sich etwa folgendermaßen dar (Textfig. C): er beginnt mit einem dünnen Ösophagus (Oe), der einen seitlichen Kropf (Kr) trägt und vor einer Anschwellung (b) endet. Der Darm setzt sich hinter b in einen kurzen dünnen Abschnitt (C) fort, der an seinem Anfang, hinter b, zwei große seitliche Taschen (A und B) trägt. Es folgt ein dickeres gebogenes äußerlich längsgestreiftes Stück D, dann verringert sich der Durchmesser wieder für eine kurze Strecke E, in welche der Sammelgang der büschelförmig angeordneten MALPIGHI'schen Gefäße (Mg) mündet. Hernach erweitert sich der Durchmesser wieder etwas, und nach einigen Krümmungen (F) endet der Darm mit einem

bulbösen Rectum (*R*). Wie ist nun der Darm einzuteilen? Der Vorderdarm geht bis *a*, und die bulböse Verdickung *b* entspricht demnach dem Kaumagen. Wie weit geht aber der Mitteldarm? Auch die Lösung dieser Frage scheint auf den ersten Blick nicht sehr schwierig. Bei den meisten Insecten beginnt der Enddarm an der Einmündungsstelle der MALPIGHI'schen Gefäße, was bei *Gryllotalpa* die Stelle *c* ist. Demnach wäre das Stück zwischen *a* und *c* der Mitteldarm, und die sonst bei Orthopteren am Anfang des Mitteldarms vorkommenden Coeca wären hier durch die beiden Taschen *A* und *B* vertreten. Dies ist auch die Ansicht der meisten Autoren. FRENZEL (14) aber ist hierüber anderer Meinung: „In allen mir bekannt gewordenen Fällen ist zwar der Mitteldarm von bedeutender Länge und Ausdehnung, jedoch macht *Gryllotalpa* hiervon eine merkwürdige Ausnahme, da hier ein Mitteldarm als solcher überhaupt kaum vorhanden ist, sondern nur in Form von zwei paarigen nicht allzu grossen Säcken besteht, welche sich seitlich am Ende des Vorderdarms ausstülpfen, worauf sich sofort der chitinöse Enddarm ansetzt, der von ausserordentlicher Länge und Dicken-Entwicklung ist. Ueber diesen merkwürdigen Verhalt geben zunächst Schnittbilder Aufschluss. Behandelt man ferner noch zur Sicherheit den ganzen Darmtractus mit Kalilauge, so sieht man, wie binnen kurzem die beiden seitlichen Säckchen verschwinden, während der ganze Schlauch in einem Zusammenhang bestehen bleibt, also innen vollständig chitinös ist. Beim Zerren reisst er höchstens an der Uebergangsstelle des Vorderdarms und Mitteldarms aus einander.“ Der Darm von *Gryllotalpa* besteht also nach FRENZEL aus folgenden Teilen: 1. dem Vorderdarm, „welcher als dünne Speiseröhre beginnend, sich zuerst zu einer unpaarigen Ausstülpung erweitert. Von hier aus setzt er sich als dünner Schlauch bis zu dem sogenannten Kaumagen fort, welcher mit Hartgebilden ausgerüstet und von besonderem Umfang ist“, 2. dem Mitteldarm mit zwei seitlichen Ausstülpungen an der Stelle, wo 3. der Enddarm sich direkt an den Vorderdarm anschließt. Etwa in der Mitte des Enddarms liegen die MALPIGHI'schen Gefäße. — Ich bin geneigt, diese heute kaum anerkannte Ansicht FRENZEL's zu teilen. Ich meine, daß die beiden seitlichen Säcke den Coeca anderer Orthopteren entsprechen, denn ähnliche Gebilde wurden bei Grillen und Locustiden beschrieben. So sagt MECKEL (26): „Bei den meisten Orthopteren finden sich am Magen drüsige Fortsätze, und zwar bei *Blatta* und *Mantis* deren 7—8, *Truxalis* und *Aceridium* 6, *Gryllus*, *Gryllotalpa* und *Locusta* 2. Bei den letzteren sind dicht hinter

dem Kaumagen zwei kurze und weite Blindsäcke.“ Auch PLATEAU (33) berichtet bei einer Heuschrecke von zwei großen Taschen, die zusammen ein herzförmiges Gebilde darstellen. LÉGER u. DUBOSCQ (25) beschreiben es bei den Grillen: „L'intestin moyen des Grillons se compose de deux grands coecums situés de part et d'autre du gésier, auxquels fait suite une portion tubuleuse dont l'axe diffère sensiblement de l'axe de l'intestin postérieur.“ Der eigentliche Mitteldarm ist meiner Ansicht nach entweder verschwunden, oder er hat infolge funktioneller Anpassung seine Struktur so geändert, daß er histologisch vollständig den Habitus des Enddarms angenommen hat. Dieser Darmteil trägt nämlich, ähnlich wie der Dickdarm des Maikäfers, starke ins Lumen vorspringende Epithelfalten. Die Zellen haben durchaus den Typus der Enddarmzellen. Sie sind für Mitteldarmzellen sehr klein (man vergleiche hierzu die in derselben Vergrößerung angefertigten Figg. 1 u. 16), ihr Plasma ist ziemlich homogen, nach dem Lumen zu etwas kompakter, die Kerne haben grobkörniges Chromatin und sind etwa kreisrund, über alle Zellen legt sich die schon von FRENZEL erwähnte starke Cuticula, welche an den Falten starke Stacheln trägt, deren Länge ungefähr der Höhe der Epithelzellen entspricht. Die Falten sind übrigens ungleich ausgebildet, an der einen Darmseite sind sie etwa doppelt so hoch wie an der anderen, und nur diese höheren Falten tragen die Stacheln. Mit Eisenfütterung hatte ich leider keine positiven Erfolge. Zuerst fütterte ich Kartoffeln, die mit Ferrum lacticum-Lösung getränkt waren. Der Inhalt des Darmes enthielt daraufhin reichlich Eisen, in den Zellen war nichts zu finden. Dann versuchte ich noch eine andere Art das Eisen beizubringen. Ich hatte bemerkt, daß Hungertiere immer den Darm voll Erde hatten. Ich hielt die Tiere nun einfach einige Zeit in Erde, die ständig mit Eisenlösung befeuchtet wurde. Der Darm zeigte wieder den erdigen Inhalt, der sich bei der Schnittuntersuchung als stark eisenhaltig erwies. Hierbei hatte sich das Eisen auch etwas zwischen den Stacheln niedergeschlagen. In den Zellen war kein Eisen zu finden. Darmfüllversuche mit Ferrum lacticum am sogenannten „Mitteldarm“¹⁾ und eigentlichen (postmalpighischen) Enddarm fielen negativ aus. Man kann nicht daran denken, ihm eine bedeutendere secretive Funktion zuzuschreiben, da die Secretions-, d.h. Eiseninjektions-

1) Gemeint ist der Teil zwischen den seitlichen Taschen und der Einmündung der MALPIGHI'schen Gefäße.

versuche hierfür keinen bestimmten Anhaltspunkt gaben, vielmehr sehr unbestimmt ausfielen. Eines war aber doch auffallend, nämlich daß nach Eiseninjektion sich das Eisen zwischen den erwähnten Stacheln in großer Menge niederschlug (Fig. 16), so daß ein Bild entstand, das viel Ähnlichkeit hatte mit dem Maikäferdickdarm nach Eisenfütterung. In den Zellen war kein Eisen zu sehen. Vielleicht kommt diese Erscheinung daher, daß bei der Injektion die Kanüle in den Darm eingedrungen war. Dagegen dürften die beiden taschenartigen Coeca Secretionsfunktion haben, da ihr Epithel immer deutlichen secretorischen Habitus zeigte, während hier wohl Absorption, wenn sie überhaupt vorkommt, ziemlich zurücktritt. Nach der Darstellung von CUÉNOT (10) ist Secretion für die Coeca die einzig mögliche Funktion und Absorption ausgeschlossen: „A l'extrémité du filtre oesophagienne sont attachées quatre lamelles chitineuses (DUFOUR) qui s'imbriquent les unes dans les autres de façon à constituer une conduite, une sorte d'entonnoir qui pend jusqu'au debut de l'intestin terminal; les aliments tombent directement dans ce dernier sans toucher les parois de l'intestin moyen [daher Absorption ausgeschlossen, Verf.]. Ces lamelles qui constituent la valvule oesophagienne, se retrouvent aussi (au nombre de quatre ou six) chez les Forficules, Grillons et Acridiens, mais comme l'a déjà remarqué EBERLI, il n'y a que chez *Gryllotalpa* qu'elles remplissent à elles seules la fonction de la membrane péritrophique, cette dernière n'existe pas chez *Gryllotalpa*, comme on peut s'y attendre.“ CUÉNOT rechnet also mit FRENZEL den fraglichen Abschnitt zum Enddarm. Es ist aber, wie gesagt, nicht ausgeschlossen, daß er ein infolge funktioneller Anpassung metamorphosierter Mitteldarm ist. Die Metamorphose bezweckte einerseits gute Absorptionsfähigkeit, was zur Faltenbildung führte, und andererseits Schutz des Epithels vor den stark erdehaltigen Inhaltmassen; hierzu wäre wohl eine peritrophische Membran zu schwach gewesen, und es wurde daher eine starke vielfach stachelbewehrte Chitincuticula ausgebildet. Im Zusammenhang damit haben dann auch die Zellen Form und Größe von Enddarmzellen angenommen. Beide Theorien, die Metamorphosetheorie und die Reduktionstheorie, haben ihre Schwierigkeiten. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zur Klärung dieser Frage wäre daher hier sehr erwünscht.

Es sei noch beigefügt, daß, wenn wir den fraglichen Darmteil zum Enddarm rechnen, der Darm des Flußkrebsees einigermaßen ein Analogon hierzu bildet, insofern als auch hier, wie bekannt, nach dem

Vorderdarm mit seinem höchst komplizierten Kau- und Filterapparat der Mitteldarm im eigentlichen Darmrohr nur durch einen ganz kurzen Abschnitt vertreten ist, an den sich sofort der lange das ganze Abdomen durchziehende Enddarm anschließt, der in älteren Lehrbüchern [übrigens auch in der Auflage 1910 von CLAUS-GROBEN'S Lehrbuch der Zoologie] fälschlich als Mitteldarm angesprochen wird. Der Mitteldarm ist durch das mächtige paarige Organ, vielfach „Leber“ genannt, und den erwähnten kurzen Abschnitt im Darmrohr repräsentiert.

Schlufwort.

Wenn es mir in der vorliegenden Arbeit gelungen ist, in verschiedenen Punkten unsere Kenntnisse von Absorption und Secretion im Darm von Insecten zu erweitern, so verdanke ich dies besonders der Anwendung experimenteller Methoden, unter denen die Eisenmethode, die Eisenfütterung, die Eiseninjektion und ihre kombinierte Anwendung, die zu so glücklichen Resultaten geführt hat, obenan steht. Freilich haben meine Untersuchungen auch gezeigt, daß die Eisenmethode nicht uneingeschränkt angewandt werden kann, daß sie vielmehr bei einzelnen Tieren oder bei einzelnen Darmteilen mehr oder weniger versagt, was wohl auf ein refraktäres Verhalten der betreffenden Zellen dem Eisen gegenüber zurückzuführen ist. Auch haben sie uns, glaube ich, einige Richtlinien dafür gegeben, bei welchen Insecten die Eisenfütterung aussichtsreich und bei welchen mit einem Versagen der Methode zu rechnen ist. Zu den Tieren, die auf Eisenfütterung reagieren, gehören hiernach Fleischfresser (*Carabus*, *Myrmeleon*), Tiere, die viel flüssige Nahrung zu sich nehmen (*Bombus* und *Vespa*), und Omnivoren (*Periplaneta*), während bei Pflanzenfressern (*Melolontha* und *Gryllotalpa*) weniger Aussicht auf Erfolg vorhanden zu sein scheint. Es ist übrigens eigentümlich, daß das absorbierte Eisen in so verschiedenen Formen auftritt: bei meinen Untersuchungen trat es eigentlich in jedem Fall wieder anders auf. Als gemeinsames Merkmal muß aber hervorgehoben werden, daß das absorbierte Eisen vorzugsweise da liegt, wo das Plasma am dichtesten ist. Über die Fälle, in welchen Eiseninjektion Erfolg verspricht, konnte ich keine Gesetzmäßigkeit finden. Dagegen glaube ich, daß für solche Fälle, in denen Eiseninjektion versagt, wir im Kongorot (Fixierbarkeit) einen wertvollen Ersatz haben. Doch müssen erst spätere Untersuchungen zeigen, ob diese Methode allgemein brauchbar ist.

Interessant ist auch, um noch an einige mehr nebenbei gewonnene, aber darum nicht wertlose Resultate zu erinnern, daß, wie unsere Befunde gezeigt haben, die peritrophische Membran, soweit sie vorkam, bei den untersuchten Tieren hauptsächlich als Schutzorgan anzusehen und als solche dem Filterapparat von *Astacus* vergleichbar ist. Sie ist es daher auch, die bei *Periplaneta* festen Darminhaltspartikeln den Zutritt zu den Coeca wehrt und nur gelöste Nahrung in Berührung mit dem Epithel der Coeca und des Mitteldarms treten läßt. Der Übertritt des absorbierten Eisens aus den Zellen in die Leibeshöhle und umgekehrt erfolgt ziemlich rasch. Aber die tieferen Vorgänge hierbei, besonders aber auch der Vorgang der Absorption, d. h. die Art und Weise, wie das Eisen in die Zellen eintritt (Phagocytose dürfte nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse ausgeschlossen sein), sind noch ein unerforschtes Gebiet. Die Lösung der Frage nach der Enddarmabsorption konnte insofern gefördert werden, als sie für *Periplaneta* bewiesen und für *Melolontha* und *Gryllotalpa* (falls der betreffende Darmteil zum Enddarm gehört) wahrscheinlich gemacht wurde. Dagegen ist sie wohl bei *Carabus*, *Bombus* und *Vespa* ausgeschlossen. Sie dürfte daher nur bei solchen Formen in Betracht kommen, bei denen der Enddarm auch entsprechend entwickelt ist. Hier gibt es also wie auch sonst an manchen Punkten dieser Arbeit — ich erinnere nur noch an die eben gestreifte und von mir auch erörterte Mitteldarm-Enddarmfrage bei *Gryllotalpa* — noch manche Probleme zu lösen, noch manche Frage zu entscheiden.

Das wichtigste Ergebnis ist aber die Doppelfunktion (Absorption und Secretion) der aktiven Darmepithelzellen, die in zwei Stadien anzutreffen sind, im Absorptionsstadium, von verschiedenen Autoren auch Ruhestadium genannt, und im Secretionsstadium. Zwischen beiden konnten Übergänge beobachtet werden. Ich habe diese Doppelfunktion bei zwei systematisch ziemlich entfernten Formen, *Periplaneta* und *Carabus*¹⁾, bewiesen. Verschiedene Autoren haben bei den von ihnen untersuchten Insecten ein Ruhe- und Secretionsstadium beschrieben. Wir haben für *Periplaneta* und verschiedene andere Insecten gezeigt, daß im Ruhestadium absorbiert wird. Diese Tatsachen berechtigen uns zu der Annahme, daß noch sehr viele,

1) Bei *Periplaneta* für Coeca, Mitteldarm und Enddarm, bei *Carabus* für Coeca und Mitteldarm.

wenn nicht alle Insecten in ihren Darmepithelien diese Doppelfunktion haben.

Endlich möchte ich an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern innigen Dank aussprechen, Herrn Prof. Dr. JORDAN, auf dessen Anregung und unter dessen Anleitung ich diese Abhandlung anfertigte, für die eifrigen Bemühungen und die reichliche Unterstützung, durch die er stets meine Arbeiten förderte, sowie Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN, dem Vorstand des Tübinger Zoologischen Instituts, für das rege Interesse, mit dem er dem Gang meiner Untersuchungen folgte, und für die nützlichen Ratschläge, die er mir hierbei stets in reichem Maße zuteil werden ließ.

Literaturverzeichnis.

1. ADLERZ, G., Om digestionssekretionen jemte några dermed sammenhängende fenomen hos insekter och myriapoder, in: Bih. Svensk. Vet.-Akad. Handl., Vol. 12, Afd. 4, No. 2, 1890, p. 51.
2. APÁTHY, ST. und BÉLA FARKAS, Beiträge zur Kenntnis der Darmdrüsen des Flußkrebse, in: Naturw. Museumshefte, Klausenburg, Vol. 1, 1908, p. 117.
3. BALBIANI, Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 8, 1890.
4. BERLESE, Gli Insetti, loro organizzazione, sviluppo, abit. etc., 1900, p. 747.
5. BIEDERMANN, Handbuch der vergleichenden Physiologie, 1911, p. 752.
6. —, Die Verdauung der Larven von *Tenebrio molitor*, in: Arch. allg. Physiol., Vol. 72, 1898.
7. BIZZZERO, Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magen-Darmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 42, 1893.
8. BORDAS, L., L'appareil digestif et les tubes de MALPIGHI des larves des Lépidoptères, in: Ann. Sc. nat. (9), Vol. 14, Zool., 1911, p. 191.
9. CUÉNOT, La région absorbante dans l'intestin de la Blatte. Critique d'un travail de METALNIKOFF, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 8, 1898, Notes et revue, No. 5, LXV.
10. —, Études physiologiques sur les Orthoptères, in: Arch. Biol., Vol. 14, 1895, p. 304.
11. DEGENER, Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I. *Deilephila euphorbiae*, in: Arch. Naturg., Jg. 75, Bd. 1, p. 71. II. *Macrodytes (Dytiscus) circumcinctus*, *ibid.*, Jg. 76, Bd. 1, p. 27.

12. ESCHERICH, Ueber das regelmäßige Vorkommen von Sproßpilzen in dem Darmepithel eines Käfers, in: Biol. Ctrbl., Vol. 40, 1900, p. 350.
13. FAUSSEK, V., Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 45, 1887, p. 694.
14. FRENZEL, J., Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 26, 1886, p. 229.
15. —, Bau und Thätigkeit des Verdauungskanals der Larve von *Tenebrio molitor*, in: Berlin. entomol. Ztschr., Vol. 26, 1882, p. 267.
16. VAN GEHUCHTEN, A., Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata*, in: Cellule, Vol. 6, 1890, p. 184.
17. GORKA, S., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Verdauungsapparates bei Orthopteren, in: Allg. Ztschr. Entomol., Vol. 6, 1901, p. 339.
- 17a. HÖBER, R. und F. KEMPNER, Beobachtungen über Farbstoffausscheidungen durch die Niere, in: Biochem. Ztschr., 1908.
- 17b. HÖBER und A. KÖNIGSBERG, Farbstoffausscheidungen durch die Nieren, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 108, 1905.
18. HOLTZ, H., Von der Sekretion und Absorption der Darmzellen von *Nematus*, in: Anat. Hefte, Vol. 39, 1909.
19. JORDAN, H., Die physiologische Morphologie der Verdauungsorgane bei *Aphrodite aculeata*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 78, 1904, p. 165.
20. —, Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Flußkrebsses, *Astacus fluviatilis*, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 101, 1904, p. 263.
21. —, Zur Frage nach der excretorischen Funktion der Mitteldarmdrüse („Leber“) bei *Astacus fluviatilis*, *ibid.*, Vol. 105, 1904, p. 395.
22. —, Die Verdauung bei Actinien, *ibid.*, Vol. 116, 1907, p. 617.
23. JORDAN, H. und A. STEUDEL, Ueber die sekretive und absorptive Funktion der Darmzellen bei Wirbellosen, insbesondere bei Insekten, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1911, p. 272.
24. v. LINDEN, Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 98, 1903, p. 1.
25. LÉGER, L. et O. DUBOSCQ, Notes biologiques sur les Grillons: IV. Sécrétion intestinale, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 8, 1900, Notes et Revue, p. XLIX.
26. MECKEL, H., Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere, in: Arch. Anat. Physiol., 1846, p. 40.
27. METAENIKOFF, Ueber die Absorption des Eisens im Verdauungskanal von *Blatta orientalis*, in: Bull. Akad. Wiss. St. Petersburg (5), Vol. 4, 1896, p. 495.

28. MECZNIKOW, E., Ueber die Entwicklung der viviparen Cecidomyiden-Larve nebst Bemerkungen über den Bau und die Fortpflanzung derselben, in: Z. wiss. Zool., Vol. 16, 1866, p. 407.
29. MINGAZZINI, P., Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 9, 1889 bis 1891, p. 1.
30. —, Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi, Insetti perfetti, *ibid.*
- 30a. PETERSEN, HANS, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. V. Die Verdauung der Honigbiene, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 145, 1912, p. 126.
31. PETRUNKEWITSCH, A., Die Verdauungsorgane von *Periplaneta orientalis* und *Blatta germanica*, in: Zool. Jahrb., Vol. 13, Anat., 1900.
32. PAGENSTECHER, Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven, in: Z. wiss. Zool., Vol. 14, 1864, p. 408.
33. PLATEAU, F., Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes, in: Mém. Acad. Sc. Belg., Vol. 41, 1875.
34. —, Note sur les phénomènes de la digestion chez la Blatte américaine (*Periplaneta americana*), in: Bull. Acad. Sc. Belg. (2), Vol. 41, p. 1206.
35. RAMME, Die Bedeutung des Proventriculus bei Coleopteren und Orthopteren, in: Zool. Anz., Vol. 38, 1911.
36. RENGEL, C., Ueber die Veränderungen des Darmepithels von *Tenebrio molitor* während der Metamorphose, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62, 1887, p. 1.
37. —, Ueber die Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels von *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*, *ibid.*, Vol. 63, 1898, p. 440.
38. RUNGIUS, Der Darmkanal der Imago und Larve von *Dytiscus marginalis*, *ibid.*, Vol. 98, 1911.
39. SCHAUDINN, Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*, in: Arb. Gesundheitsamt Berlin, Vol. 20, 1904, p. 387.
40. SCHIEMENZ, P., Ueber das Vorkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene nebst einem Anhang über das Riechorgan, in: Z. wiss. Zool., Vol. 38, 1883, p. 71.
41. SCHIMMER, F., Beiträge zu einer Monographie der Gryllodeengattung *Myrmecophila* LATR., *ibid.*, Vol. 93, 1909.
- 41a. SCHLÜTER, KURT, Beiträge zur Physiologie und Morphologie des Verdauungsapparates bei Insekten, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 13, 1912, p. 155.
42. SEMICHON, La sécrétion dans l'intestin moyen de *Bombus agrorum* (FABRICIUS), in: Bull. Mus. Hist. nat. Paris, Vol. 8, p. 527—529.

43. SCHNEIDER, ANTON, Ueber den Darmkanal der Arthropoden, in: SCHNEIDER, Zool. Beitr., Vol. 2, 1890, p. 82.
 - 43a. SINEY, R., Prétendue absorption de graisse par le jabot chez les Blattes, in: Bull. Soc. entomol. France, 1901.
 44. SIRODOT, Recherches sur les sécrétions chez les Insectes, in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 10, 1858, p. 141.
 45. VANGÉL, Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers *Hydrophilus piceus*, in: Naturw. Hefte, Pest, Vol. 10, 1886, p. 190.
 46. VIGNON, Critique de la théorie vésiculaire de la sécrétion, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 7, 1899, Notes et Revue, p. XVII.
 47. VOINOW, Épithélium digestif des nymphes d'*Aeschna*, in: Bull. Soc. Sc. Bucarest, Vol. 7, 1898.
 48. WAGNER, Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 13, 1863.
 49. WEINLAND, Ueber die Bildung von Fett aus eiweißartiger Substanz im Brei der *Calliphoralarve*, in: Ztschr. Biol., Vol. 5, 1908, p. 197.
 50. WILHELMI, J., Tricladen, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 32, 1909.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>af</i> absorbiertes Fett	<i>k</i> Kerne
<i>afe</i> absorbiertes Eisen	<i>m</i> Muskulatur
<i>c</i> Cuticula	<i>plco</i> Plasma mit Kongorot
<i>cfe</i> eisenhaltige Cuticula	<i>plfe</i> eisenhaltiges Plasma
<i>e₁</i> Mitteldarmepithel	<i>rgc</i> Regenerationszentren
<i>e₂</i> Coecumepithel	<i>se</i> Secretentleerung
<i>ep</i> Epithel	<i>sfe</i> Secretionseisen
<i>epf</i> Epithelfalten	<i>st</i> Stacheln
<i>fe</i> Eiseneinlagerungen zwischen den Stacheln	<i>sts</i> Stäbchensaum
<i>fen</i> Eisenniederschlag aus dem Blut	<i>su</i> subepitheliales Gewebe
<i>ih</i> Darminhalt	<i>sv</i> Secretvacuolen
	<i>z</i> eisenfreie Zone

Tafel 7.

Fig. 1—13 beziehen sich auf *Periplaneta*.

Fig. 1. Coecumepithel nach Eisenfütterung. Das absorbierte Eisen ist in kleinen Vacuolen im oberen dichteren Plasma enthalten. Das Epithel zeigt die Merkmale des „Ruhestadiums“.

Fig. 2. Coecumepithel nach Eiseninjektion. Das Epithel befindet sich in voller Secretionstätigkeit, das von der Leibeshöhle entnommene Eisen ist im Plasma und im secretreichen Darminhalt in Vacuolen eingeschlossen, deren jede mehrere größere oder kleinere Eisenkörnchen enthält.

Fig. 3. Coecumepithel nach Eiseninjektion. Secretion im Anfangsstadium. Bildung der hier stark eisenhaltigen Secretvacuolen.

Fig. 4. Mitteldarmepithel im „Ruhestadium“ (keine Berliner Blau-Reaktion).

Fig. 5. Mitteldarmepithel nach Fettfütterung (FLEMMING). Sämtliche Zellen enthalten reichlich Fett und befinden sich im „Ruhestadium“.

Fig. 6. Mitteldarmepithel im Secretionsstadium nach Eiseninjektion.

Fig. 7. Mitteldarmepithel im Secretionsstadium nach Injektion von Kongorot. Der Farbstoff dringt von der Basis her, d. h. aus der Leibeshöhle, in die Zellen ein.

Tafel 8.

Fig. 8. Enddarm (oberer Teil) nach Eisenfütterung. Das Eisen ist überreich in den Zellen enthalten.

Fig. 9. Enddarm (unterer Teil) nach Eisenfütterung. Das Eisen ist etwas weniger reichlich vorhanden. In Fig. 8 u. 9 zeigen die Zellen Merkmale des „Ruhestadiums“ (Plasmastreifung senkrecht zur Oberfläche).

Fig. 10. Enddarm (oberer Teil) von einem Hungertier. Die Zellen enthalten viel weniger Eisen als in Fig. 8. Der Inhalt ist dagegen stark eisenhaltig.

Fig. 11. Enddarmepithel (unterer Teil) eines Hungertieres. Hier findet sich kein Eisen mehr.

Fig. 12. Enddarmepithel nach Eiseninjektion. Das Eisen befindet sich dorsalwärts vom Kern. Das Plasma ist schwach gefärbt (Secretionsstadium). Kein Eisen im Inhalt.

Fig. 13. Enddarmepithel nach Kongorot-Injektion. Das Kongorot dringt von der Basis her in die im Secretionsstadium sich befindenden Zellen ein.

Fig. 14. *Melolontha vulgaris* L. Dickdarmquerschnitt. Übersichtsbild, um die starken mit sehr dicker Cuticula versehenen Falten zu zeigen.

Fig. 15. Dasselbe. Dickdarmepithel nach Eisenfütterung. Die Cuticula ist stark eisenhaltig.

Fig. 16. *Gryllotalpa vulgaris* L. Epithel aus dem vor der Einmündung der MALPIGHI'schen Gefäße gelegenen Teil des Enddarmes.

Fig. 17—20. *Carabus auratus* L. und *cancellatus* ILLIG.

Fig. 17. Mitteldarmepithel nach Eisenfütterung. Sehr deutliche Eisenabsorption. „Ruhestadium“.

Fig. 18. Einmündung eines Coecums, an beiden Epithelien Eisenabsorption.

Tafel 9.

Fig. 19. Coecumepithel (Querschnitt) nach Eisenfütterung. Eisenabsorption. „Ruhestadium“.

Fig. 20. Mitteldarmepithel nach Eiseninjektion. Das Eisen befindet sich an der Basis der Zellen. Secretionsstadium.

Fig. 21. *Myrmeleon formicarius* L. Mitteldarmepithel nach Eisenfütterung. Das Eisen ist in den Zellen reichlich enthalten und hebt die Schaumstruktur des Plasmas hervor.

Fig. 22. *Bombus terrestris* L. Mitteldarmepithel nach Eisenfütterung. Eisenabsorption.

Fig. 23. *Vespa vulgaris* L. Mitteldarmepithel nach Eisenfütterung. Eisenabsorption, deutliches „Ruhestadium“.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes.

La Notonecte (2^{ième} article).

Par

Frank Brocher,
Vandoeuvre, Genève.

Avec 1 figure dans le texte.

En 1909 j'ai publié mes recherches sur la respiration de la Notonecte; en 1911 HOPPE consacra sa thèse à l'étude de cette même question.¹⁾

HOPPE, tout en reconnaissant l'exactitude de mes observations et de mes expériences, estime que je les ai mal interprétées; il en tire, lui, des conclusions fort différentes: „Die Beobachtungen BROCHER's, die sehr exakt ausgeführt sind, lassen sämtlich eine Erklärung nach meiner Auffassung zu.“

Je regrette de ne pas m'être exprimé avec toute la clarté désirable; HOPPE m'a quelquefois mal compris. Mais j'estime inutile de commencer ici une discussion. D'autant plus que j'ai eu l'occasion de revenir sur plusieurs de ces questions dans d'autres travaux²⁾ et de les traiter d'une manière plus complète et plus explicite.

1) BROCHER, La Notonecte, in: Ann. Biol. lacustre, 1909, Vol. 4, p. 9—32. — HOPPE, Die Atmung von Notonecta. Inaug.-Dissert., Greifswald 1911, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Physiol., 1911.

2) Entre autres dans: Les phénomènes capillaires, in: Ann. Biol. lac., Vol. 4, p. 89—130. — Sur la respiration des Dyticidés, *ibid.*, Vol. 4, p. 383—398.

Je me contenterai donc d'indiquer seulement quels sont les faits qui m'empêchent d'admettre les conclusions de HOPPE.

„Lorsque, écrivais-je, en 1909, la Notonecte respire, appuyée sous et contre la surface de l'eau, l'inspiration n'a lieu que par l'intermédiaire des stigmates de la 7^{ième} paire abdominale. En revanche, l'expiration se fait par l'intermédiaire de tous les autres stigmates; l'air qui entoure le corps de l'insecte est de l'air expiré.“

HOPPE en conclut que je considère les stigmates de la 7^{ième} paire abdominale comme étant des stigmates spécialisés exclusivement pour l'inspiration et les stigmates thoraciques comme spécialisés exclusivement pour l'expiration. Telle n'a jamais été mon idée! Il va sans dire que, lorsque la Notonecte est hors de l'eau, ou lorsque, à la suite d'une opération, l'insecte respire dans des postures anormales, le fonctionnement des stigmates est probablement tout différent.

Voici, à présent, en résumé, quelles sont les conclusions de la thèse de HOPPE — telles du moins que je crois les comprendre.

„Lorsque la Notonecte, appuyée sous et contre la surface de l'eau, veut s'approvisionner d'air, elle éloigne un peu son abdomen de ses élytres. L'air atmosphérique, par l'intermédiaire de l'ouverture respiratoire, arrive dans l'espace ainsi formé. La Notonecte, ensuite, rappliquant son abdomen contre ses élytres force l'air qui s'est logé là à se répandre autour du corps où, dans la suite, il est absorbé par les différents stigmates.“

Les expériences suivantes indiqueront pourquoi je ne puis admettre cette opinion.

Expérience VII.¹⁾ J'ampute à une Notonecte l'extrémité des ailes et des élytres — le moins possible. Cependant suffisamment pour pouvoir racler le duvet hydrofuge qui revêt la face dorsale des segments mis à nu et empêcher ainsi qu'un enduit aérien ne continue à adhérer au tégument. Mais il faut avoir bien soin de ne pas toucher à l'extrémité du corps de l'insecte — aux régions qui constituent l'ouverture respiratoire.

La Notonecte accepte facilement cet état de chose, qui ne modifie en rien ni ses allures, ni ses postures, ni la manière dont elle respire et dont elle entoure son corps d'air. Dans ces conditions,

1) Ce travail devant être considéré comme un supplément à celui paru en 1909 et ne pouvant être compris que si l'on a lu ce dernier, nous numéroterons les expériences et les figures à la suite de celles du dit article.

aucune communication aérienne ne pouvant exister entre l'air qui est sous les ailes et l'ouverture respiratoire, on est bien forcé d'admettre que l'air que la Notonecte inspire ne passe pas — comme le prétend HOPPE — par l'espace abdomino-dorsal sous-alaire pour arriver aux stigmates thoraciques.

On pourrait m'objecter que „dans ce cas-ci“ l'air ne pouvant, pour arriver aux stigmates thoraciques, s'insinuer sous les ailes, il passe sous le toit que forment les poils de l'abdomen à la face ventrale du corps.

Nous avons déjà appris par les expériences I, II et III ce qu'il arrive lorsqu'on enlève ces poils, en totalité ou seulement en partie; nous allons voir maintenant ce qu'il survient lorsque, en sus de l'amputation de l'extrémité des élytres, on lèse ce passage sous les poils de l'abdomen.

Expérience VIII. L'insecte subit le même traitement que celui de l'expérience VII; mais, 24 heures après, lorsqu'il est habitué à cet état de chose, on enlève, en les raclant, les poils et le duvet hydrofuge sur la moitié postérieure seulement de la face ventrale du 5^{ème} segment, ainsi que cela est indiqué sur la Fig. 25. L'on effleure ensuite cette région épilée avec un fin pinceau imbibé d'alcool-éther. Il faut avoir bien soin de ne pas toucher et de laisser parfaitement intacte l'ouverture respiratoire.

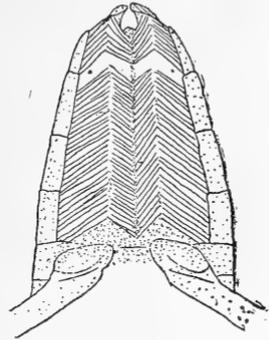


Fig. 25.

Dans ces conditions, lorsque la Notonecte est dans sa position normale — appuyée sous et contre la surface de l'eau — les stigmates de la 7^{ème} paire abdominale sont seuls en relation avec l'air. Toute communication entre l'air atmosphérique et les autres stigmates est interceptée.

Lorsque la Notonecte a subi cette opération, voici ce que l'on observe — une fois les premiers moments d'agitation passés.

La Notonecte, pour respirer, s'installe dans sa position habituelle, appuyée contre la surface par son ouverture respiratoire normalement ouverte et en relation avec l'atmosphère. Elle reste d'abord tranquille, puis on voit une boursouffure aérienne se former au thorax et la Notonecte, avec ses pattes, pousse cet air et l'étend sous les poils de l'abdomen. Mais, ne pouvant arriver à lui faire franchir la région dont on a enlevé les poils, elle se fâche, bouge,

agite ses pattes antérieures et, tout à coup, elle applique son thorax ou son abdomen entier contre la surface pour les mettre en contact avec l'atmosphère. Elle reste un moment immobile, puis elle plonge. L'insecte se comporte ainsi quelquefois pendant plusieurs heures.

Mais si on le laisse absolument tranquille et que, plus tard, — au bout de quelques heures — on l'observe à distance, sans aucunement l'effrayer, on verra qu'il reste tranquille, appuyé par son ouverture respiratoire sous et contre la surface de l'eau, dans une position tout à fait normale et qu'il peut respirer ainsi sans être obligé d'établir à tout moment un contact entre son thorax ou son abdomen et l'atmosphère. Je dis qu'il respire, car l'ouverture respiratoire montre parfois, d'une manière rythmique, des alternatives de dilatation et de contraction; d'autres fois, on voit l'abdomen faire des mouvements respiratoires.

Il y a sous ce rapport de grandes différences suivant les opérés. Certaines Notonectes restent des heures entières en se contentant de cette respiration; d'autres appliquent assez fréquemment leur abdomen ou leur thorax contre la surface — du reste les Notonectes intacts le font parfois.

Mais, en tous cas, on peut observer:
 què la Notonecte ne paraît absolument pas angoissée;
 qu'elle reste tout à fait tranquille dans sa position habituelle;
 que ce n'est qu'après l'apparition d'une boursoflure aérienne qu'elle applique son thorax ou son abdomen contre la surface.

La Notonecte peut continuer à vivre ainsi, pendant des jours, d'une manière quasi normale.

Cette expérience, qui correspond „à peu près“ à l'expérience IV de notre premier travail et à l'expérience VII de la thèse de HOPPE, nous amène cependant à un résultat assez différent de celui auquel les expériences sus-dites avaient abouti.

Je vais rapidement indiquer d'où provient cette différence.

Dans l'expérience IV, j'avais amputé le tiers postérieur des ailes et des élytres; j'avais, en outre, en raclant les poils et le duvet, dégarni tout l'abdomen, sauf l'ouverture respiratoire (fig. 14). HOPPE dit avoir opéré d'une manière semblable. Tous deux nous avons constaté, qu'à la suite de ce traitement, la Notonecte à tout moment faisait émerger son dos ou mettait son thorax en relation

avec l'atmosphère. En outre, elle devenait malade et, souvent, ne tardait pas à périr.

Pour HOPPE ce résultat était la conséquence logique de l'impossibilité où se trouvait l'insecte de faire parvenir de l'air à ses stigmates; puisque les deux voies d'accès étaient rendues impraticables.

Pour ma part, j'estimais que c'était la fatigue — causée par les efforts anormaux que la Notonecte devait faire pour se débarrasser de l'air expiré qui entourait son corps — qui amenait sa mort.

Actuellement j'explique la chose un peu différemment: en amputant le tiers des élytres et en dégarnissant une grande partie de l'abdomen de ses poils hydrofuges, on enlève à l'insecte une certaine quantité d'air que ces organes contribuaient à maintenir autour du corps. Cela déséquilibre celui-ci et, en outre, cela augmente son poids spécifique. La Notonecte a donc beaucoup de peine à flotter et à garder son équilibre dans sa position habituelle. Ce sont ces difficultés là, ajoutées aux autres, qui amènent la mort.

Mais, si l'on opère comme nous venons de l'indiquer, si l'on n'enlève des élytres que l'extrémité, si l'on ne dégarnit de ses poils qu'un ou un demi segment de l'abdomen, la quantité d'air que l'on enlève est insuffisante pour modifier d'une manière sensible le poids spécifique du corps ou ses conditions d'équilibre. Cependant cette opération suffit pour empêcher que les stigmates — à l'exception de ceux de la 7^{ième} paire — soient en relation avec l'air atmosphérique par l'intermédiaire de la couche d'air qui enveloppe le corps — lorsque la Notonecte est dans sa position normale sous et contre la surface de l'eau.

La Notonecte, dans cette position, ne peut inspirer que par les stigmates de la 7^{ième} paire abdominale. Nous venons de voir que, si elle paraît parfois un peu gênée (surtout pour se débarrasser de l'air expiré), elle n'a cependant pas l'air angoissée et elle continue à se bien porter sans être obligée de prendre, à tout moment, une position anormale pour pouvoir respirer (voir plus loin exp. IX).

Ce résultat rend inadmissible l'opinion de HOPPE; en revanche, il confirme mes précédentes conclusions.

Quoique ayant fait un grand nombre d'expériences, je n'avais, pour justifier ma manière de voir, indiqué dans mon premier travail que cinq expériences; parceque, à mon avis, elles devaient suffire pour entraîner la conviction.

HOPPE a refait et discute quatre de ces expériences (Exp. I,

II, III et IV). Je suis le premier à reconnaître que l'interprétation qu'il donne de leurs résultats est aussi plausible et aussi admissible que l'explication que, moi, j'avais proposée. Mais cette interprétation ne peut s'appliquer aux résultats de l'expérience V.

HOPPE n'a pas refait cette expérience; il se contente de dire que:

„BROCHER beobachtet bei einem seiner Versuche, bei dem er das letzte Stigma verschließt, daß ein Tier die Atemrinne derart aufgeschlagen hat, daß zwei Stigmen der einen Seite sichtbar sind. Daraus zieht er den Schluß, daß das Tier vermittels dieser beiden Stigmen allein einatmet. Unsere anatomischen Betrachtungen wie auch das Beispiel des Gummiballes (!?) läßt diese Ansicht als unzutreffend erscheinen.“

Nous ne pouvons accepter cette manière de discuter. Les théories doivent découler des faits observés; mais on ne peut pas nier un fait parce qu'il n'est pas explicable par la théorie.

Expérience IX. Cette expérience V — que nous relatons ici à nouveau sous le numéro IX — consiste à toucher avec un fin pinceau imbibé d'huile d'olive, et, par conséquent, à rendre inutilisables les stigmates seuls de la 7^{ième} paire.

Quand on remet la Notonecte à l'eau et qu'elle vient à la surface pour respirer, au premier moment, elle ouvre son ouverture respiratoire et la met en contact avec l'atmosphère. Mais, assez vite, elle témoigne de l'étonnement; puis de l'angoisse. Elle retire sous l'eau l'extrémité postérieure de son corps et se met à la frotter avec ses pattes natatoires; souvent, en outre, elle agite nerveusement ses pattes antérieures.

Dans la suite, on constate que la Notonecte renonce à se servir de son ouverture respiratoire; celle-ci n'est plus ouverte et, souvent même, elle n'affleure plus la surface de l'eau.

En revanche, on remarque que la Notonecte crée une nouvelle ouverture en écartant, en partie, les poils qui recouvrent son abdomen. C'est par cette fenêtre, qui fonctionne comme l'ouverture respiratoire, que l'air arrive aux stigmates ainsi mis à découvert et en relation avec l'atmosphère (fig. 20).

J'avais conclu de ces faits que „lors de l'inspiration“ les stigmates seuls de la 7^{ième} paire étaient en relation avec l'air par l'ouverture respiratoire ordinaire; puisque, lorsque ces stigmates étaient lésés, la Notonecte renonçait à se servir de cette ouverture et était obligée d'en créer une autre pour mettre d'autres stigmates en rela-

tion avec l'atmosphère. Et je crois toujours que cette opinion est exacte.

J'ai eu l'occasion dernièrement de refaire plusieurs fois cette expérience; j'ai constaté que les choses ne se passent pas toujours d'une manière aussi schématique. La Notonecte, assez souvent, au lieu de créer une ouverture, en écartant les poils d'une partie de son abdomen, découvre celui-ci en entier; d'autres fois, mais beaucoup plus rarement, c'est par son thorax qu'elle entre en contact avec l'atmosphère.

Mais, comme qu'il en soit, lorsque la Notonecte est privée de l'usage des stigmates abdominaux de la 7^{ème} paire, on observe:

que l'insecte paraît angoissé;

qu'il est agité et, souvent, fait avec ses pattes des mouvements désordonnés;

enfin que la Notonecte est obligée de prendre, chaque fois qu'elle veut respirer, une posture — ou, au moins, une disposition — anormale.

Et, en général, elle le fait d'emblée, dès qu'elle arrive en contact avec la surface de l'eau. En tous cas, sans qu'apparaisse auparavant, au thorax ou à l'abdomen, une accumulation d'air — ainsi que nous avons constaté que c'était le cas par ex. dans les expériences III, IV et VIII.

Les phénomènes que nous venons de décrire ont une durée variable. Ils se prolongent jusqu'à ce que la Notonecte ait réussi à désobstruer ses stigmates ou que, vaincue par la fatigue, elle y renonce momentanément.

Dans le premier cas, ils se dissipent tout d'un coup, quelquefois déjà au bout de deux ou de trois heures — mais, d'autres fois, ce n'est qu'après un temps beaucoup plus long (24 ou 36 heures). Assez subitement, tout rentre dans l'ordre et la Notonecte reprend des allures absolument normales. Mais, si l'on touche de nouveau les stigmates en question avec un pinceau huilé, la série des phénomènes que nous avons indiqués recommence immédiatement.

Or, cette angoisse, cette agitation et cette manière anormale de respirer n'ont aucune raison d'être si l'on admet l'opinion de HOPPE. En effet, le fait d'huiler les stigmates seuls de la 7^{ème} paire ne peut en aucune façon gêner le passage de l'air par l'ouverture respiratoire et l'espace compris entre les ailes et la face dorsale de l'abdomen.

On pourrait m'objecter que cet état d'angoisse et les phénomènes

concomitants proviennent du fait que j'ai huilé des stigmates, mais pas du fait que ce sont ceux de la 7^{ième} paire abdominale; ou bien, encore, on pourrait me dire que, pour arriver aux stigmates en question, j'ai dû tirailler et meurtrir les parties latérales du 7^{ième} segment et que c'est cela qui empêche la Notonecte d'utiliser l'ouverture respiratoire, que ces parties du segment contribuent à former.¹⁾

J'ai donc fait les expériences suivantes:

Expérience X. J'ai saisi avec une pince les parties latérales du 7^{ième} segment abdominal, comme je le fais lorsque je veux huiler les stigmates; mais je n'ai touché avec le pinceau imbibé d'huile que certaines parties de ce segment en évitant soigneusement les régions où sont les stigmates et les poils qui contribuent à former l'ouverture respiratoire.

Si l'on fait abstraction de la première demi-heure où l'insecte — encore sous l'impression de l'éther et de la peur — est agité, on constate, lorsque l'opération a bien réussi, que la Notonecte ne présente aucun des phénomènes que nous avons observés dans l'expérience précédente. L'insecte a ses allures habituelles et l'ouverture respiratoire est tout à fait normale.

Expérience XI. Je touche, avec un pinceau imbibé d'huile, les stigmates abdominaux des 6^{ième}, 5^{ième}, 4^{ième} et 3^{ième} paires.

Si l'opération a été proprement faite, la Notonecte, le plus souvent, n'en paraît aucunement gênée. Quoique huit stigmates abdominaux ne puissent plus fonctionner, elle ne présente aucune agitation; elle se tient tranquille, accrochée au fond du bocal, ou appuyée contre la surface de l'eau, en adhérant à celle-ci par son ouverture respiratoire normalement ouverte.

Mais, si alors, on huile les stigmates de la 7^{ième} paire, tous les phénomènes que nous avons décrits précédemment apparaissent.

Il découle donc de toutes ces expériences que l'on peut rendre inutilisables huit stigmates abdominaux ²⁾ ou mutiler diverses parties du système respiratoire d'une Notonecte sans que celle-ci témoigne un

1) La Notonecte, lorsqu'on l'anesthésie, évagine parfois à tel point son 7^{ième} segment que les stigmates sont mis suffisamment en évidence pour qu'on puisse les toucher avec le pinceau, sans avoir besoin de saisir avec une pince les parties latérales du segment. Dans ce cas, l'objection faite tombe d'elle-même.

2) Dans l'expérience VI nous avons montré ce qu'il advient lorsqu'on obture les stigmates thoraciques.

état d'angoisse — à la condition que les stigmates de la 7^{ième} paire restent intacts.

En revanche, si les stigmates de la 7^{ième} paire abdominale ne peuvent fonctionner, l'insecte montre beaucoup d'angoisse; il est agité et n'a de tranquillité que lorsqu'il a réussi à les désobstruer.

Il n'est donc pas illogique d'admettre que — chez la Notonecte et dans les conditions indiquées — ces stigmates remplissent une fonction importante dans l'acte respiratoire.

Or l'interprétation que j'ai proposée explique cette importance; tandis que l'interprétation de HOPPE n'en tient aucun compte.

Avant de terminer, je désire ajouter encore quelques mots au sujet d'une objection assez logique que HOPPE a opposé à ma manière de voir.

Dans diverses expériences (par ex. Exp. VIII) j'ai relaté les faits suivants: „La Notonecte reste d'abord tranquille, puis, au bout d'un moment elle s'agite et l'on voit une boursouffure aérienne apparaître au thorax etc.“ Il découlait clairement du texte que j'admettais que, pendant la période de tranquillité, l'insecte inspirait, puis qu'ensuite commençant à expirer (apparition de la boursouffure aérienne au thorax), et éprouvant une certaine gêne, il s'agitait etc.

HOPPE estime qu'il est illogique d'admettre que, lorsque la Notonecte arrive à la surface de l'eau, elle commence à inspirer avant d'avoir, par une expiration, chassé l'air qui remplit les trachées.

„Das Tier, dit-il, muss zuerst ausgeatmet haben, um einatmen zu können. Es müssen sich also sehr schnell folgen: „Ausatmen — Einatmen“ und nicht „Einatmen — Ausatmen“

C'est évident, à moins que . . .

A moins, qu'au moment où la Notonecte aborde la surface, elle ne se trouve en état d'inspiration. Les phénomènes se suivront alors dans l'ordre. „Inspirer — Expirer et ainsi de suite. Il m'est impossible de prouver que tel est bien le cas „pour la Notonecte“; mais, je puis le faire pour un autre insecte.

Les téguments de l'abdomen du *Cybister roeselii* sont à tel point transparents qu'on peut voir avec netteté les trachées de l'abdomen.

Quand un *Cybister* respire, on voit les trachées en question devenir cylindriques ou aplaties, corrélativement avec les mouvements respiratoires. Mais, lorsqu'on observe un de ces insectes accroché au fond de l'eau et immobile, on constate qu'alors il ne

fait aucun mouvement respiratoire, que les trachées abdominales sont toujours aplaties et qu'elles ne présentent aucun mouvement de dilatation ou d'aplatissement. L'air qui est dans le système trachéen de l'insecte, se trouve donc, à ce moment, dans un état de dépression.

Ceci étant admis, il est évident que, lorsque l'insecte aborde la surface et ouvre ses stigmates, l'air se précipite dans les trachées et les mouvements respiratoires se suivront dans l'ordre: Inspirer — Expirer etc.

Soit PLATEAU, soit nous-même, avons déjà signalé que, chez les Dytiques, la plongée est précédée, ou accompagnée, d'une énergique expiration. Il n'est pas illogique de penser que, peut-être, il en est de même chez les autres insectes nageurs. C'est du reste, ce que semblent démontrer les phénomènes que nous avons observés chez la Notonecte.

En outre, quoique tous les faits que nous venons de signaler concordent, d'une manière générale, avec l'explication que nous avons donnée, en 1909, du mode de respirer de la Notonecte, ils m'ont cependant amené à y apporter une petite modification qui rend sans importance l'objection de HOPPE.

Actuellement j'admets que:

Lorsque la Notonecte respire, appuyée sous et contre la surface de l'eau, elle n'utilise, dans les circonstances ordinaires, que les stigmates de la 7^{ième} paire abdominale; ceux-ci servent à la fois et successivement à l'inspiration et à l'expiration.¹⁾

Ce n'est que quand la Notonecte, ayant fini de respirer, se dispose à plonger²⁾ qu'elle fait des expirations plus énergiques et expulse par tous ses stigmates l'excès d'air qu'elle a dans son système trachéen. Cet air expiré se répand autour du corps, auquel une partie reste adhérente, tandis que l'autre partie est évacuée, soit par l'ouverture respiratoire en relation avec l'atmosphère, soit, parfois, sous forme de bulles, que la Notonecte détache de son abdomen, lorsqu'elle frotte celui-ci avec ses pattes.

1) Il en résulte que, lorsque la Notonecte aborde la surface dans la position indiquée, elle peut parfaitement débiter par une petite expiration — qui ne sert, peut-être, qu'à dégager le stigmate. Divers faits observés m'ont amené à admettre que les choses se passaient probablement ainsi.

2) Et aussi quand — pour une cause quelconque (peur, anesthésie, fatigue) — elle se trouve en état d'essoufflement.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Einfluß der äußeren Umgebung auf die Färbung der Schmetterlingspuppen (*Vanessa urticae*).

Von

Hedwig Menzel, München.

Mit Tafel 10 und 3 Abbildungen im Text.

Die Anregung zu vorliegender Arbeit verdanke ich Herrn Prof. DOFLEIN, der mich auf die verschiedenen Färbungen der Puppen von *Vanessa urticae* aufmerksam machte und mir anempfahl, nachzuprüfen, was sich für Färbungsvarietäten bei diesen Puppen erzielen lassen, wenn man die Raupen vom Momente des Auskriechens aus dem Ei bis zur definitiven Ausbildung der Puppe der Einwirkung einer gewissen farbigen Umgebung aussetzt; wobei unter „Einwirkung der farbigen Umgebung“ nicht die Einwirkung der Strahlen des durch irgendwelche farbigen Medien durchfallenden Lichtes zu verstehen ist, sondern des von farbigen Flächen reflektierten.

Bei der Ausführung der Experimente wurde besonderes Gewicht darauf gelegt, den Tieren möglichst günstige und natürliche Verhältnisse zu schaffen. Es wurde daher im Garten ein größerer Versuchsraum eingerichtet, der aus einem ca. 5 m langen, 4 m breiten Holzbau bestand, dessen 3,5 m breites ausgeschnittenes Fenster ohne Glas nach Süden ging. Durch das Fenster und eine größere Tür, die tagsüber offen stand, war stets für genügende Durchlüftung gesorgt. Auch waren die Temperaturverhältnisse dadurch denen im Freien gleich.

Etwa $\frac{1}{3}$ der Breite des Raumes vom Fenster entfernt standen auf einem langen Tisch gleichweit voneinander die Versuchskasten, die zum Zwecke guter Durchlüftung beträchtlich groß gemacht worden waren. Die Rahmen der Kasten bestanden alle aus dem gleichen Holzmaterial. An der vorderen Seite wurde eine verschiebbare Glasscheibe angebracht, die übrigen Seiten wurden mit farbigem Glanzpapier umkleidet, das nach mehreren Versuchen mit farbigem Krepppapier und dünnem Stoff am wirksamsten schien. Zum Zwecke besserer Durchlüftung wurde das Papier an verschiedenen Stellen fein durchlöchert.

Zur Bekleidung der Kasten dienten folgende Farben: Rot, Gelb, Gold, Grün, Blau, Violett.

Dazu wurden noch eine Kultur in schwarzer Umgebung (schwarzes Glanzpapier) und 2 Kontrollkulturen (weiße Gaze und weißes Glanzpapier) eingerichtet, daneben noch eine Kultur im Dunkeln und später Kulturen in zwei Doppelkästen, deren erster zur Hälfte rot, zur Hälfte blau, der zweite gleicherweise gelb-violett bekleidet wurde.

Die ersten im Frühjahr angelegten Kulturen wurden ohne nähere Kontrolle geführt; aus ihnen wählte ich die extremsten, für jeden Kasten charakteristischen Farbvarietäten der Puppen aus, um nach ihnen die bei den folgenden Kulturen zum Vergleich dienenden Bilder anzufertigen. Diese letzteren Kulturen bestanden aus zwei in ganz gleicher Weise angeordneten Serien.

Am 13./7. 1911 wurden Nester mit eben aus den Eiern kriechenden Raupen von *Vanessa urticae* in die Kasten gebracht. Des weiteren erhielt jeder Kasten in einem kleinen Glas mit Wasser eine genügende Futtermenge. Die Nesseln wurden täglich erneuert, so daß den Tieren immer ein reichliches, stets frisches Futter zu Gebote stand. Auch wurden die Raupen täglich einmal, meist am Morgen, leicht bespritzt.

Die Kontrolle der Kasten wurde jeden Morgen vorgenommen, wobei auch die Temperatur des Raumes, die Witterungsverhältnisse, das allgemeine Verhalten der Raupen, Erkrankungen, Parasiten berücksichtigt wurden.

Tabellen.¹⁾

Die Tabellen I—XI befassen sich mit der Erklärung der Beziehungen zwischen der Färbung der Puppen und der farbigen Bekleidung der einzelnen Kasten.

Die Färbung der Puppen ist durch die den farbigen Bildern (s. Tafel) entsprechenden Buchstaben a—h bezeichnet. Durch ein + Zeichen nach den Buchstaben wird die nach dunkler Richtung hin intensivere Färbung, durch ein — ebenso die hellere Färbung bei gleichem Farbton ausgedrückt. Die mit I bezeichnete Puppenfärbung zeigt bei deutlichem Metallschimmer eine extrem helle Farbe, die bei I+ sich bis zu Bronzefärbung verdunkeln, bei I— bis zu Elfenbeinfarbe aufhellen kann, beides aber mit Beibehaltung des metallischen Schimmers. × bezeichnet eine neugebildete, noch grüne Puppe, ● den ausgekrochenen Schmetterling.

Die Tabellen XII—XIII beziehen sich auf die räumliche Verteilung der Puppen in den Kasten, und zwar gibt die erstere die Verpuppungsstelle ganz im allgemeinen an, die zweite die Verpuppungsstelle nach der Intensität des einfallenden Lichtes. Hierzu denke man sich die Kasten von der Glaswand ab bis zur Rückwand in drei Zonen zerlegt, die als „vorn“, „mitte“, „hinten“ bezeichnet werden. Tabelle XIV—XV zeigt das Verhalten der Raupen in den doppelfarbigen Kasten (Erklärung folgt).

1) Dieselben beziehen sich nur auf eine der zwei erwähnten Serien, da die Resultate der beiden Serien übereinstimmen.

III. Fortlaufende Zahl der Tiere nach der Verpuppungszeit
im goldenen Kasten.

	Verpuppungsdatum													
	23./7.	26./7.	27./7.	28./7.	29./7.	30./7.	3./8.	4./8.	5./8.	6./8.	7./8.	8./8.	9./8.	11./8.
1	I+	I+	I+	I+	●									
2	f-	f-	f-	f-	f-	f-	●							
3	I+	I+	I+	I+	I+	f-	●							
4	f	f	f	f	f	f	●							
5	I+	I+	I+	I+	I+	●	●							
6	I+	I+	I+	I+	I+	●	●							
7	I+	I+	I+	I+	I+	●	●							
8	I+	I+	I+	I+	I+	●	●							
9	I+	I+	I+	I+	I+	●	●							
10	I+	I+	I+	I+	I+	?	●							
11	I+	I+	I+	I+	I+	I+	●							
12	f-	f-	f-	f-	f-	I+	●							
13	d+	d+	d+	d+	d+	d+	●							
14	d+	d+	d+	d+	d+	d+	●							
15	I+	I+	I+	I+	I+	I+	●							
16	f-	f-	f-	f-	f-	f-	●							
17	d	d	d	d	d	d	●							
18	f-	f-	f-	f-	f-	f-	●							
19	I+	c+	c+	c+	c+	c+	●							
20	I+	I+	I+	I+	I+	I+	●							
21	I+	I+	I+	I+	I+	I+	?							
22	I+	I+	I+	I+	I+	I+	?							
23	I+	I+	I+	I+	I+	I+	●							
24	d-	d-	d-	d-	d-	d-	●							
25	×	×	×	×	×	×	●							
26							?							
27							f-							
28							f-							
29							d-							
30							d-							
31							d-							
32							d-							
33							d-							
34							d-							
35							d-							
36							I+							
37							I+							
38							I+							
39							I+							
40							I+							
41							I+							
42							I+							
43							I+							
44							I+							
45							I+							
46							I+							
47							I+							
48							I+							
49							I+							
50							I							

VII. Fortlaufende Zahl der Tiere nach der Verpuppungszeit
in der Kontrollkultur.

	Verpuppungsdatum														
	23./7.	26./7.	27./7.	28./7.	29./7.	30./7.	3./8.	4./8.	5./8.	6./8.	7./8.	8./8.	9./8.	11./8.	13./8.
1	d-					●									
2	d	d-	d-	d-	d	●									
3		d	d	d	d	●									
4	d	d	d	d	d	●									
5		d	d	d	d	●									
6		f-	f-	f-	f-	f-		●							
7		×	f-	f-	f-	f-		●							
8		c	c	c	c	c		●							
9		f-	f-	f-	f-	f-		●							
10		c	c	c	c	c		●							
11		I	I	I	I	I		●							
12		I	I	I	I	I		●							
13			c+	c+	c+	c+		●							
14		×	f-	f-	f-	f-		●							
15		f-	f-	f-	f-	f-		●							
16		×	d-	d-	d-	d-		●							
17		b	b	b	b	b		●							
18		f-	f-	f-	f-	f-		●							
19		f	f	f	f	f		●							
20		I-	I-	I-	I-	I-		●							
21		I-	I-	I-	I-	I-		●							
22			×	d-	d-	d-		●							
23			×	b	b	b		●							
24			×	b	b	b		●							
25			I-	I-	I-	I-		●							
26			I-	I-	I-	I-		●							
27			×	f-	f-	f-		●							
28			×	b	b	b		●							
29			e	e	e	e		●							
30			f-	f-	f-	f-		●							
31			c+	c+	c+	c+		●							
32			×	d	d	d		●							
33				I	I	I		●							
34				I-	I-	I-		●							
35				×	d	d		●							
36				f	f	f		●							
37								●							
38								●							
39								●							
40								●							
41								●							
42								●							
43								●							
44								●							
45								●							
46								●							
47								●							
48								●							
49								●							
50								●							
51								●							

VIII. Fortlaufende Zahl der Tiere nach der Verpuppungszeit im weißen Kasten.

	Verpuppungsdatum														
	23./7.	26./7.	27./7.	28./7.	29./7.	30./7.	3./8.	4./8.	5./8.	6./8.	7./8.	8./8.	9./8.	11./8.	13./8.
1	f+	f+	f+	f+	f+	~	●								
2	d	d	d	d	d	●									
3	×	c+	c+	c+	c+	~	●								
4	d-	d-	d-	d-	d-	~	●								
5	c+	c+	c+	c+	c+	~	●								
6	f-	f-	f-	f-	f-	~	●								
7		f-	f-	f-	f-	~	●								
8	f-	f-	f-	f-	f-	~	●								
9	×	b	b	b	b	~	●								
10	×	c+	c+	c+	c+	~	●								
11	d	d	d	d	d	~	●								
12	f	f	f	f	f	~	●								
13		×	d-	d-	d-	d-	d-								
14		×	d-	d-	d-	d-	d-								
15		×	I+	I+	I+	I+	I+								
16		×	c+	c+	c+	c+	c+								
17		×	e	e	e	e	e								
18		f	f	f	f	f	f								
19	I+	I+	I+	I+	I+	I+	I+								
20	b	b	b	b	b	b	b								
21	d	d	d	d	d	d	d								
22	g	g	g	g	g	g	g								
23	+	+	+	+	+	+	+								
24		×	I	I	I	I	I								
25		I+	I+	I+	I+	I+	I+								
26		d	d	d	d	d	d								
27		e	e	e	e	e	e								
28		f	f	f	f	f	f								
29		I	I	I	I	I	I								
30		×	d-	d-	d-	d-	d-								
31		×	d-	d-	d-	d-	d-								
32		×	c	c	c	c	c								
33		×	b	b	b	b	b								
34		×	f	f	f	f	f								
35		×	I	I	I	I	I								
36		×	I	I	I	I	I								
37		d-	d-	d-	d-	d-	d-								
38			c	c	c	c	c								
39			c	c	c	c	c								
40			g	g	g	g	g								
41			b	b	b	b	b								
42			f-	f-	f-	f-	f-								
43			c+	c+	c+	c+	c+								
44			I	I	I	I	I								
45			d-	d-	d-	d-	d-								
46			×	b	b	b	b								
47			×	b	b	b	b								
48			×	d	d	d	d								
49			×	c	c	c	c								
50			×	I	I	I	I								

X. Fortlaufende Zahl der Tiere nach der Verpuppungszeit in Dunkelheit.

	Verpuppungsdatum													
	23./7.	26./7.	27./7.	28./7.	29./7.	30./7.	3./8.	4./8.	5./8.	6./8.	7./8.	8./8.	9./8.	11./8.
1	f					?	●							
2	sg					?	●							
3	f					?	●							
4	f					?	●							
5	sg					sg	f							
6	sg					sg	f							
7	f					?	?							
8	sg					sg	?							
9						sg	?							
10						sg	?							
11						sg	?							
12						sg	?							
13						sg	?							
14						sg	?							
15						sg	?							
16						sg	?							
17						sg	?							
18						sg	?							
19						sg	?							
20						sg	?							
21						sg	?							
22						sg	?							
23						sg	?							
24						sg	?							
25						sg	?							
26						sg	?							
27						sg	?							
28						sg	?							
29						sg	?							
30						sg	?							
31						sg	?							
32						sg	?							
33						sg	?							
34						sg	?							
35						sg	?							
36						sg	?							
37						sg	?							
38						sg	?							
39						sg	?							
40						sg	?							
41						sg	?							
42						sg	?							
43						sg	?							
44						sg	?							
45						sg	?							
46						sg	?							
47						sg	?							
48						sg	?							
49						sg	?							
50						sg	?							

XI. Vergleichende Zusammenstellung der Farbentabellen (Zahl der Puppen).

	Rot	Gelb	Gold	Grün	Bian	Violett	Weiß	Kontrolle	Schwarz	Dunkelheit	Gelbviolett	Rotbian
I	5	26	25	16	1	—	10	12	—	—	—	—
a	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
b	1	4	1	5	—	—	6	7	—	—	—	—
c	5	5	4	7	8	—	12	5	—	—	—	1
d	13	8	12	9	11	2	12	11	2	12	5	5
e	7	5	—	2	5	7	—	3	4	1	6	5
f	17	2	8	9	23	21	8	12	21	26	12	13
g	2	—	—	—	2	10	2	—	9	15	2	1
h	—	—	—	1	—	2	—	—	2	7	—	—

XII. Verteilung der Puppen in den Kästen.

Decke	36	37	35	32	32	34	30	32	30	33	20	16
Boden	5	—	3	4	5	—	6	3	5	4	1	—
Hinterwand	6	7	1	8	5	6	2	5	10	5	—	8
Seitenwände	—	4	6	4	—	4	2	6	5	3	—	—
Zweige	3	2	5	2	8	6	10	4	—	5	4	1

XIII. Verteilung der Puppen in den Kästen nach dem Lichteinfall.

Vorn	32	33	30	28	30	29	32	33	26	—	9	6
Mitte	12	13	13	12	12	11	14	8	9	—	9	8
Hinten	6	4	7	10	8	10	4	9	15	—	7	11

XIV. Fortlaufende Zahl der Tiere nach der Verpuppungszeit im gelb-violetten Kasten (übertragen aus violettem Kasten).

	Verpuppungsdatum auf der violetten Seite													
	30./7.	3./8.	4./8.	5./8.	6./8.	7./8.	8./8.	9./8.	11./8.	13./8.	14./8.	15./8.	17./8.	18./8.
1	×	d	d	d	d	d	~	●						
2	f	f	f	f	f	f	~	●						
3	f-	f-	f-	f-	f-	~	●	●						
4	×	e	e	e	e	e	~	~	●					
5		×	f	f	f	f	~	~	●					
6		d	d	d	d	d	~	~	●					
7		e	e	e	e	e	~	~	●					
8		e-	f	f	f	f	~	~	●					
9			f	f	f	f	~	~	●					
10			f+	f+	f+	f+	f+	~	~	●				
11			d-	d-	d-	d-	d-	d	~	●				
12			×	d	d	d	d	d-	~	~	●			
13			f	f	f	f	f	f	~	~	●			
14			f	f	f	f	f	f	~	~	●			
15			×	f	f	f	f	f	~	~	~	●		
16			g	g	g	g	g	g	~	~	~	●		
17			e	e	e	e	e	e	~	~	~	~	●	
18			f	f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	●
19			d	d	d	d	d	d	~	~	~	~	~	~
20			×	e	e	e	e	e	~	~	~	~	~	~
21			×	f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	~
22			×	f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	~
23			×	f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	~
24			×	g	g	g	g	g	~	~	~	~	~	~
25			e	e	e	e	e	e	~	~	~	~	~	~

Verpuppungsdatum auf der gelben Seite: keine Verpuppungen.

XV. Fortlaufende Zahl der Tiere nach der Verpuppungszeit im rot-blauen Kasten (übertragen aus blauem Kasten).

	Verpuppungsdatum auf der blauen Seite													
	28./7.	30./7.	3./8.	4./8.	5./8.	6./8.	7./8.	8./8.	9./8.	11./8.	13./8.	14./8.	15./8.	17./8.
1	f	f	f	f	f	f	f	~	●					
2		f	f	f	f	f	d	~	~	●				
3		×	d	d	d	d	e	~	~	~	●			
4		×	e	e	e	e	f	~	~	~	~	●		
5			×	f	f	f	f	f	~	~	~	~	●	
6			f	f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	●
7			f	f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	~
8			f	f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	~
9			×	d	d	d	d	d	~	~	~	~	~	~
10			×	d	d	d	d	d	~	~	~	~	~	~
11			e	e	e	e	e	e	~	~	~	~	~	~
12			f	f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	~
13			×	f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	~
14			d	d	d	d	d	d	~	~	~	~	~	~
15			e	e	e	e	e	e	~	~	~	~	~	~
16				e	e	e	e	e	~	~	~	~	~	~
17				×	c+	c+	c+	c+	~	~	~	~	~	~
18				×	e	e	e	e	~	~	~	~	~	~
19				f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	~
20				f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	~
21				f	f	f	f	f	~	~	~	~	~	~
22				g	g	g	g	g	~	~	~	~	~	~
23				d	d	d	d	d	~	~	~	~	~	~
24				×	e	e	e	e	~	~	~	~	~	~
25				e	e	e	e	e	~	~	~	~	~	~

Verpuppungsdatum auf der roten Seite: keine Verpuppungen.

Verteilung der Puppen in den einzelnen Kästen nach dem Prozentsatz der Farbvarietäten.

Rot (50 Puppen).

Tendenz der Puppenfärbung: dunkel.

d =	13	Puppen =	26%	} = dunkel 78%.
e =	7	" =	14 "	
f =	17	" =	34 "	
g =	2	" =	4 "	
h =	—	" =	— "	
I =	5	" =	10 "	} = hell 22%.
a =	—	" =	— "	
b =	1	" =	2 "	
c =	5	" =	10 "	

Gelb (50 Puppen).

Tendenz der Puppenfärbung: hell.

I =	26	Puppen =	52%	} = hell 70%.
a =	—	" =	— "	
b =	4	" =	8 "	
c =	5	" =	10 "	
d =	8	" =	16 "	} = dunkel 30%.
e =	5	" =	10 "	
f =	2	" =	4 "	
g =	—	" =	— "	
h =	—	" =	— "	

Gold (50 Puppen).

Tendenz der Puppenfärbung: hell.

I =	25	Puppen =	50%	} = hell 60%.
a =	—	" =	— "	
b =	1	" =	2 "	
c =	4	" =	8 "	
d =	12	" =	24 "	} = dunkel 40%.
e =	—	" =	— "	
f =	8	" =	16 "	
g =	—	" =	— "	
h =	—	" =	— "	

Grün (50 Puppen).

Tendenz der Puppenfärbung: hell.

I =	16	Puppen =	32%	} = hell 58%.
a =	1	" =	2 "	
b =	5	" =	10 "	
e =	7	" =	14 "	

d =	9	Puppen =	18 ⁰ / ₁₀	} = dunkel 42 ⁰ / ₁₀ .
e =	2	" =	4 "	
f =	9	" =	18 "	
g =	—	" =	— "	
h =	1	" =	2 "	

Blau (50 Puppen).

Tendenz der Puppenfärbung: dunkel.

d =	11	Puppen =	22 ⁰ / ₁₀	} = dunkel 82 ⁰ / ₁₀ .
e =	5	" =	10 "	
f =	23	" =	46 "	
g =	2	" =	4 "	
h =	—	" =	— "	
I =	1	" =	2 "	} = hell 18 ⁰ / ₁₀ .
a =	—	" =	— "	
b =	—	" =	— "	
c =	8	" =	16 "	

Violett (50 Puppen).

Tendenz der Puppenfärbung: dunkel.

d =	8	Puppen =	16 ⁰ / ₁₀	} = dunkel 96 ⁰ / ₁₀ .
e =	7	" =	14 "	
f =	21	" =	42 "	
g =	10	" =	20 "	
h =	2	" =	4 "	
I =	—	" =	— "	} = hell 4 ⁰ / ₁₀ .
a =	—	" =	— "	
b =	—	" =	— "	
c =	2	" =	4 "	

Kontrolle (50 Puppen).

Tendenz der Puppenfärbung: dunkel-hell.

d =	11	Puppen =	22 ⁰ / ₁₀	} = dunkel 52 ⁰ / ₁₀ .
e =	3	" =	6 "	
f =	12	" =	24 "	
g =	—	" =	— "	
h =	—	" =	— "	
I =	12	" =	24 "	} = hell 48 ⁰ / ₁₀ .
a =	—	" =	— "	
b =	7	" =	14 "	
c =	5	" =	10 "	

Weiß (50 Puppen).

Tendenz der Puppenfärbung: hell-dunkel.

I = 10	Puppen = 20%	} = hell 56%
a = —	" = — "	
b = 6	" = 12 "	
c = 12	" = 24 "	} = dunkel 44%
d = 12	" = 24 "	
e = —	" = — "	
f = 8	" = 16 "	
g = 2	" = 4 "	
h = —	" = — "	

Dunkelheit (50 Puppen).

Tendenz der Puppenfärbung: dunkel.

d = 1	Puppen = 2%	} = dunkel 100%
e = 1	" = 2 "	
f = 26	" = 52 "	
g = 15	" = 30 "	
h = 7	" = 14 "	} = hell —
I = —	" = — "	
a = —	" = — "	
b = —	" = — "	
c = —	" = — "	

Schwarz (50 Puppen).

Tendenz der Puppenfärbung: dunkel.

d = 12	Puppen = 24%	} = dunkel 96%
e = 4	" = 8 "	
f = 21	" = 42 "	
g = 9	" = 18 "	
h = 2	" = 4 "	} = hell 4%
I = —	" = — "	
a = —	" = — "	
b = —	" = — "	
c = 2	" = 4 "	

Rotblau (25 Puppen).

Tendenz der Puppenfärbung: dunkel.

d = 5	Puppen = 20%	} = dunkel 96%
e = 5	" = 20 "	
f = 13	" = 52 "	
g = 1	" = 4 "	
h = —	" = — "	

I = —	Puppen =	— ⁰ / ₀	}	= hell 4 ⁰ / ₀ .
a = —	"	— "		
b = —	"	— "		
c = 1	"	= 4 "		

Gelbviolett (25 Puppen)

Tendenz der Puppenfärbung: dunkel.

d = 5	Puppen =	20 ⁰ / ₀	}	= dunkel 100 ⁰ / ₀ .
e = 6	"	= 24 "		
f = 12	"	= 48 "		
g = 2	"	= 8 "		
h = —	"	= — "	}	= hell —.
I = —	"	= — "		
a = —	"	= — "		
b = —	"	= — "		
c = —	"	= — "		

Zusammenfassung.

Die in den Tabellen I—XI angegebenen Daten beweisen, daß die durch Einwirkung verschiedener Farben auf Raupen und Puppen bewirkten Farbvarietäten des Puppenstadiums zwar denen in der Natur entsprechen, daß aber das Verhältnis der Farbvarietäten zueinander in den einzelnen Kästen je nach der Farbe derselben ein verschiedenes ist.

Die jungen, eben gebildeten Puppen sind grün. Diese Färbung wird bedingt durch die Zartheit der Puppenhaut, die den Blutsaft hindurchschimmern läßt.

Der Hauptfarbton der ausgebildeten *Vanessa urticae*-Puppe ist der braungraue. Bei den dunklen Puppen dominiert das Grau, das bei den ganz dunklen bis ins Schwarz übergehen kann. Die helleren Puppen sind mehr braun.

Zu diesen Färbungen gesellt sich nun noch der metallische Schimmer, der wieder in allen möglichen Varietäten — kupferigrot, kupfergrün, bronzefarben — auftreten kann.

Dieser Metallschimmer im Verein mit den erwähnten Pigmentfarben der Puppen verleiht denselben oft scheinbar individuelle Färbungen, zwischen denen sich jedoch bei einer genügend großen Menge von Vergleichsmaterial leicht die Übergangsformen auffinden lassen.

Die dunkelsten Varietäten werden⁶ auf Schwarz (bzw. in Dunkelheit) erzielt, in welchen die mit f bezeichnete Färbung vorherrscht;

daneben tritt noch häufig $g + h$ auf. Ähnlich verhält es sich in Violett und Blau, in welchem letzterem jedoch h vollkommen fehlt, während c bereits öfter vorhanden ist. Auch in Rot, das gewissermaßen den Übergang zu den helleren Farben bildet, bleibt f noch dominierend; h fehlt. In Weiß, Grün, Gold, Gelb ergibt sich ein Vorherrschen der hellen Farben, und der bis dahin dominierende Farbton f sowie g und h werden nach und nach verdrängt. In diesen letzten Farben tritt auch der Metallschimmer am stärksten auf, und zwar in Gelb als heller Goldglanz. In Gold geht er in eine dunklere kupferige oder bronzefarbene Tönung über, die er mehr oder weniger häufig auch in den anderen farbigen Kästen gewinnt, in denen sein Vorkommen aber im allgemeinen viel seltener ist.

Fassen wir das Auftreten der hellen Puppen in den verschiedenen Kästen vergleichend zusammen, so ergeben sich folgende Diagramme:

Diagramm I. Darstellung der Verteilung der hellen Puppen in den Kästen in Prozenten ausgedrückt.

Diagramm II. Dasselbe bei Gruppierung der Farbe der Kästen nach dem Spektrum (Gold, Schwarz, Weiß fallen aus).

Diagramm III. Dasselbe bei Anordnung der Farben nach ihrer absoluten Helligkeit.

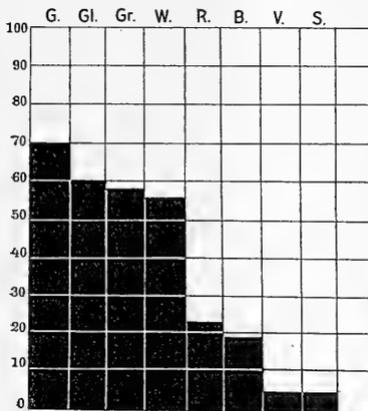


Diagramm I.

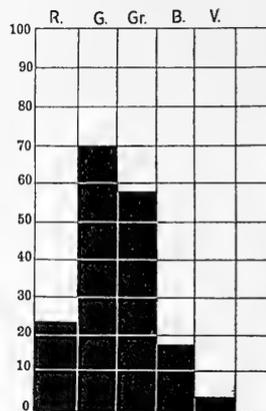


Diagramm II.

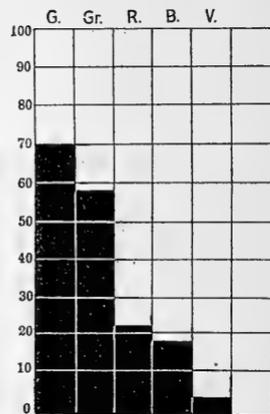


Diagramm III.

G Gelb. *Gl* Gold. *Gr* Grün. *R* Rot. *B* Blau. *V* Violett. *S* Schwarz.

Aus diesen Diagrammen geht also mit Deutlichkeit hervor, daß nicht die einzelnen Farben als solche, sondern vielmehr die absolute

Helligkeit die Färbung der Puppen beeinflußt haben. Die Übereinstimmung der Diagramme I und III bestätigt diese Tatsache.

Die Versuche mit den erwähnten doppelfarbigem Kasten, auf welche sich die Tabellen XIV—XV beziehen, wurden folgendermaßen ausgeführt:

Es wurden zwei Kasten aufgestellt von ungefähr der doppelten Größe der übrigen gebrauchten. Der eine Kasten wurde zur Hälfte mit rotem, zur Hälfte mit blauem Glanzpapier bespannt, der andere mit gelbem und violetttem Glanzpapier. Die Vorderfront schloß auch hier gewöhnliches Fensterglas ab. Schon vorher hatte ich für diese Versuche ca. 30—40 Raupen in einen gelben und einen violett-farbigem Kasten gebracht, in welchen sie so lange verblieben, bis sich einige von ihnen zu verpuppen begannen. Daraufhin wählte ich am 27./7. die frischesten Exemplare aus und brachte sie in die doppelfarbigen Kasten, und zwar so, daß die Tiere neben einer neuen Farbe ihre gewohnte farbige Umgebung vorfanden. Ich setzte also die aus Violett kommenden Raupen in den gelbvioletten, die aus Blau kommenden in den blauroten Kasten.

Am anderen Morgen konnte ich folgendes feststellen:

Die Raupen im gelbvioletten Kasten waren sämtlich auf die violette Seite, also in die gewohnte violettfarbige Umgebung herübergewandert. Die gelbe Seite war vollkommen verlassen. Am 30./7. begannen die ersten Verpuppungen ausschließlich im violetten Teil des Kastens. Die Färbung der Puppen war dementsprechend eine mehr oder weniger dunkle, wie aus Tabelle XIV ersichtlich ist.

Ein etwas anderes Verhalten zeigten die aus dem blauen in den blauroten Doppelkasten übertragenen Raupen.

Am Morgen des 28./7. fand ich die Raupen an beiden Seiten des Kastens, hauptsächlich an den Futterpflanzen, vor. Bei einer abendlichen Kontrolle des gleichen Tages zählte ich von den 25 eingesetzten Raupen 17 in Blau, 7 in Rot; eine Raupe hatte sich verpuppt.

Am 29./7. wurde das Futter erneuert; die Raupen krochen nur träge von ihren alten Plätzen zum neuen Futter. In Rot waren nur noch 5 Raupen zu finden, die übrigen Tiere befanden sich in Blau.

Am 30./7. fanden weitere Verpuppungen statt, meist an der Hinterseite des Kastens an der Decke, allein nur im blauen Teil.

Die Resultate dieser Versuche scheinen die Annahme zu bestätigen, daß eine Beeinflussung durch die farbige Umgebung schon

auf dem Raupenstadium stattfindet, daß sie aber nicht in einem bestimmten Moment die entscheidende Wirkung ausübt, wie oft angenommen wird, sondern daß sie vielmehr während der Dauer des ganzen Raupenstadiums und bis zur definitiven Ausbildung der Puppe einzuwirken scheint.

Des weiteren weisen diese Resultate darauf hin, daß die Raupen auch ein gewisses Farbenunterscheidungsvermögen besitzen, wobei wohl nicht anzunehmen ist, daß diese Unterscheidung auf Grund von qualitativen Unterschieden erfolgt, vielmehr scheint es sich hier um eine Wahrnehmung der Helligkeitsabstufungen zu handeln.

Im gelbvioletten Kasten suchten die Raupen schon nach ganz kurzer Zeit die gewohnte violette dunkle Farbe wieder auf, während sie sich in den in der Helligkeitsintensität viel weniger voneinander abweichenden rotblauen Farben ihrer Umgebung viel langsamer zurechtfinden.

Dies würde auch mit den in den Diagrammen I und III angegebenen Resultaten übereinstimmen.

Weiterhin scheint die Zeit und Zeitdauer der Entwicklung der Puppen von größerem Interesse. Während normalerweise eine 3—4wöchentliche Dauer des Larvenlebens bei den *Vanessa*-Arten angenommen wird, entwickelten sich die gutgefütterten Raupen sehr rasch, so daß schon nach 8—10 Tagen, vom Einsetzen der Raupen ab gerechnet, die ersten Verpuppungen begannen. Am 30./7. 1911 krochen die ersten Schmetterlinge aus. Es ist sehr wohl möglich, daß die heiße Sommertemperatur dieses Jahres eine verkürzende Wirkung auf die Dauer des Raupen- und Puppenstadiums ausgeübt hat.

Die Größe der Puppen war eine normale, bis auf die der im gelben Kasten gebildeten, die erheblich kleiner waren und sich dadurch von den anderen Puppen auffallend unterschieden.

Literaturverzeichnis.

- BATESON, W., On variation in the colour of cocoons, pupae and larvae. Further Experiments, in: Trans. entomol. Soc. London, 1892.
- GAUCKLER, H., Färbung und Zeichnung der Tagfalterpuppen, spez. von *Aporia crataegi*, in: Ill. Ztschr. Entomol., Vol. 2, 1897.
- GOULD, L., Experiments on the colour-relation between certain Lepidopterous larvae and their surroundings etc., in: Trans. entomol. Soc. London, 1892.
- KATHARINER, L., Versuche über den Einfluß der verschiedenen Strahlen des Spektrums auf Puppe und Falter von *Van. urticae* und *Van. io*, in: Ill. Ztschr. Entomol., Vol. 5, 1900.
- KOSMINSKY, P., Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Syst., 1908.
- V. LINDEN, M., Versuche über den Einfluß äußerer Verhältnisse auf die Gestaltung der Schmetterlinge, in: Ill. Ztschr. Entomol., Vol. 4, 1898.
- , Das rote Pigment der Vanessen etc., in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1903.
- , Hautsinnesorgane auf der Puppenhülle von Schmetterlingen (Vorl. Mitt.), *ibid.*, 1902.
- , Die Flügelzeichnung der Insekten, in: Biol. Ctrbl., Vol. 21, 1901.
- , Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie, *ibid.*, Vol. 24, 1904.
- MELDOLA, On a certain class of variable protective colouring in Insects, in: Proc. zool. Soc. London, 1873.
- POULTON, E. B., Protective value of colour and markings, *ibid.*, 1887.
- , The experimental proof that the colours of certain Lepidopterous larvae are largely due to modified plant pigments, derived from food, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 54, 1893.

- POULTON, E. B., An inquiry into the cause and extent of a special colour-relation between certain exposed Lepidopterous pupae and the surfaces, etc., *ibid.*, Vol. 42, 1887.
- , Essential nature of the colouring of phythophagous larvae etc., *ibid.*, Vol. 38, 1885.
- , Further experiments upon the colour-relation etc., in: *Trans. entomol. Soc. London*, 1892.
- , Experimental proof of the protective value of colour etc., *ibid.*, 1892.
- SCHRÖDER, CHR., Entwicklung der Raupenzeichnung und Abhängigkeit der letzteren von der Farbe der Umgebung, Berlin 1894.
- , Experimentelle Untersuchungen bei Schmetterlingen und deren Entwicklungszuständen, in: *Ill. Ztschr. Entomol.*, Vol. 1, 1896.
- , Skizzen aus der Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge, *ibid.*, Vol. 1, 1896.
- WEISMANN, A., Vorträge über Descendenztheorie, Jena 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 10.

Die farbigen Figuren der Tafel entsprechen im Text und in den Tabellen folgenden Bezeichnungen:

- Fig. 1 = a
 Fig. 2 = b
 Fig. 3 = c
 Fig. 4 = d
 Fig. 5 = e
 Fig. 6 = f
 Fig. 7 = g
 Fig. 8 = h
 Fig. 9 = I

Nähere Erklärung s. „Tabellen“.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche und ihre Rolle im Freileben der Tiere.

Von

Dr. V. Franz, Frankfurt a. M.

Mit 1 Abbildung im Text.

Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche haben mich seit einigen Jahren interessiert, und ich habe bereits einige Mitteilungen über meine bisherigen Versuche gegeben. Da diese Studien ihren Ausgang beim Problem der Wanderungen der Meerestiere nahmen, habe ich mich bei allen meinen Beobachtungen stets gefragt, welche Rolle die im Laboratorium zur Beobachtung gelangenden phototaktischen Bewegungen der Tiere im Freileben der letzteren spielen werden.

Ein erneuter Aufenthalt in Neapel, der mir gleich dem vorigen durch die Kgl. preußische Akademie der Wissenschaften zu Berlin ermöglicht wurde, diente im wesentlichen der Nachprüfung der LOEB'schen Beobachtungen an den von diesem Autor selbst verwendeten und einigen sehr ähnlichen Tierarten. Durch diese Untersuchungen wollte ich mir volle Gewißheit darüber verschaffen, ob die bisher bestehenden Verschiedenheiten der Auffassungen lediglich in den Autoren selbst bzw. in den von diesen gewählten Versuchsanordnungen oder aber in den Verschiedenheiten der Objekte ihren Grund haben. Es ergab sich, daß teilweise auch das letztere der Fall war.

Erst nach diesen Kontrollstudien bin ich in der Lage, ein abgerundetes Gesamtbild meiner in Helgoland, Frankfurt a. M. und Neapel ausgeführten Untersuchungen zu entwerfen. Es soll dies im Folgenden in der Weise geschehen, daß ich sowohl einige noch unveröffentlichte Beobachtungen mitteile als auch über meine bisherigen, anderwärts genauer mitgeteilten Ergebnisse (1909—1911) referiere.

Auf die Protozoen erstrecken sich meine Untersuchungen nicht.

I. Phototaxis als Schwärmbewegung.

Als erste Art phototaktischer Erscheinungen bespreche ich diejenigen, welche wir durch GROOM u. LOEB'S Studien an den *Balanus*-Larven kennen gelernt haben, welche der bisher herrschenden Vorstellung von der Phototaxis frei beweglicher Tiere am meisten entsprechen und auch aus anderen Gründen vielleicht als die einfachsten betrachtet werden können; sie sind jedoch weder allen noch auch nur einer großen Mehrzahl der Tiere eigen, sondern in erster Linie denjenigen marinen Tierlarven, welche am Meeresgrunde geboren werden, ihrer Organisation nach aber Planctontiere sind und im freien Wasser leben müssen.

Organismen dieser Art bewegen sich vom Moment ihrer Geburt an nach der Lichtquelle hin, wie dies GROOM u. LOEB für die Larven von *Balanus crenatus*, einem an Felsen etc. festsitzenden Cirripeden, feststellten. In dieselbe Kategorie von Tieren gehören nach meinen Beobachtungen die Larven der Brachyuren *Carcinus*, *Pisa* wohl auch Macrurenlarven nach einer schon früher von mir mitgeteilten Beobachtung an einem Peneiden, sicherlich zahlreiche Wurmlarven: *Polydora*?, *Nerine* sp. (*Spionidae*), *Spio fuliginosa*, *Spio*?, ferner Nemertinenlarven, die auf noch völlig unentwickeltem Gastrulastadium ausschlüpften und erst in einer Woche das Pilidium-Aussehen gewannen. Schließlich beenden kleine planctonische nicht näher bestimmte Planarien die Reihe der neuerdings in das Bereich meiner Untersuchungen gezogenen Planctontiere.

Bei allen diesen Tieren ist die Phototaxis anfänglich — und nur vom Anfangsstadium sprechen wir vorläufig — positiv und zwar, wie schon GROOM u. LOEB zeigten, sowohl bei sehr schwachen wie auch bei sehr starken Lichtquellen (direktes Sonnenlicht). Sie ist ferner im wesentlichen nur abhängig von den Lichtbedingungen; insbesondere ist sie — im Gegensatz zu später zu besprechenden Beispielen — unabhängig von der Größe des den Tieren zur Verfügung gestellten Raumes: ein Tier im größten Wasserbassin verhält

sich genau so wie zahlreiche in einem kleinen Gläschen: sie alle wandern unentwegt zur Lichtquelle hin. Hierbei ist gleichgültig, ob sie horizontal, schräg oder senkrecht auf- oder abwärts wandern müssen. Ferner hat ihr Verhalten hochgradig beständigen Charakter: es kann stunden-, auch tagelang bestehen.

Diese Beständigkeit und vor allem die „Bedingungslosigkeit“ des Verhaltens im oben bezeichneten Sinne, endlich eine gewisse Gleichartigkeit desselben gegenüber stärksten und sehr schwachen Lichtquellen gestattet uns anzunehmen, daß auch im Freileben die in Rede stehenden Tiere sich nicht wesentlich anders verhalten werden: auch dort werden sie wohl von ihrer Geburt an bis auf weiteres der Richtung des stärksten Lichteinfalles entgegenwandern. Damit gelangen sie vom Meeresgrunde, wo sie ausgeschlüpfen, hinweg ins freie Wasser.

Die Stomatopodenlarven weichen von den vorher erwähnten Crustaceen- und Wurmlarven in ihrem Verhalten zum Lichte nur in einem untergeordneten Punkt ab. Die Entwicklung der Stomatopoden durchläuft nach dem Ausschlüpfen der Tiere zunächst zwei „pro-pelagische“ Stadien, während welcher die Tiere am Meeresboden leben, dann erst werden sie pelagisch (planctonisch). Demgemäß sammeln sich, wie ich der GIESBRECHT'schen Monographie der Stomatopoden (1910) entnehme, eben ausgeschlüpfte Larven von *Squilla mantis* über dem Boden des Versuchsgefäßes an der Dunkelseite an, erst im Laufe des zweiten Stadiums, wo das Ausschwärmen im Freileben beginnen würde, werden manche positiv phototaktisch, und im ersten pelagischen Stadium wird das Maximum der „Heliophilie“ erreicht. Dieselbe ist übrigens noch stärker bei einer anderen Species, *Lysiosquilla eusebia*.

Bis hierher sind die Erscheinungen sehr leicht zu beschreiben und mit dem, was wir von dem natürlichen Verhalten der Tiere wissen bzw. annehmen müssen, sehr leicht in Einklang zu bringen.

Komplizierter werden die Vorgänge bei den planctonischen Larventieren erst dadurch, daß bei andauernder Einwirkung des Tageslichtes oder eines sonstigen hellen Lichtes die positive Phototaxis in der Regel in die negative umschlägt.

GROOM u. LOEB haben dies zuerst bei ihren *Balanus*-Larven gezeigt. Auch haben diese Autoren bereits hervorgehoben, daß es eine gewisse minimale Lichtintensität gibt, bei der die Tiere dauernd positiv phototaktisch bleiben. (Es war dies das Licht einer niedrigen Gasflamme in 3 m Entfernung im Dunkelzimmer.)

Helleres Licht aber macht in Zeiträumen, die je nach der Stärke des Lichtes und nach Unterschieden der Tierart und der Tierindividuen verschieden sind, die positiv phototaktischen Tiere sicher negativ.

Wir erwähnten schon, daß auch helles Sonnenlicht die Tiere auf dem ersten Stadium nicht zur Umkehr veranlaßt, wie es ganz natürlich ist bei Tieren, welche auch in ihrer natürlichen Lebensweise auf diesem Stadium nur der Lichtquelle entgegenschwärmen, an das Meiden des direkten Sonnenlichtes jedoch nicht angepaßt zu sein brauchen.

GROOM u. LOEB sahen etwa 1 Tag alte *Balanus*-Larven im Sonnenlichte bereits in 5 Minuten negativ phototaktisch werden, im diffusen Tageslichte erst in 15 Minuten bis 2 Stunden oder noch mehr. Nach HESS genügt es, diese Nauplien einige Minuten mit einer Bogenlampe zu bestrahlen, um sie aus negativ phototaktischen Tieren zu positiv phototaktischen zu machen.

Die Angaben LOEB's betreffend die Wirkung des Sonnenlichtes und des diffusen Tageslichtes bestätige ich durchaus, sie treffen übrigens auch bei ganz neugeborenen *Balanus*-Larven zu. Abweichend von dem, was man hätte erwarten können, sind dagegen meine Beobachtungen an *Balanus*-Nauplien vor der elektrischen Lampe im Dunkelmzimmer. Ich fand, daß nach mehr als 12stündiger Dunkeladaptation die jetzt 5 Tage alten Larven vor der 16kerzigen elektrischen Glühlampe nach kurzer Zeit positiver Phototaxis (die auch GROOM u. LOEB im gleichen Falle immer beobachteten) nur zum kleinen Teil negativ phototaktisch werden, zum größeren Teil aber positiv bleiben und daß es so bleibt, wenn man nun auch zur 32 Kerzen starken Lampe und schließlich zur 50 Kerzen starken übergeht. Auch dazwischen eingeschaltete Dunkeladaptationen änderten daran nichts auf die Dauer. Eine Erklärung dieses Verhaltens — man hätte erwarten sollen, daß alle Tiere negativ werden, nicht nur ein Teil — könnte vielleicht in der Tatsache, daß gewisse Lichtintensitäten zur Erzeugung der Phototaxis nicht hinreichen, im Verein mit Adaptationszuständen und den schon von LOEB erwähnten individuellen Verschiedenheiten gesucht werden.

Im einzelnen verhalten sich nicht alle Tierarten ganz gleich bezüglich der Stärke ihrer „Heliophilie“ bzw. der Zeit, nach welcher der Umschlag der Phototaxis zur negativen erfolgt. Ungefähr ebenso wie bei den Nauplien fand ich das Verhalten der schon erwähnten Pilidien und kleinen Planarien, auch sie wurden in diffusem Tageslichte in etwa $1\frac{1}{2}$ Stunden negativ phototaktisch. Schneller

geht dies von statten bei neugeborenen *Polydora*-Larven: sie wurden am Ende des Behälters mit der Pipette gefischt und in ein Uhrschälchen gebracht, wo sie sofort negativ wurden, so daß es nicht ausgeschlossen erscheint, der Berührungsreiz habe zur Erreichung dieses Effektes mitgewirkt. Ebenso verhalten sich nach GIESBRECHT *Squilla mantis*-Larven auf dem zweiten propelagischen Stadium, wo sich ihre positive Phototaxis erst zu entwickeln beginnt.

Die Larven von *Lysiosquilla eusebia* jedoch sah GIESBRECHT auf dem ersten pelagischen Stadium auch im Sonnenlichte dauernd an der Lichtseite verbleiben. Dem entspricht einigermäßen die Tatsache, daß ich derartige Tiere, die planctonisch gefischt waren, gleichfalls lange Zeit im Sonnenlichte phototaktisch sah und daß sie nur allmählich auch einige Exkursionen vom „positiven Pole“¹⁾ des Gefäßes fort nach der entgegengesetzten Seite ausführten, um alsbald im Bogen zurückzukehren. Die wenigsten nur sah ich allmählich zur negativen Phototaxis übergehen. Nach einigen Tagen sah denn auch GIESBRECHT seine gezüchteten Tiere „heliophob“ werden, was bei frisch gefangenen gleichaltrigen nicht eintrat.

Sehr stark positiv phototaktisch sind sicherlich auch die neugeborenen Brachyuren-Larven. Ich bemerkte bei Tieren von *Pisa armata*, mit denen ich operierte, anfangs überhaupt nicht die geringste Neigung zur negativen Phototaxis, auch nicht, wenn ich sie $\frac{1}{2}$ Stunde ins helle Licht der südlichen Sonne brachte. Sind sie 2 Tage alt, so tummeln sie sich immer noch an der positiven Seite des Behälters, doch ist ihre positive Phototaxis insofern bereits merklich abgeschwächt, als sie in schwachem Sonnenlichte schon bald negativ werden. Am 3. Tage sind unter zahlreichen Tieren die ersten 3 auch im diffusen Tageslichte negativ gewordenen bemerkbar, am 4. Tage bereits eine etwas größere Anzahl.

Das Gemeinsame in allen diesen Verhaltensweisen der planctonischen Larven ist dies, daß die anfänglich positiv phototaktischen Tiere durch längere hinreichend starke Lichteinwirkung negativ phototaktisch werden.

Ist es nun möglich, auch diese Tatsachen aus der natürlichen Lebensweise der Tiere heraus zu erklären, d. h. anzugeben, welches natürliche Verhalten dem stets zu beobachtenden Umschlag der Phototaxis zugrunde liegen oder in ihm wiedererscheinen mag?

Vielleicht können wir am ehesten diesen Umschlag der Photo-

1) Diese leicht verständliche abgekürzte Ausdrucksweise gestatte ich mir in Anlehnung an andere Untersucher der Phototaxis.

taxis darauf zurückführen, daß die in Rede stehenden Tiere, die anfangs nur aus dem Dunkeln ins Helle schwärmen, später in gleichem Maße zu große Helligkeit meiden müssen, um wie vom Meeresgrunde so auch von der Meeresoberfläche in genügender Entfernung zu bleiben.

In diesem Sinne wäre auch die Tatsache ganz verständlich, daß Larven, deren Muttertiere ziemlich dicht unter der Meeresoberfläche leben, viel rascher negativ phototaktisch werden als solche, die in viel größerer Tiefe geboren werden. Die *Balanus*- und Wurmart, von denen ich sprach und die viel schneller zur negativen Phototaxis übergehen als die Stomatopoden-, Brachyuren- und Macrurenlarven, waren in meinen Versuchen stets der Gezeitenzone entnommen, welcher ja wenigstens *Balanus crenatus* überhaupt fast ausschließlich angehört.

Wir haben bisher die Tiere immer nur irgendwie phototaktisch reagieren gesehen. Es fragt sich schließlich noch, ob sie dies jederzeit tun werden oder ob und in welchem Maße die Phototaxis bei einer gewissen Diffusität der Belichtung, d. h. wenn Licht von verschiedenen Seiten ohne sehr erhebliche Intensitätsunterschiede die Tiere trifft, aufhören wird. Diese Frage dürfte sehr wesentlich sein für die Erschließung der vermutlich im Freileben stattfindenden Bewegungen der Tiere.

Schon a priori wird man annehmen, daß nicht nur in absolut diffusum Lichte, sondern auch noch bei einer gewissen unterschwelligem Ungleichseitigkeit der Belichtung die Tiere phototaxislos sein werden.

Experimentell ist es vielleicht unmöglich, einen absolut diffus erhellten Lichtraum zu schaffen, doch genügte es durchaus, die Fenster meines Arbeitszimmers mit weißer Leinwand zu verhängen, um *Balanus*-Larven und Pilidien in den Versuchsgläsern, die inmitten des Zimmers mit weißgetünchten Wänden auf dem Tische standen, phototaxislos zu machen. Sie schwammen dann ohne bestimmte Richtung durcheinander.

Obwohl der Experimentator dieses Verhalten bei diesen Tieren nur dann zu Gesicht bekommt, wenn er die Bedingungen dafür eigens herstellt, möchte ich nicht bezweifeln, daß es in der freien Natur viel häufiger vorkommt, und zwar bestimmen mich zu dieser Ansicht folgende Gründe. Die Lichtverhältnisse im Meere denke ich mir etwa so, daß auf ziemlich weiten Räumen im Meer ziemlich diffuse Beleuchtung herrscht, so daß ein darin schwebender Organismus

Licht von allen Seiten, auch von unten her (infolge diffuser Reflexion des Lichtes an der gesamten Wassermasse) in ungefähr gleicher Stärke erhält. Nur nahe der Meeresoberfläche einerseits, nahe dem dunklen lichtabsorbierenden Meeresgrunde andererseits kommt die größte Lichtmenge aus einer Richtung, und zwar von oben.

Die Berechtigung dieser Vorstellungen wird klar, wenn man an die ganz entsprechenden, nur vergrößerten Verhältnisse in einer auf der Erde lagernden Wolke denkt. Der Bergwanderer sieht, solange er sich in ihrem Bereiche befindet, in den von Nebel erfüllten Tiefen zu seinen Füßen dasselbe milde Weiß wie über seinem Haupte. Nur wenn er der oberen Grenze der Wolkenschicht naht, sieht er über sich helleres Licht, und natürlich ist es auch in Sichtweite des dunklen Erdreiches nach diesem hin, also unten, dunkler als nach oben.

Es ist nun wohl das natürlichste, anzunehmen, daß innerhalb ziemlich weiter, mehr oder weniger diffus erleuchteter Meeresräume den Tierlarven das Schwimmen in der Richtung des stärksten Lichtgefälles erspart bleibt, daß die Phototaxis also nur so lange wirkt, bis die Tiere in den geeigneten Raum gebracht sind, daß sie dann aber durch Lichtverhältnisse unbeeinflusst und vorwiegend im Interesse ihrer Nahrungssuche ihre Bewegungen einrichten können.

Im Gegensatze zu Annahmen anderer scheint mir also, daß die Beobachtungen über Phototaxis bei *Balanus*-Larven und ähnlichen Tieren auch keine Anhaltspunkte für die Annahme von periodischen täglichen Auf- und Niederwanderungen der Planktontiere bieten, um so weniger, als m. W. bei den bisher behandelten Tieren auch gar keine bestimmten Angaben über tägliche Wanderungen vorliegen. — Mit Tieren, von welchen solche Wanderungen behauptet wurden, werden wir uns erst weiter unten zu beschäftigen haben.

Eben wegen der größeren Diffusität der Belichtung im Meere dürften auch die Stomatopodenlarven doch nicht gleich in dem Maße von den Lichtstrahlen abhängig sein, daß sie nur morgens ostwärts, mittags südwärts und abends westwärts schwimmen und demgemäß an einer nach Norden gelegenen Küste kaum vorkommen könnten (wie GIESBRECHT gelegentlich meinte). Eine derartige Schlußfolgerung beruht gleich der Annahme der Auf- und Niederwanderungen zum Teil auf Nichterkennung des Umstandes, daß die phototaktischen Erscheinungen im Laboratorium doch nur ein verzerrtes Abbild derer im Freileben sind. —

Zweifellos ist die Phototaxis als Schwärmbewegung, wie man das im Vorstehenden beschriebene Verhalten kurz nennen kann, bei den Larvenstadien von marinen Evertebraten, wie es die erwähnten sind, am ausgesprochensten.

Die Einheitlichkeit des Gesamtbildes dieser „Phototaxis als Schwärmbewegung“ wird etwas vermindert, wenn wir noch einige andere Tiere hinzunehmen, was jedoch wohl unumgänglich ist. Auch das Verhalten ausschwärmender Insecten nämlich müssen wir in manchen Fällen als Phototaxis bezeichnen, und diese Fälle reihen sich den vorstehend erwähnten durchaus an. Hochgradige Analogie herrscht wenigstens bezüglich des ersten Stadiums der Phototaxis bei jenen Larvenformen: dort wie bei ausschwärmenden Insecten herrscht ausgesprochene positive Phototaxis, und diese allein dirigiert das Verhalten der Tiere in den betreffenden Lebensstadien, im Gegensatz zu Beispielen, auf die wir weiter unten bald zu sprechen kommen wollen.

Ein gut passendes Beispiel ist das des Bienenschwarmes, der eben seinen alten Stock verläßt, um sich ein neues Heim zu gründen. Wie ich LOEB („Dynamik“) entnehme, beobachtete KELLOGG an ihnen, daß, sobald man die gewohnte Ausflugsöffnung schließt und am entgegengesetzten Ende des Stockes Licht einfallen läßt, sie sofort sich nach dieser neuen Lichtquelle hindrängen. Alle Ortskenntnis scheint also vergessen, wie ja überhaupt die Bienen außer dem „Schwarmtrieb“ in diesem Zeitpunkte anscheinend kaum andere Betätigungen kennen. So ist auch die Richtung des Ausfluges nur durch die Lichtverhältnisse bestimmt, sie gehen — gleich wie die am Meeresgrunde geborenen planctonischen Larven — dem stärksten Lichtgefälle entgegen.

Auch der Hochzeitsflug der Ameisen „scheint geradezu auf der explosiven Entfaltung des positiven Heliotropismus zu beruhen“, sagt LOEB (l. c.). „Die geschlechtsreifen Tiere stürzen (bei Sonnenschein) aus dem Nest heraus, und der ganze Schwarm fliegt in der Richtung der Sonnenstrahlen davon.“

Vielleicht liegt auch etwas Ähnliches bei den Raupen von *Porthesia*, dem Goldafter (einem Nachtfalter), vor, welche, wie es LOEB anschaulich schildert, in ein warmes Zimmer gebracht, ihr Winternest verlassen und nun anfangs immer der Lichtquelle entgegenkriechen.

Jedenfalls ist es berechtigt, in diesen Fällen von „Phototaxis als Schwärmbewegung“ zu sprechen, und sie unterscheiden

sich, wie wir sehen werden, von allen im Folgenden noch zu erwähnenden phototaktischen Erscheinungen ganz erheblich.

II. Phototaxis als Fluchtbewegung.

Die bisher herrschende Meinung, welcher bisher nur ich in meinen früheren Phototaxisstudien entgegengetreten bin¹⁾, würde besagen, daß wie bei den zuvor erwähnten Tieren auch noch bei zahlreichen anderen die Phototaxis eintritt, sobald nur die hierfür erforderlichen Belichtungsbedingungen, nämlich eine hinreichend verschieden starke Belichtung von zwei verschiedenen Seiten, gegeben sind.

Dagegen muß ich auf Grund meiner Versuche betonen, daß die bei weniger genauer Betrachtung sich scheinbar prinzipiell gleichartig verhaltenden Tiere in Wahrheit in 2 Gruppen zerfallen, und auf die 2. Gruppe kommen wir jetzt zu sprechen.

Bei den im Folgenden zu erwähnenden Tieren nämlich tritt die phototaktische Reaktion nur ein, wenn außer den hierfür erforderlichen Belichtungsbedingungen noch anderweitige besondere Bedingungen erfüllt sind, besondere Einwirkungen stattfinden, und zwar können dies sein:

1. mechanische Einwirkungen, namentlich (in den Versuchen)
 - a) Einengung auf kleinen Raum,
 - b) Erschütterung;
2. chemische Einwirkungen.

Ohne das Hinzutreten dieser besonderen Bedingungen kommt bei sonst ganz gleichen Belichtungsbedingungen die phototaktische Reaktion nicht zustande.

Ein besonders klares Beispiel wollen wir hier vorwegnehmen, um das Gesagte zu illustrieren.

Setzt man in ein am Fenster stehendes Aquarium, welches nichtphototaktische Tiere enthält, ein kleines Gläschen B mit Wasser, so daß es auf der größeren Wasseroberfläche schwimmt, und bringt man hier hinein einige der Tiere, welche soeben noch nicht phototaktisch waren, so reagieren sie nunmehr plötzlich phototaktisch (Fig. A), obwohl die Lichtverhältnisse für sie nach wie vor ganz dieselben

1) In einer soeben erschienenen Arbeit schließt sich E. DEGNER (1912, p. 53) bezüglich der Decapoden und Mysideen mir an.

sind. Wie ich schon 1911 mitteilen konnte, glückte dieser Versuch mit sehr verschiedenen Tieren, mit Würmern, Krustern, Insecten, Fischen und Amphibien, bei letzteren beiden Tierklassen sowohl mit sehr jungen wie mit älteren Tieren.

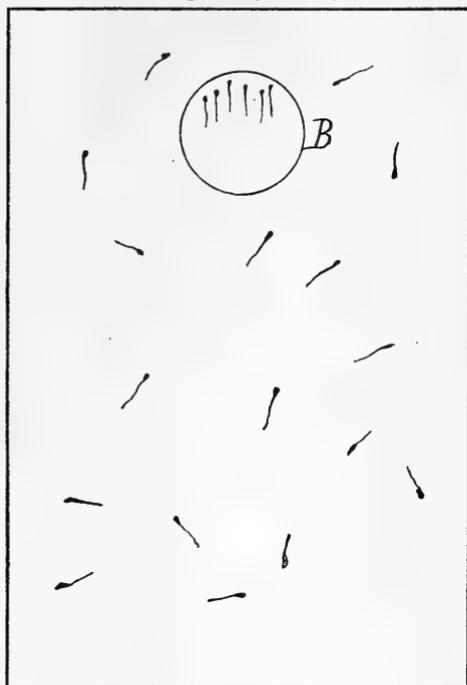


Fig. A.

Nur die Tiere (z. B. Kaulquappen) in dem kleinen Gläschen *B*, welches auf der Wasseroberfläche im Behälter schwimmt, reagieren phototaktisch.

Ich gehe nunmehr zur systematischen Darstellung der Versuchsergebnisse und zur Deutung der Beobachtungen im Hinblick auf das wahrscheinliche Verhalten der Tiere im Freileben ein, wobei ich zunächst die mechanischen, dann die chemischen Einwirkungen behandeln werde, unter den ersteren aber die „Einengung auf kleinen Raum“ mit der „Erschütterung“ und sonstigen mechanischen oder taktilen Wirkungen promiscue.

1. Phototaxis, ausgelöst durch mechanische Einwirkungen.

a) Bei Crustaceen.

Ich will zunächst auf die planctonischen Copepoden des Meeres eingehen, weil diese Tiere verwandtschaftlich und biologisch den vorher erwähnten Krebslarven so nahe wie möglich stehen.

Im Hinblick auf derartige Beobachtungen an anderen Tieren, wie ich sie eben kurz erwähnte, wurde, wie 1911 mitgeteilt, bei verschiedenen in Neapel erhältlichen Copepoden (*Scolecithrix* und vor allem Pontelliden) der Versuch gemacht, ob man sie nicht durch Einbringung einzelner Individuen in ein großes, 2 m langes Versuchsaquarium in 2 m Abstand von der elektrischen Lampe im Dunkelmzimmer phototaxislos machen könnte, wie es zu erwarten wäre, wenn Einengung auf kleinen Raum tatsächlich die Bedeutung hat, die Phototaxis auszulösen. Eine vollständige Aufhebung der

Phototaxis zu erzielen, gelang nicht ganz, wohl aber ließ sich eine unverkennbare Abschwächung des phototaktischen Verhaltens nachweisen, was nie bei einer der oben erwähnten neugeborenen Larven eingetreten wäre: das Versuchstier konnte sich sogar kurze Zeit ohne jegliche Phototaxis auf und nieder bewegen; sobald jedoch der Copepode dabei einmal an den Boden, die Glaswand oder die Oberfläche anstößt, eilt er plötzlich mit horizontal gestellter Körperachse in wenigen Sekunden der Lichtquelle zu.

Schon hiernach erscheint zweifellos, daß in weiten Meeresräumen die Copepoden nicht in gleichem Maße wie im engen Planctonglase phototaktisch reagieren werden, sondern daß sie vielmehr dies die weitaus größte Zeit ihres Lebens nicht tun werden, wohl aber in den Momenten, wo eine mechanische Einwirkung sie trifft. Es muß wohl mit ihren natürlichen Lebensbedingungen zusammenhängen, daß in solchen Fällen eine Bewegung nach dem Lichtmaximum zu eintritt. Würde z. B. ein dunkler Fischkörper sich dem Planktonkrebse nähern, so würde die Bewegung des letzteren ins Helle, ausgelöst vielleicht schon durch die Erschütterung des Wassers, eine zweckmäßige Fluchtbewegung darstellen.¹⁾

Daß in dieser Weise etwa bei den Copepoden die Phototaxis als Fluchtbewegung wirkt, wird mir noch besonders wahrscheinlich durch die Tatsache, daß die Phototaxis weitaus am energischsten bei den blauen Pontelliden in die Erscheinung eintritt, welche Tiere im Freileben folgende eigentümliche Gewohnheit haben: sie schnellen mitunter mit solcher Kraft gegen die Meeresoberfläche, daß sie sogar herausspringen, worauf dann der Schwarm gleichsam als kleiner Regen wieder herniederrieselt. Der Anblick dieser Erscheinung, der mir zwar selbst nicht zuteil wurde, erweckt durchaus den Eindruck, als ob die Tiere wohl vor irgendeinem Fisch oder einem anderen ihnen nachstellenden Tiere fliehen. Die Tatsache, daß diese sehr energischen Fluchtbewegungen gerade bei derjenigen Copepoden-Form vorkommen, welche auch am energischsten phototaktisch reagiert, spricht wiederum für die Berechtigung, die Erscheinungen der Phototaxis im Laboratorium mit Fluchtbewegungen im Freileben zu identifizieren.

1) Nochmals sei daran erinnert, daß, wie S. 264—265 ausgeführt, innerhalb ziemlich weiter Meeresräume eine ziemlich diffuse, also auch von oben und von unten her etwa gleich helle Beleuchtung anzunehmen ist.

Komplizierter werden die Erscheinungen dieser „Phototaxis als Fluchtbewegung“ wiederum dadurch, daß die Phototaxis keineswegs immer eine positive ist, sondern oft auch eine negative. Diese Verhältnisse sind gerade bei den Copepoden noch recht wenig aufgeklärt. Die Tatsachen sind folgende: zunächst überrascht, daß nach 2stündiger Dunkeladaptation die Tiere nicht negativ, sondern in besonders großer Anzahl positiv phototaktisch reagieren, wenn vor eine elektrische Metallfadenlampe von 50 Kerzen Stärke gebracht. Nach einiger Zeit werden, wie die Beobachtung der Gesamtheit der im Glase versammelten Copepoden sowie auch einzelner herausgefischter Tiere zeigt, immer mehr und mehr von den Tieren negativ phototaktisch, und $2\frac{1}{2}$ Stunden nach Versuchsbeginn sah ich alle bis auf 2 Exemplare negativ. Nach 12stündiger Belichtung waren wieder mehr Tiere positiv als negativ.

Es scheint nach Vorstehendem, als ob die Copepoden zunächst immer zur positiven Phototaxis neigen, welche als zweckmäßige Fluchtbewegung nicht nur beim Nahen freßlustiger Feinde, sondern auch bei Annäherung an den Grund des Wassers fungieren dürfte, daß jedoch in längerer oder kürzerer Zeit der Sinn der Phototaxis auch umschlagen und dann wieder zurückschlagen kann. Der Übergang zur negativen Phototaxis könnte sich vielleicht als zweckmäßig erweisen, wenn das Tier nahe der Meeresoberfläche längere Zeit positiv phototaktisch reagiert hat, ohne damit in ruhige Lebensbedingungen kommen zu können.

Auch bei Süßwasser-Copepoden und -Daphnien muß ich, wie 1911 schon ausgeführt, die Phototaxis in ähnlichem Sinne wie bei den marinen Copepoden als bloße Fluchtbewegung auffassen, und es kann meines Erachtens keine Rede davon sein, daß die von vielen Autoren, neuerdings z. B. von ESTERLY, EWALD und HESS, beschriebenen Verhaltensweisen diejenigen sind, welche das normale ruhige Leben der Tiere zusammensetzen. Alltäglich kann man beobachten, daß diese Tiere zwar im frisch gefangenen Zustande außerordentlich stark phototaktisch reagieren, in Behältern jedoch, in welche sie vollständig eingewöhnt sind, durchaus nicht phototaktisch reagieren; sie schwimmen unbekümmert sowohl durch einen hellen Lichtstrahl in ihrem Aquarium als auch durch dunklere Schattenstellen. Die Verhältnisse der Belichtung, insbesondere die Richtung der Lichtstrahlen, werden erst dann für ihre Bewegungen maßgebend, wenn man unverhältnismäßig viele Tiere zusammenbringt oder — zufolge meinen 1912 mitgeteilten Versuchen — wenn

man einige in einen sehr kleinen Behälter sperrt. Auch bei diesen Tieren kann die Phototaxis bald positiv, bald negativ sein.

Bei einer großen marinen Mysidee, *Macromysis flexuosa*, habe ich ein Stadium, auf welchem dieses Tier nicht phototaktisch ist, im Aquarium nicht beobachten können. Es ist mir aber nur wahrscheinlich, daß die Tiere, welche ich dann und wann beobachtete, ohne mit ihnen eingehende Versuche anzustellen, immer unter jenen abnormen Bedingungen, insbesondere unter Einengung auf kleinen Raum, standen, wodurch eben ihre Phototaxis ausgelöst wurde.

Ähnliche Beobachtungen wie an den Copepoden können auch an bodenbewohnenden Macruren angestellt werden, wie ich 1911 auf Grund meiner Versuche und unter Verwertung der Beobachtungen von DOFLEIN ausführte. Das Wesentliche ist, daß die Tiere (*Palaeomon*, *Leander*) nur in kleinen, sie einengenden Glasbehältern positive Phototaxis zeigen, wobei sie keineswegs dauernd in Ruhestellung an der Lichtseite des Gefäßes verharren, sondern von Zeit zu Zeit halb kriechende, halb schwimmende Vorwärtsbewegungsversuche ausführen, welche im Freileben, wenn die Glaswand nicht vorhanden wäre, die Tiere aus ihrer momentanen Einengung sofort herausführen würde. Gleich darauf würde das Phototaktisch-Reagieren aufhören, weil es ja in geräumigeren Behältern in dieser Weise nicht eintritt.

Mit allen diesen und anderweitigen Beobachtungen über die Phototaxis bei den Krebstieren sowie auch mit den noch folgenden Ausführungen betreffend andere Tiere will ich nicht sagen, daß in der normalen ruhigen Lebensweise der Tiere die Belichtungsverhältnisse absolut gar keine Wirkung auf die Bewegungen der Tiere ausübten. Gleichwohl erscheint mir zweifellos, daß die gewöhnlichen und auffallendsten Erscheinungen der Phototaxis im Laboratorium nichts anderes als die verzerrten Abbilder der im Freileben nur kurzdauernden Fluchtbewegungen der Tiere sind.

Für wenig wahrscheinlich aber halte ich, daß die phototaktischen Erscheinungen mit den angeblich vorhandenen täglichen periodischen vertikalen Wanderungsbewegungen der Tiere zu identifizieren sind bzw. daß diese Bewegungen durch jene Beobachtungen im Laboratorium erklärt werden könnten.

Vielmehr ist überhaupt bis auf weiteres zu bezweifeln, daß diese Wanderungen stattfinden. In dem oft angenommenen Umfange und in der vermuteten Allgemeinheit werden sie ganz

gewiß nicht statthaben. Im Jahre 1905 hat bereits LANGHANS darauf aufmerksam gemacht, daß noch niemand diese Wanderungen im freien Wasser gesehen hat. Tatsache ist nur, daß ein Planktonmaterial, welches bei Nacht an der Oberfläche erbeutet wird, eine größere Anzahl Individuen enthält als ein bei Tage gefangenes. Schon LANGHANS rechnet mit der Möglichkeit, daß die Tiere vor dem herannahenden Fangapparat, den sie nämlich sehen, fliehen können. Auch ich habe seit 1910, anfänglich unabhängig von dem genannten Autor, ganz dieselbe Auffassung betont, mir scheint es ganz natürlich, daß die Tiere bei Tag den Fangapparat sehen und ihm entfliehen, bei Nacht ihn aber nicht sehen können und daß darauf der Unterschied von Tag- und Nachtfängen beruht. Ich habe verschiedentlich Gelegenheit genommen, diese Auffassung unter Berücksichtigung der in der Literatur niedergelegten Daten eingehend zu begründen, und will hier darauf nicht mehr eingehend zurückkommen. Nur das sei bemerkt, daß die angeblichen Wanderungen schon wegen ihres großen Umfanges sowie auch aus sonstigen Gründen recht unökonomisch und schon deshalb unwahrscheinlich erscheinen müssen. Nach einer neueren Mitteilung von ESTERLY würde *Calanus finmarchicus* täglich in der kurzen Zeit der Dämmerung eine Auf- und Abwanderung von mehreren 100 m ausführen müssen. Man braucht nicht gerade zu sagen, daß wir dies bei der Bewegungsgeschwindigkeit der Tiere für unmöglich halten müßten, immerhin ist es unwahrscheinlich; durchaus wahrscheinlich ist dagegen, daß die Tiere sich bei Tage durch eine schnelle Seitwärtsbewegung vor dem herannahenden Netz retten können. Derartige schnelle Bewegungen bekommen wir zwar in den engen Versuchsgefäßen bei den abgehetzten Tieren nicht jederzeit zu sehen. Man beobachtet sie jedoch nicht nur bei Fischlarven, Sagitten und *Macromysis*, sondern ich sah in einem sehr geräumigen Aquarium auch Copepoden (*Scolecithrix*) vor kleinen, ihnen nachstellenden Fischen durch blitzschnellen Sprung von verschiedener Weite bis zu $\frac{1}{2}$ m entweichen. Es ist hiernach wohl kaum zu bezweifeln, daß das Tier dem herannahenden, vom Menschen in die Tiefe gesandten Fangapparat noch besser als seinen natürlichen Feinden wird entgehen können, wenn es ihn sieht.¹⁾

1) Neuerdings hat M. ROSE wiederum versucht, auf Grund von Experimenten an Cladoceren des Süßwassers (*Daphne longispina*) eine Erklärung für die vermeintlichen vertikalen Wanderungen zu finden. Seine

b) Bei Fischlarven und Fischen.

Daß man bei erwachsenen Fischen hier und da phototaktische Erscheinungen erzielen kann, ist bereits seit längerer Zeit durch die Versuche von GRABER bekannt. Daß Fischlarven eine sehr lebhaftige Phototaxis zeigen, geht bereits aus einer kurzen Bemerkung in LOEB'S „Dynamik“ hervor. Seit 1909 haben verschiedene Untersucher: ich selber, BAUER, HESS, jeder aus anderen Gesichtspunkten, sich mit der Phototaxis der Fischlarven und Jungfische beschäftigt. 1909 teilte ich diejenigen Beobachtungen an Larven von *Agonus* und *Centronotus* mit, welche für meine weiteren Phototaxisstudien bestimmend wurden. Ich sagte (in: Internat. Rev. Hydrobiol., Vol. 2, p. 577):

„Ich habe nun noch einige Beobachtungen mitzuteilen, die vielleicht geeignet sind, auf das Wesen des Phototropismus überhaupt ein neues Licht zu werfen:

1. Bei *Centronotus*- wie bei *Agonus*-Larven habe ich beobachtet, daß sie, in einem hinreichend großen Behälter vollkommen sich selbst überlassen, ihren Phototropismus so zu sagen vergaßen, d. h. nach 24 Stunden zeigten sie keine Orientierung nach den Lichtstrahlen mehr, sondern schwammen meist nahe dem Boden hierhin und dorthin, solange man sich ihnen ganz vorsichtig näherte.

2. Die geringste Erschütterung aber bewirkte, daß die Tiere sämtlich der Lichtseite des Behälters zueilten. Man hatte den Eindruck, daß sie das Nahen einer Gefahr fühlten und nach dem Lichte hin flohen.

3. Der Phototropismus ist stets um so ausgeprägter, je mehr Individuen in einem Wasserglase mit 100 ccm Inhalt vorhanden sind. Die genaue Beobachtung der einzelnen Tiere hat mich zu der festen Überzeugung geführt, daß in einem dichter besetzten Glase jedes einzelne Tier stärker phototropisch ist, als im schwächer besetzten, und daß nicht etwa die größere Gesamtheit aller Tiere dieses nur vortäuscht.“

Ich könnte auch die 1909 von BAUER gebrauchten Worte anführen, um zu verdeutlichen, welche Aufgabe die positive Phototaxis im Freileben der Fischlarven und Jungfische haben mag. Der Ge-

Experimente sind sehr interessant, wir erwähnen sie zum Teil noch. Deren Anwendung zur Erklärung der vermeintlichen Wanderungen ist jedoch als ein Phantasiegemälde zu bezeichnen.

nannte fand, daß Jungfische von *Smaris alcedo* positive Phototaxis zeigen, die sich bei Klopfen ans Glas noch verdeutlichte, und er fügt hinzu: „Biologisch glaube ich in dieser zweiten Reaktion einen Fluchttreflex sehen zu können. Die jungen *Smaris* haben ein sehr charakteristisches Habitat; sie finden sich nämlich stets in flottierenden Algenbüschen versteckt. Um bei drohender Gefahr ausgiebige Fluchtbewegungen machen zu können, sind sie darauf angewiesen, rasch aus dem behindernden Gewirr der Algenfäden herauszukommen und das Freie zu gewinnen. So könnte sich der Instinkt, bei Beunruhigung dem Lichte zuzustreben, erklären.“

Bei Jungfischen von *Cyclopterus lumpus* habe ich die positive Phototaxis, welche wiederum bei Zusammendrängung auf kleinen Raum besonders deutlich auftritt, jedoch bei ganz ungestörten Tieren überhaupt nicht vorhanden ist, 1910 beschrieben und in ganz ähnlicher Weise wie BAUER bei *Smaris* gedeutet.

Weniger deutlich, immerhin aber erkennbar ist die positive Phototaxis bei jungen *Gadus morrhua*, wenn man 3 oder 4 Fische von 7—10 cm Länge in ein Wasserglas von ca. 12 cm Durchmesser bringt.

Deutlicher ist diese Reaktion bei jungen *Caranx trachurus*, welche in großen Schauaquarien keine Phototaxis zeigen, unbedingt aber in einem Versuchsbecken von 12mal 40 cm Durchmesser, welches mit der Schmalseite gegen das Fenster gestellt wird (vgl. 1910).

Von jungen, 3—4 cm langen *Mugil* und von 2,5 cm langen *Box salpa* gilt, wie ich 1911 mitteilte, ganz Entsprechendes.

Positive Phototaxis bemerkte man auch bei einer 9 mm langen, noch glasdurchsichtigen Halblarve von *Ctenolabrus rupestris*.

Die bisher genannten Jungfische und Fischlarven sind teils pelagisch, teils benthopelagisch, d. h. dicht über dem Grund lebend; in beiden Fällen dürfte die bei Einwirkung ungewohnter, irgendwelche Gefahren signalisierender Reize eintretende positive Phototaxis zu zweckentsprechenden Fluchtbewegungen führen.

Auch bei Tieren, welche direkt Grundfische sind, wie jungen *Pleuronectes platessa*, *Trachinus vipera* (erwachsen) und jungen *Anguilla vulgaris*, habe ich bei Einbringung in enge Versuchsaquarien sehr deutliches Eintreten der positiven Phototaxis bemerkt. Im Freileben würden diese Tiere freilich bei nahender Gefahr oftmals sich in den sandigen Grund einschlagen, ganz besonders würde dies *Trachinus* tun. Auf den harten Glaswänden des Aquariums kommt jedoch offenbar dieser Fluchttreflex nicht zustande, sondern nur die Be-

wegung ins Helle, d. h. im Freileben soviel wie vom Grunde weg, in die weiten Räume des freien Wassers.

Andere Fische, welche wahrscheinlich im Freileben nur die Möglichkeit haben, am Grunde Schutz vor schädigenden Einwirkungen zu finden, sah ich negativ phototaktisch reagieren, so z. B. 2,5 cm lange *Ctenolabrus rupestris* im Gegensatz zu dem vorher erwähnten jüngeren Stadium, entsprechend der inzwischen veränderten Lebensweise, dem Aufgeben des planctonischen und dem Annehmen des benthonischen Lebens.

In gleicher Weise unterscheiden sich erwachsene Aale von jungen, und eine erwachsene Schleie reagierte deutlich negativ phototaktisch, wie es ihrer Gewohnheit entspricht, sich bei drohender Gefahr im Freileben in den Schlamm Boden einzuwühlen.

Eine besonders interessante Art negativer Phototaxis konstatierte ich 1911 an dem rhombisch geformten *Capros aper*, welcher im Mittelmeer in Tiefen von 60–200 m über Felsboden lebt. Erwachsene Tiere dieser Art zeigten mir zunächst fast gar kein phototaktisches Verhalten, wohl aber nach Einengung auf kleinen Raum, die man in diesem Falle am besten durch Ablassen des Wassers bewirkt: in dem Moment, wo die Fische nicht mehr in senkrechter Körperhaltung schweben können, legen sie sich sämtlich so auf die Seite, daß sie dabei den Rücken der Lichtquelle zuwenden und sich in dieser Stellung zum Teil dachziegelartig decken. Sie vollführen damit offenbar diejenige Bewegung, welche im Freileben wenn irgendwelche Beunruhigungen eintreten, sie in schützende Felsspalten oder -löcher hineinführen würde.

Manche Fischarten haben die Eigentümlichkeit, daß von mehreren in einen engen Behälter zusammengebrachten Individuen die einen positiv, die anderen gleichzeitig negativ phototaktisch reagieren.

Bei jungen *Charax puntazzo*, bei denen ich dies 1911 mitteilte, dürfte es mit dem schon bei anderen Arten vorher erwähnten Wechsel in der Lebensweise zusammenhängen: die Tiere standen auf dem Übergangsstadium vom pelagischen Jungfisch zum benthonischen Vollfisch.

Sehr interessant ist, daß junge *Cyclopterus lumpus*, die wir schon als positiv phototaktisch erwähnten, in einem Falle auch negativ reagieren: hat man nämlich die Fische einen Augenblick oder etwas länger außer Wasser gehabt und bringt sie dann wieder in ihr Element, so sind sie gleich darauf, etwa bis $\frac{1}{2}$ Minute lang, negativ phototaktisch. Da *Cyclopterus* namentlich in erwachsenem

Zustände der Gezeitenzone angehört, so könnte in vorstehender Reaktion bereits der Instinkt ausgebildet sein, bei sinkendem Wasser zur Zeit der Ebbe möglichst die dunklen Tiefen des Wassers aufzusuchen, um nicht trocken gesetzt zu werden.

Wie ich gleichfalls 1910 mitteilte, beobachtet man bei jungen *Cottus* anfangs positive, dann negative Phototaxis.

Süßwasserstichlinge fand ich 1911 in neuen ungewohnten und namentlich engen Behältern stets zuerst positiv phototaktisch reagierend, nach einiger Zeit teils positiv, teils negativ. Die positive Phototaxis, die übrigens im hellen Sonnenschein auch dann eintritt, wenn die Fische eben aus ihrer viel dunkleren natürlichen Umgebung herausgefangen sind, dürfte diejenige Reaktion sein, welche sie im Freileben ins freie Wasser hinausführen würde, die negative dagegen diejenige, vermöge deren sie sich bei Verfolgung an dunkle Gegenstände wie Steine oder Pflanzen herandrücken.

In allen diesen Fällen ist es also wohl sicher berechtigt, von „Phototaxis als Fluchtbewegung“ zu sprechen. Ihre spezielle Erscheinungsweise ist in jedem Falle nur zu erklären, wenn man sie in dieser Weise als ein biologisches Verhalten deutet, welches zur mechanischen Erklärung der Lebenserscheinungen keinen besonderen Anlaß gibt.

Ich erwähne hier noch zwei anderweitige biologische Verhaltensweisen an Fischen, welche die phototaktische Reaktion unterdrücken können.

So ist die positive Phototaxis der *Cyclopterus* sofort sistiert, wenn man das Glas erschüttert: die Tiere gehen dann auf den Boden des Gefäßes und setzen sich mit ihrem Saugapparat fest, wie sie es wahrscheinlich im Freileben an Seepflanzen tun würden, wenn die Dünung oder sonstige Massenbewegungen des Wassers sie zu erfassen drohen.

Und junge *Caranx*, die im engen Versuchsgläse phototaktisch reagieren, gehen beim Kräuseln der Oberfläche sofort in die Tiefe. Gibt man ihnen ferner eine große Meduse in den Behälter, so tritt alsbald der Reflex ein, diesem Tiere zu folgen, unter deren Nessel-fäden die kleineren Fische wahrscheinlich Schutz vor größeren freßgierigen Feinden finden.

Schließlich bemerke ich noch, daß bei *Pleuronectes*-, *Centronotus*- und *Agonus*-Larven bei starker Belichtung negative Phototaxis eintritt, im letzteren Falle stets mit dem Sichniedersinken auf den Boden verbunden. Wie aber bei den Krebsen, so ist auch bei den

Fischen, im bedeutenden Gegensatz zu den eingangs besprochenen Larven von Krebsen und Würmern, dieses Verhalten nicht von entscheidender Bedeutung für die gewöhnlich im Laboratorium zu beobachtenden phototaktischen Erscheinungen, welche eben erst durch das für die Tiere Abnorme an den Versuchsbedingungen, insbesondere Einengung auf kleinen Raum und ähnliche Einwirkungen, ausgelöst werden.

c) Bei sonstigen Tieren.

Daß wir zunächst Crustaceen, dann Fische und zu dritt „sonstige Tiere“ behandeln, diese Einteilung hat kaum innere Gründe, sondern beruht nur darauf, daß ich diese sonstigen Tiere im ganzen etwas summarischer untersucht habe als die Vertreter der beiden vorher erwähnten Klassen.

Halten wir jetzt die systematische Reihenfolge inne, so kommen wir zunächst zum Blutegel (*Aulostomum gulo*), welcher, wie es oben schon von Stichlingen beschrieben wurde, auch dann, wenn man ihn eben aus dem Grunde eines Grabens heraus in das viel hellere Milieu eines am Ufer im Sonnenschein stehenden Glases bringt, sich stets nach der Sonnenseite desselben hindrängt. Obwohl er im Freileben die Möglichkeit hätte, sich in den Grund einzubohren, ist ihm dieses im Augenblick wegen des harten Glasbodens nicht möglich, und so dürfte hier — ähnlich wie oben bei Schollen und bei *Trachinus* — die positive Phototaxis als diejenige Bewegung aufzufassen sein, welche im Freileben und bei Voraussetzung harten Grundes im Falle irgendwelcher Beunruhigungen eintreten würde. Also wiederum „Phototaxis als Fluchtbewegung“.

Aus dem Bereiche der Echinodermen dürften sehr klare hier verwendbare Beispiele kaum beschrieben sein, es will mir aber scheinen, als ob die nicht selten bei frischgefangenen Tieren eintretenden Ansammlungen an bestimmten Stellen des Aquariums in ähnlicher Weise als phototaktische Fluchtbewegung gedeutet werden können.

Ein vortreffliches Beispiel aus den Mollusken können wir wohl in den Angaben BOHN'S über das Verhalten der Litorinen finden. Gerade die am nächsten unter der Oberfläche sitzende Art, *Litorina rudis*, die also bei eintretender Ebbe am ehesten austrocknen würde, hat unter den Bedingungen des Laboratoriumsversuches die größte Neigung zur negativen Phototaxis. Wir haben die negative Phototaxis als eine Fluchtbewegung, die gegenüber der Gefahr des Trocken-

gesetztwerdens bei Ebbe sehr zweckmäßig ist, schon oben (bei *Cyclopterus*) verstehen gelernt. Die tiefer sitzende Art *Litorina obtusata* ist dagegen meist positiv phototaktisch. Bei beiden Arten aber sowie bei der in mittleren Schichten der Gezeitenzone lebenden *Litorina litorea* wechselt der Sinn der Phototaxis doch mit dem Steigen und Fallen des Wassers, und zwar verstärkt sich die Neigung zur positiven Phototaxis bei hohem, zur negativen bei niedrigem Wasserstande. Ähnliches wurde nach BOHN auch bei anderen Schnecken sowie auch bei Würmern (*Hedista diversicolor*) festgestellt.

Aus der Klasse der Insecten gibt es eine ganze Reihe von Beispielen, die ich zum Teil meinen eigenen Beobachtungen, zum Teil denen anderer entnehmen kann. Bleiben wir zunächst bei Wasserbewohnern, so finden wir bei *Ranatra* wiederum eine Beobachtung, welche sich an die vorigen sowie an diejenigen bei *Cyclopterus* lückenlos anschließen dürfte. Fischt man die für gewöhnlich positiv phototaktischen Tiere für kurze Zeit aus dem Wasser heraus und tut sie dann wieder hinein, so reagieren sie, wie HOLMES beobachtete, vorübergehend aufs deutlichste negativ. Es ist nach Vorstehendem schon klar, in welcher Weise sich dieses Verhalten im Freileben arterhaltend bestätigen dürfte.

Bei Wasserwanzen, *Notonecta* und *Corixa*, habe ich, wie 1911 beschrieben, den in Fig. A schematisch dargestellten Versuch mit greifbarstem Erfolge angestellt. Die bloße Einbringung in das kleine Gefäß bei ganz gleichbleibenden Lichtbedingungen erzeugt sofort bei vorher ganz indifferenten Tieren die deutlichste positive Phototaxis.

Nie aber gelang es mir, bei der *Dytiscus*-Larve eine Phototaxis hervorzubringen, mit welchen Mitteln (Einengung, sonstige mechanische Einwirkung und Erzeugung sehr starker Belichtungsunterschiede) man es auch versuchen mochte. Vergegenwärtigt man sich nun, daß dieses Tier auch nie eine Fluchtbewegung erkennen läßt, daß es vielmehr dafür augenscheinlich keine Zeit hat, weil es bei seinem enorm schnellen Wachstum dauernd auf Nahrungssuche ausgeht, so daß die stets aufgesperrten Kiefer jederzeit, selbst im engen Gefängnis eines zugesperrten Gläschens, wo bald alles miteinander erstickt, zubeißen und die Beute sich zu eigen machen, so wird klar, daß es berechtigt ist, bei anderen Arten von „Phototaxis als Fluchtbewegung“ zu sprechen. Ein Tier, welches keine Fluchtbewegungen kennt, zeigt eben auch keine Phototaxis.

Wir gehen jetzt zu landbewohnenden Insecten über. Ob bei den von LOEB beobachteten Raupen von *Porthesia*, die im Reagensglase unentwegt zum Lichte hingehen bzw. an der Lichtseite verharren, nicht auch noch ähnliche Verhältnisse mitspielen wie die von mir bei sonstigen Insecten hier angenommenen, möchte ich unentschieden lassen. Dagegen halte ich es für ganz zweifellos, daß bei der Raupe des Weidenbohrers (*Cossus ligniperda*), welche, aus ihrer Behausung gewaltsam befreit, von diesem Moment ab der Lichtquelle entgegenkriecht, diese positive Phototaxis als eine Fluchtbewegung im allgemeineren Sinne aufgefaßt werden muß: sie ist erforderlich zum Aufsuchen einer geeigneten neuen Wohnstätte, sie läßt demgemäß, wie man jederzeit konstatieren kann, auch nach, wenn man dem Tiere Weidenholz gibt, in welches es sich einbohren kann. Die Suchbewegungen haben, solange sie nicht durch chemische Reize geleitet werden, eben einfach deshalb die Form der positiven Phototaxis, weil das Tier am Lichte bleiben muß; denn würde es sofort ins Dunkle gehen, so würde es geeignete Bedingungen nie finden.

Sodann erscheint mir wahrscheinlich, daß auch die allbekannte Phototaxis der Nachtschmetterlinge als eine Fluchtbewegung aufzufassen ist, die beim einzelnen Falter nur dann eintritt, wenn ihn irgend welche abnormen, Gefahr signalisierenden Umstände beunruhigen. Andernfalls müßte wohl der Erfolg des Köderns mit der Lampe noch ein sehr viel größerer sein, wenn alle Falter, die im phototaktischen Wirkungsbereich der Lampe sind, dieser Wirkung unterliegen würden. Ich brauche hierzu nur die Worte BAUER's anzuführen, denen ich mich völlig anschließe: „Diese Auffassung (die Phototaxis sei bei Jungfischen der Instinkt, bei Beunruhigung dem Lichte zuzustreben), gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch den Vergleich mit dem ganz analogen Verhalten bei Vertretern einer durchaus differenten Tierklasse, nämlich bei den Schmetterlingen. Jeder Sammler weiß, daß man der Arten, die sich in dichtem Gebüsch verbergen — das sind namentlich Geometriden und Motten, aber auch Noctuiden, Bombyciden usw. — am besten habhaft wird, indem man die Büsche mit einem Stock abklopft. Dabei stürzen die Schmetterlinge ins Freie, wo sie sich, ungehindert durch Blattwerk und Gezweig, auf ihre Flügel verlassen können. Dieser Instinkt, bei Gefahr dem Hellen zuzustreben, und vielleicht auch bei ihrem oft rasend schnellen Flug (ich erinnere an die Sphingiden) nach dem hell durch die Lücken im Laub scheinenden Himmel sich zu

orientieren, scheint es mir zu sein, welcher, irregeleitet durch unerklärliche Verhältnisse, die Tiere zwingt, in das Licht der Laternen zu fliegen.“

Recht einleuchtend ist auch dieselbe Auffassung bei Amphibien, insbesondere zunächst bei Kaulquappen, anwendbar. Bei diesen Tieren wurde wiederum der in Fig. A abgebildete Versuch mit deutlichem Erfolge ausgeführt, doch trat erst bei recht starker Einengung der Tiere, nämlich beim Hineinbringen von 15 Tieren von 2—3 cm Länge in ein Gläschen von nur 4,8 cm Durchmesser bei 1,5 cm Wassertiefe, die positive Phototaxis deutlich in die Erscheinung. Daß das Gedränge bei diesen Tieren hiernach schon ziemlich stark sein muß, damit die Reaktion eintritt, erklärt sich einwandfrei dadurch, daß diese Tiere auch im Freileben oft nicht viel Raum um sich haben, sondern in kleinen Wassergräben zu Hunderten oder Tausenden leben können. Daß sie positiv, nicht negativ phototaktisch reagieren, ist bei Tieren, die im Freileben nie am Boden, sondern nur durch Davonschwimmen Schutz suchen, ganz erklärlich.

Bei der Metamorphose zum Vollfrosch schwindet diese Neigung zur positiven Phototaxis nicht, wenigstens habe ich sie immer beobachtet, und zwar wiederum nur nach Einbringung in enge oder ungewohnte Behälter, in welchen die Tiere gegebenenfalls nach der dem Fenster zugewandten Seite gehen und hier je nach den Umständen entweder herausspringen oder an der Drahtgazewand senkrecht emporklettern. Es ist kein Zweifel, daß hier eine Fluchtbewegung vorliegt, da sie ja mit der Zeit, wenn die Tiere sich beruhigen, nachläßt. Daß unter gewissen Temperaturbedingungen statt der positiven Phototaxis auch negative eintreten kann, halte ich nach den Angaben anderer Autoren für durchaus wahrscheinlich und es dürften wohl auch für diese Fälle ähnliche Erwägungen anzustellen sein.

Tritonen können sich genau so verhalten wie oben bei den Fröschen erwähnt. Die aus dem Wasser gefischten Tiere sind stark positiv phototaktisch nicht nur, wenn man sie aufs Trockene bringt sondern auch wenn man ihnen einen Behälter mit Wasser zur Verfügung stellt, in welchen sie nicht genügenden Pflanzenwuchs und Schlupfwinkel finden. Sie verlassen dann einfach alsbald an der Lichtseite das Wasser und gehen dem Lichte entgegen, was geradeso wie bei der Raupe des Weidenbohrers zum Auffinden geeigneter Wohnstätten führen kann, während die negative Phototaxis die Tiere nur in Erdlöcher hineinführen würde.

Nicht anders ist wiederum die Erscheinung zu deuten, daß eine Blindschleiche (*Anguis*), im hellen Sonnenschein gefangen, sofort negativ phototaktisch reagiert und auf diese Weise Schlupfwinkel sucht.

Die positive Phototaxis des Vogels, der im Zimmer gegen die Scheibe fliegt, ist gleichfalls in dieser Weise zu werten.

Unter den Säugetieren verhalten sich die Fledermäuse nicht anders. Weniger deutlich bei einem *Plecotus auritus*, deutlicher bei einem kleinen *Rhinolophus*, sah ich das Umherfliegen im Zimmer (bei Tage) immer von Zeit zu Zeit durch ein Hin- und Hertänzeln vor dem Fenster unterbrochen werden. Wie bei den Nachschmetterlingen konstatieren wir also auch bei diesen Nachtflatterern die scheinbar paradoxe Erscheinung, daß ein nächtliches Tier Neigung hat, ins Helle zu gehen. Die Tatsache verliert alles Paradoxe, wenn man in den phototaktischen Erscheinungen bei den meisten Tieren eben nur schnell vorübergehende Fluchtbewegungen erblickt.

2. Phototaxis, ausgelöst durch chemische Einwirkungen.

Meine eigenen Beobachtungen darüber, daß chemische Reize die Phototaxis auslösen, verstärken oder ihren Sinn umkehren können, sind nicht sehr zahlreich. 1909 fiel mir bei *Agonus*- und *Centronotus*-Larven auf, daß ihre positive Phototaxis in dem Maße intensiver wird, als man den Tieren abnorm salzreiches Wasser zur Verfügung stellt. Es ist nicht wunderbar, daß abnorm salzreiches Wasser eine Fluchtbewegung auslöst, zumal ich 1910 Anzeichen dafür fand, daß abnorm starker Salzgehalt des Wassers auf die Fischhaut schmerz-erregend wirkt. Junge *Cyclopterus* lassen nämlich gegenüber verstärktem Salzgehalt dasjenige Verhalten: verstärkten Haftreflex und Umkrümmen des Schwanzes, erkennen, welches auch nach Ätherzusatz zum Meerwasser eintritt, welcher, wie bei uns an empfindlichen Hautstellen, so auch bei den Fischlarven schmerz-erregend wirken dürfte.

Bei jungen *Gadus morrhua* wurde die als Fluchtreflex zu wertende positive Phototaxis wesentlich verstärkt bzw. auch bei vorher indifferenten Tieren hervorgerufen, wenn ich dieselben etwa 1 Minute lang vorher in destilliertes Wasser gebracht hatte.

Bei *Hemimysis lamornae* trat unentwegte positive Phototaxis ein, welche die sonst bei diesem Tiere sehr deutlichen „phototaktischen Locomotionsperioden“ vollständig unterdrückte, wenn das

Wasser im Versuchsglase (wahrscheinlich durch Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureanreicherung) sich verschlechterte. Die Tiere halten sich dann unaufhörlich an der Lichtseite des Glases und oben, verlieren jedoch diese positive Phototaxis, sobald man ihnen wieder frisches Wasser gibt. Sie führen mit jener Reaktion offenbar diejenige Bewegung aus, welche sie im Freileben in geeignetes Wasser führen würde, wenn sie nahe am Grunde oder an Felsen in verdorbenes Wasser geraten sind.

Die Tatsache, daß Säuren und ganz besonders Kohlensäure Wassertiere energisch positiv phototaktisch macht, so z. B. die vorher phototaktisch indifferenten Daphnien (LOEB, ROSE) oder die vorher negativ phototaktischen Süßwasser-Gammaren (LOEB), ist nun offenbar wohl in ganz ähnlicher Weise als eine Bewegung, die zum Meiden ungeeigneten Wassers führt, zu werten.

Nach Angaben von LOEB und ROSE sind noch mancherlei chemische Einwirkungen geeignet, phototaktische Erscheinungen zu erzeugen oder zu modifizieren.

Sehr viele von den phototaktischen Erscheinungen, die man im Laboratorium kennen lernt, sind also in der vorstehend näher ausgeführten Weise als Fluchtbewegungen zu deuten, andere, die wir eingangs behandelten, als Schwärmbewegungen. Es scheint mir sicher, daß auf diesen zwei ganz verschiedenen Verhaltensweisen die nur auf den ersten Blick so gleichartig erscheinenden phototaktischen Reaktionen bei den verschiedenen Tieren, insbesondere bei Planctonten, beruhen.

Daß damit jedoch noch nicht alle Reaktionen der Tiere auf Einwirkungen des Lichtes erwähnt seien, sondern doch nur die auffälligsten, habe ich schon wiederholt angedeutet.

Ganz gewiß werden auch bei völlig im Zustande der Beruhigung befindlichen Tieren gelegentlich Wanderungen von helleren nach dunkleren Stellen oder umgekehrt stattfinden, die als Fluchtbewegungen nicht gedeutet werden können, bei denen vielmehr das hellere oder dunklere Licht als solches, nicht als Mittel zum Auffinden sonstiger geeigneter Bedingungen aufgesucht wird.

Junge *Cyclopterus* haben ferner die Gewohnheit, wenn sie sich festsetzen, bei horizontalem Lichteinfalle sich meistens dem Lichte abgewendet hinzusetzen. Dies beruht offenbar darauf, daß sie nur bei dieser Haltung Beutetiere erblicken, erjagen und fressen können,

während sie bei dem Lichte zugewandten Augen wahrscheinlich zu sehr geblendet sein würden. Es zeigte sich nämlich, daß Hummerlarven an der Lichtseite des Glases, wo sie in großer Menge vorhanden waren, stets von den ganz hungrigen *Cyclopterus* verschont wurden, daß jedoch nicht eine einzige Hummerlarve an die lichtabgewandte Seite des Glases gelangen konnte, ohne gefressen zu werden. — Auch *Centriscus scolopax* pflegen den Körper dem Lichte abgewandt zu halten, wie es ganz natürlich ist bei diesen Tieren, die stets den von oben her beleuchteten Boden des Meeres nach darüber schwimmenden Copepoden und sonstigen Beutetieren absuchen.

Den phototaktischen Locomotionsperioden von *Hemimysis lamornae* habe ich 1911 eine ausführliche Studie gewidmet, auf die ich heute nicht zurückkommen will.

Wiederum eine andere Frage ist, ob man Nystagmusbewegungen noch als phototaktische auffassen soll.

Den „Phototropismus“ der Tiere im engeren Sinne, d. h. das Sichhinwenden nach dem Lichte bei festsitzenden Tieren (im Gegensatz zur Phototaxis der frei beweglichen) zu untersuchen, habe ich mir nicht vorgenommen. Erwähnt sei nur, daß wir — entgegen einer Bemerkung von LOEB — auch diesen wohl in allen Fällen als eine zweckmäßige Reaktion betrachten müssen, freilich nicht in dem Sinne, als ob z. B. für eine Actinie das Licht als solches eine große Bedeutung hätte; aber indem das Tier sich nach dem Lichte hinwendet und nach dem Lichte hinwächst, entfernt es seine Krone jederzeit so weit wie möglich vom Grunde oder von festen Gegenständen, was selbstverständlich für seine Lebenserhaltung erforderlich ist.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Wir fassen zusammen, was wir im Vorstehenden, meist schon in der Kürze des Autorreferates, mitteilen konnten.

1. Die am häufigsten zu beobachtenden Erscheinungen der Phototaxis sind von zweierlei Art.

a) Bei einigen Tieren, insbesondere bei den am Meeresgrunde geborenen, planctonischen Larvenstadien, bemerkt man anfänglich ein unentwegtes Hingehen nach dem Lichte. Da sie dadurch vom Meeresgrunde in das freie Wasser gelangen müssen, kann man diese Bewegungen nebst einigen oben beschriebenen Komplikationen als „Phototaxis als Schwärmbewegung“ bezeichnen.

b) Bei viel zahlreicheren Tieren lösen erst ungewöhnliche Bedingungen, wie Einengung, Erschütterung, schmerzhaft e Einwirkungen, ungeeignetes Wasser etc., die phototaktischen Erscheinungen aus, während dieselben vor und nach jenen Einwirkungen bei sonst ganz gleichbleibenden Lichtbewegungen nicht eintreten. Da durch diese Bewegungen die Tiere aus dem Bereich störender Einwirkungen in das Bereich günstigerer Bedingungen gelangen, können wir in diesen zahlreichen Fällen von „Phototaxis als Fluchtbewegung“ sprechen.

2. In keinem Falle wird wahrscheinlich, daß die Tiere des Meeres und Süßwassers tägliche periodische Vertikalwanderungen ausführten oder daß die für diese Hypothese in Anspruch genommenen Beobachtungen wirklich so gedeutet werden müßten. Mindestens in der oft angenommenen schematischen Allgemeinheit werden jene Wanderungen nicht stattfinden.

3. können wir als ein Ergebnis dieser Studien noch dies hinstellen, daß in einer früher nicht erkannten Weise die Fluchtbewegungen einer großen Anzahl von Tieren durch das Licht dirigiert werden: die Tiere gehen dem stärksten bzw. schwächsten Lichte entgegen, nicht als ob es für sie von Bedeutung wäre, dieses als solches aufzusuchen, sondern sie haben darin in der Regel ein Mittel, gleichzeitig ungünstigen Einwirkungen auszuweichen.

Literaturverzeichnis.

- BAUER, V., Über sukzessiven Helligkeitskontrast bei Fischen, in: *Ctrbl. Physiol.*, Vol. 23, 1909.
- BOHN, G., *La naissance de l'intelligence*, Paris. (NB. Es lag mir auch eine ausführliche hier einschlägige Originalarbeit dieses Autors vor, doch kann ich gegenwärtig das Zitat in meinen Notizen nicht auffinden.)
- DEGNER, E., Ueber Bau und Funktion der Krusterchromatophoren, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 102, 1912.
- DOFLEIN, F., Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei decapoden Krebsen, in: *Festschr. R. HERTWIG*, 1910.
- ESTERLY, C. O., Diurnal migrations of *Calanus finmarchicus* in the San Diego region during 1909, in: *Internat. Rev. Hydrobiol.*, Vol. 4, 1911.
- FRANZ, V., Einige Versuche zur Biologie der Fischlarven, *ibid.*, Vol. 2, 1909.
- , Phototaxis und Wanderung. Nach Versuchen an Jungfischen und Fischlarven, *ibid.*, Vol. 3, 1910.
- , Ueber die Bedingungen der Phototaxis bei freibeweglichen Tieren (Autorreferat), in: *Ctrbl. Physiol.*, Vol. 24, 1910.
- , Beiträge zur Kenntnis der Phototaxis. Nach Versuchen an Süßwassertieren, in: *Internat. Rev. Hydrobiol.*, *Biol. Supplement*, 2. Serie, 1911.
- , Weitere Phototaxisstudien. I. Zur Phototaxis bei Fischen. II. Phototaxis bei marinen Crustaceen. III. Phototaktische Lokomotionsperioden bei *Hemimysis*, *ibid.*, 3. Serie, 1911.
- , Die Frage der phototaktischen Wanderungen der Planktontiere nach dem gegenwärtigen Stande der Kenntnisse (Autorreferat), in: *Naturwiss. Wochenschr.*, 1911, p. 345.
- , Zur Frage der vertikalen Wanderungen der Planktontiere (Autorreferat), in: *Arch. Hydrobiol.*, Vol. 7, 1912.

- GIESBRECHT, W., Stomatopoden, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 33, 1910.
- GROOM, TH. T. und J. LOEB, Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere, in: Biol. Ctrbl., Vol. 10, 1890—1891.
- HOLMES, S. J., The reactions of *Ranatra* to light, in: Journ. comp. Neurol., Vol. 15, 1905.
- HESS, C., Vergleichende Physiologie des Gesichtsinnes, Jena 1912 (darin zitiert die früheren Arbeiten dieses Autors, z. B. über Lichtsinn der Fische).
- LANGHANS, V., Einige beantwortete und unbeantwortete Fragen der Süßwasserbiologie, in: Jahresber. Reichenberg. Ver. Naturfreunde, 1905.
- LOEB, J., Ueber die Erregung von positivem Heliotropismus durch Säure, insbesondere Kohlensäure, und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 115, 1906.
- , Dynamik der Lebenserscheinungen, Leipzig 1906.
- ROSE, M., Biologische Untersuchungen am Plankton, in: Bull. Inst. océanogr., No. 237, 1912.

Allgemeine Biologie.

Von Prof. Dr. **Oscar Hertwig**, Geh. Rat,
Direktor des anatom.-biolog. Instituts der
Universität Berlin. Vierte umgearbeitete und erweiterte Auflage.
Mit 478 teils farb. Abb. i. Text, 1912. Preis: 19 Mark 50 Pf., in Halbtaschen 22 Mark.

Inhalt: **Die Zelle als selbständiger Organismus.** Geschichtliche Einleitung. Geschichte der Zelltheorie und Protoplasmatheorie. — **Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle.** Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften des Protoplasmakörpers und des Zellkerns. Nucleolus. Das kernlose Elementarorganismen. Die Zentralkörperchen. Centrosomen der Zelle. Hypothesen über die Elementarstruktur der Zelle. **Die Lebenseigenschaften der Zelle.** Stoffwechsel und formative Tätigkeit. Die Bewegungserscheinungen. Das Wissen der Reizerscheinungen. Untersuchungen der einzelnen Reizarten. Die Fortpflanzung der Zelle auf dem Wege der Teilung. Geschichte der Zellstreuung. Der Prozess der Kernteilung und seine verschiedenen Arten. Beeinflussung der Kernteilung durch äußere Faktoren. Abnorme Kernteilungsfiguren. Kerndegenerationen. Verschiedene Arten der Zellvermehrung und experimentelle Abänderung des Verlaufs der Zellteilung. Das Problem von der Urzeugung der Zelle. — **Wechselwirkungen zwischen Protoplasma, Kern und Zellprodukt.** Die Kernplasmarelation. **Die Erscheinungen und das Wesen der Befruchtung.** Die Morphologie des Befruchtungsvorganges und der mit ihm zusammenhängenden Ei- und Sameneite. Die Befruchtung und Reifung der Geschlechtszellen im Tierreich. Die Befruchtung der Phanerogamen. Die Befruchtung der Infusorien. Die verschiedene Form der Geschlechtszellen. Die Äquivalenz der beim Zeugungsakt beteiligten Stadien und die Begriffe „männliche und weibliche Geschlechtszellen“. Die Ur- und Grundformen der geschlechtlichen Zeugung und das erste Hervortreten von Geschlechtsdifferenzen. — **Die Physiologie des Befruchtungsvorganges.** Die Befruchtungsbefähigung der Zellen. Die sexuelle Affinität. **Die Zelle als Anlage eines Organismus.** Geschichte der älteren Entwicklungstheorien. Neue Zeugungs- und Entwicklungstheorien. Neue Grundlagen auf morphologischem Gebiet. Die Idioplasmatheorie. Der Kern als Träger der erblichen Anlagen. Die Entfaltung der Anlagen. Neue Grundlagen auf experimentellem Gebiet. Die Mendelschen Regeln.

Die Zelle im Verband mit anderen Zellen. **Die Individualitätsstufen im Organismenreich.** — Artgleiche, symbiotische, parasitäre Zellvereinigung. — **Mittel und Wege des Verkehrs der Zellen im Organismus.** — **Die Theorie der Biogenesis.** Ueber die Ursachen, durch welche Zellenaggregate in Gewebe und Organe gesondert werden. Ueber die doppelte Stellung der Zelle als Elementarorganismus und als determinierter und integrierter Teil eines übergeordneten, höheren Organismus. — **Die Lehre von der Spezifität der Zellen, ihren Metamorphosen und ihren verschiedenen Zuständen.** — **Besprechung der Keimplasmatheorie von Weismann.** — **Die Theorie der Biogenesis.** Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung. Die Schwerkraft. Die Zentrifugalkraft. Mechanische Einwirkungen von Zug, Druck und Spannung. Das Licht. Die Temperatur. Chemische Reize. Reize zusammengesetzter Art. Organische Reize, die in Einwirkungen zweier Organismen aufeinander bestehen. — **Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung.** Die Korrelationen der Zellen während der Anfangsstadien des Entwicklungsprozesses. Die Korrelationen der Organe und Gewebe auf späteren Stadien der Entwicklung und im ausgebildeten Organismus. — **Die im Organismus der Zelle enthaltenen Faktoren des Entwicklungsprozesses.** — **Hypothesen über die Eigenschaften des Idioplasmata als des Trägers der Arteigenschaften.** Das Problem der Vererbung. (Vererbung erblicher Eigenschaften. Die Kontinuität der Generationen. Vererbung neu erworbener Eigenschaften. Weitere Folgerungen.) — **Ergänzende Betrachtungen.** Die Biogenesistheorie und das biogenetische Grundgesetz. Das Prinzip der Progression in der Entwicklung. — **Erklärung der Unterschiede pflanzlicher und tierischer Form durch die Theorie der Biogenesis.** **Historische Bemerkungen über die Stellung der Biogenesistheorie zu anderen Entwicklungstheorien.** Die Theorie der direkten Bewirkung. Der Lamarckismus. Die Lehre von der Übertragung erworbener Eigenschaften auf den Keim. Die Vererbungstheorie. Die Kontinuität im Entwicklungsprozess. — Register.

Archiv f. Hydrobiol. u. Planktonkunde 1911 über die 3. Auflage

Wie der Gegenstand, den es behandelt, in jeder Hinsicht unerschöpflich ist, so trägt auch dieses monumentale Lehrbuch das Gepräge einer großartigen und nicht genug zu bewundernden wissenschaftlichen Leistung, die als eine Zierde der internationalen biologischen Literatur bezeichnet werden muß. Diesen Eigenschaften entsprechend hat das vorliegende Meisterstück einer zusammenfassenden Darstellung unserer Wissenschaft von der Zelle und ihrer Funktionen binnen zwei Jahrzehnten schon drei Auflagen erlebt. . .

Aus der enormen Fülle des behandelten Stoffes, der in jedem einzelnen Kapitel dieselbe unvergleichlich lichtvolle Darstellung erfährt, kann kaum etwas im besonderen hervorgehoben werden. . . Es liegt, wie schon gesagt, in dem Hertwigschen Werke ein Lehr- und Handbuch vor, welches für jeden, der sich produktiv mit biologischen Studien beschäftigt, als Wegweiser und Anreger unentbehrlich ist.

Prof. Dr. Otto Zacharias.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Vollständig liegt vor:

Zoologisches Wörterbuch.

Erklärung der zoologischen Fachausdrücke.

Zum Gebrauch beim Studium zoologischer, anatomischer, entwicklungs-
geschichtlicher und naturphilosophischer Werke

verfaßt von

Prof. Dr. **E. Bresslau** und Prof. Dr. **H. E. Ziegler**

in Straßburg i. E.

in Stuttgart

unter Mitwirkung von

Prof. **J. Eichler** in Stuttgart, Prof. Dr. **E. Fraas** in Stuttgart, Prof. Dr. **K. Lampert**
in Stuttgart, Dr. **Heinrich Schmidt** in Jena und Dr. **J. Wilhelmi** in Berlin.

revidiert und herausgegeben von

Prof. Dr. **H. E. Ziegler**

in Stuttgart.

(Zweite vermehrte und verbesserte Auflage.)

Mit 595 Abbildungen im Text. (XXI, 737 S. gr. 8^o.)

Preis: 18 Mark, geb. 19 Mark.

Die erste Auflage des „Zoologischen Wörterbuches“ erschien 1907-1910. Wenige Monate nach der Vervollständigung war das Werk im Buchhandel schon vergriffen. Diese Tatsache beweist die Brauchbarkeit und Nützlichkeit des Buches.

Die neue Auflage enthält über 5500 Artikel.

Zentralblatt f. Biochemie u. Biophysik. 1912, 1. Sept.-Heft:

Das vorliegende Wörterbuch darf mit Fug auf äußerste Gründlichkeit Anspruch erheben. Davon gibt schon die Vorrede Kunde, in welcher der leitende Gedanke und der Plan des Ganzen ausführlich dargelegt werden. Es sollten hier in möglicher Vollständigkeit und Präzision außer den wichtigen zoologischen systematischen Fachausdrücken auch alle Termini technischer der allgemeinen Zoologie, der Deszendenztheorie und der Biologie aufgeführt werden. Daß diese Aufgabe glänzend erfüllt wurde, lehrt eine Betrachtung dieser beiden Lieferungen, denen eine dritte zur Vervollständigung des Werkes folgen wird (ist inzwischen erschienen). Der Verlag. Mit großer Sorgfalt wurde jeder Begriff analysiert und die Herausgeber ließen sich auch die Mühe nicht verdrießen, zur Erleichterung des Verständnisses eine möglichst detaillierte etymologische Ableitung der Begriffe zu geben. So finden wir beispielsweise dem Begriffe Kern die Ableitung von etwa 15 Hilfsbegriffen aus dem Lateinischen und Griechischen beigegeben. In solcher Vollständigkeit ist dies bisher bei keinem naturwissenschaftlichen Werke geschehen. Dabei wirkt diese etymologische Zugabe durchaus nicht als Ballast, sondern wird dem Benutzer zur Orientierung und zur Unterstützung des Gedächtnisses höchst willkommen sein. Dasselbe ist von der Auswahl der Abbildungen zu sagen.

Eine Empfehlung dieses Wörterbuches an dieser Stelle rechtfertigt sich damit, daß ja in allen biologischen Forschungen mit Begriffen operiert wird, die dem großen Gebiete der Zoologie und verwandter Gegenstände entlehnt sind, aber vielfach nur tote Begriffe bleiben. Im Wörterbuch, wie das vorliegende, wandelt sie in lebendige Anschaulichkeit.

In der Ausstattung des Werkes ist sich der bewährte Verlag im besten Sinne treu geblieben.

Robert Lewin.

Naturwissensch. Wochenschr. v. 3. Nov. 07. Nr. 44:

In der Tat erscheint uns das Buch für diesen Zweck ganz vorzüglich geeignet: Es wird handlich sein und doch findet der Lehrer der Naturwissenschaften, der nicht speziell Zoologe ist und sein kann, der Studierende der Zoologie, der Arzt etc. in demselben alles, was beim Studium allgemein zoologischer Bücher als bekannt vorausgesetzt wird. Auch der bescheidenste Zoologe wird übrigens vieles aus dem Buche ersuchen können.

Dahl.

Diesen Heft liegt ein Prospekt bei von **Gustav Fischer**, Verlag in Jena, betr. „Handwörterbuch der Naturwissenschaftler“.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE-
DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENDEL
IN GIESSEN

DREIUNDDREISSIGSTER BAND

DRITTES HEFT

MIT 2 TAFELN UND 29 ABBILDUNGEN IM TEXT



J E N A
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1913

Inhaltsübersicht.

	Seite
v. KAULBERSZ, GEORG J., Biologische Beobachtungen an <i>Asellus aquaticus</i> . Mit Tafel 11—12 und 13 Abbildungen im Text	287
PLESSNER, HELMUTH, Untersuchungen über die Physiologie der Seesterne. I. Mit 7 Abbildungen im Text	361
HESS, C., Neue Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Mit 9 Abbildungen im Text	387

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Herausgegeben

Dr. **G. Schwalbe,**

o. o. Prof. der Anatomie und Direktor des anatomischen Instituts der Universität Straßburg i. E.

Neue Folge.

Soeben wurde vollständig:

17. Band. Literatur 1911. 3 Teile.

Preis: 97 Mark.

Früher erschienen:

<u>1. Bd.</u> Literaturverzeichnis für die Jahre 1892—1895.	Preis: 16 Mark.
<u>2. Bd.</u> Literatur 1896. 2 Teile.	Preis: 30 Mark.
<u>3. Bd.</u> Literatur 1897.	Preis: 36 Mark.
<u>4. Bd.</u> Literatur 1898. 3 Teile.	Preis: 42 Mark.
<u>5. Bd.</u> Literatur 1899. 3 Teile.	Preis: 50 Mark.
<u>6. Bd.</u> Literatur 1900. 3 Teile.	Preis: 51 Mark.
<u>7. Bd.</u> Literatur 1901. 3 Teile.	Preis: 52 Mark.
<u>8. Bd.</u> Literatur 1902. 3 Teile.	Preis: 62 Mark.
<u>9. Bd.</u> Literatur 1903. 3 Teile.	Preis: 76 Mark.
<u>10. Bd.</u> Literatur 1904. 3 Teile.	Preis: 85 Mark.
<u>11. Bd.</u> Literatur 1905. 3 Teile.	Preis: 89 Mark.
<u>12. Bd.</u> Literatur 1906. 3 Teile.	Preis: 87 Mark.
<u>13. Bd.</u> Literatur 1907. 3 Teile.	Preis: 67 Mark.
<u>14. Bd.</u> Literatur 1908. 3 Teile.	Preis: 73 Mark 50 Pf.
<u>15. Bd.</u> Literatur 1909. 3 Teile.	Preis: 84 Mark.
<u>16. Bd.</u> Literatur 1910. 3 Teile.	Preis: 86 Mark.
<u>17. Bd.</u> Literatur 1911. 3 Teile.	Preis: 97 Mark.

Neue Abonnenten erhalten die Bände 1—17 zum
Vorzugspreis von 899 Mark (statt 1037 Mark).

Gesamtregister zu den Jahresberichten der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgegeben von 1892—1901. Bearbeitet von Ernst Schwalbe in Heidelberg.

I. Teil: Namenregister. 1901. Preis: 20 Mark.

II. Teil: Sachregister mit einem Verweisregister. 1906. Preis: 40 Mark.

- 72

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Biologische Beobachtungen an *Asellus aquaticus*
nebst einigen Bemerkungen über *Gammarus* und
Niphargus.

Von

Georg J. v. Kaulbersz.

(Aus den Zoologischen Instituten der Universität München und
Freiburg i. Br.)

Mit Tafel 11–12 und 13 Abbildungen im Text.

Inhalt.

Einleitung.

Vorkommen.

Verhalten der Tiere im Aquarium.

Ruhestellung und Funktion der Extremitäten.

Farbe.

Biologie des Geschlechtslebens.

Häutung.

Regeneration.

1. Methode.

2. Verhalten der Tiere während und nach der Operation.

3. Autotomie.

4. Regeneration.

Photoreception.

A. Historisches und Methoden.

B. Beobachtungen.

Versuch No. 1. Prüfung der Reaktion auf Licht und Schatten.

- Versuch No. 2. Reaktion auf Licht von verschiedener Intensität.
- Versuch No. 3. Reaktion der Tiere mit funktionslosen Augen.
- Versuch No. 4. Körperstellung der beleuchteten Tiere.
- Versuch No. 5. Reaktion der Augen allein.
- Versuch No. 6. Reaktion auf beleuchtete Gegenstände.
- Versuch No. 7. Rollen der Augen beim Aufsuchen der Nahrung.
- Versuch No. 8. Verhalten auf verschiedenfarbigem Untergrund.
- Versuch No. 9. Einwirkung von verschiedenfarbigem Licht.

Chemoreception.

A. Morphologie der 1. Antenne.

1. Cuticula.
2. Epidermis.
3. Antennennerv.
4. Bindegewebe.
5. Muskulatur.

B. Experimente über den Geruchs- und Geschmackssinn:

1. Nahrungsreaktionen
 - a) mit normalen Tieren,
 - b) mit Tieren, denen die innere Antenne amputiert wurde,
 - c) denen die äußere Antenne amputiert wurde,
 - d) denen beide Antennen amputiert wurden,
 - e) denen die Mandibel amputiert wurde.
2. Reaktionen auf chemische Substanzen.

Tangoreception.

Bemerkungen und Experimente mit *Niphargus* und *Gammarus*.

Einleitung.

Im Studium der Lebensgewohnheiten der verschiedenen Tierordnungen bestehen noch trotz der vielen Arbeiten, die in den letzten Jahren ausgeführt worden sind, große Lücken, und es ist eine verhältnismäßig kleine Zahl von Formen, deren Verhalten und Lebensgewohnheiten genauer studiert sind. Die Kenntnis von dem Benehmen eines Tieres ist für die allgemeinen Lebenserscheinungen fast so wichtig wie diejenige von seinem Bau und Entwicklung, und doch war bis in die letzte Zeit das Studium des Verhaltens lebendiger Organismen fast vollständig vernachlässigt.

Das Leben der Protozoen ist analysiert in den Werken von VERWORN und von JENNINGS, der Echinodermen von PREYER, eine vollständige Analyse des Lebens der Planarien exklusive der Reaktionen gegen das Licht ist in dem großen Werk von PEARL gegeben. DOFLEIN hat in seinen: „Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei decapoden Krebsen“ eine gesamte Biologie, speziell

die Funktion der Sinnesorgane der höchst entwickelten Crustaceen, der Garneelen und Galatheiden, geschrieben. Die hohen und ganz unerwartet ausgebildeten Sinnesempfindungen bei diesen Tieren haben den Wunsch erweckt, die Kenntnis davon zu bekommen, in welchem Maß diese Entwicklung der Sinneswahrnehmungen und der damit verbundenen psychischen Erscheinungen in der Klasse der Crustaceen vor sich gegangen ist, und wie sich in dieser Hinsicht die hochentwickelten Decapoden von den niedrigsten Malacostraken unterscheiden.

Dieser Idee folgend, habe ich, angeregt von meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. DOFLEIN, die Untersuchung der Lebenserscheinungen und des Baues mancher sinnestragender Organe der Süßwasser-Arthrostraken begonnen, wobei ich mich fast ausschließlich auf die eine Art *Asellus aquaticus* beschränkte und nur einige beiläufige Experimente mit *Gammarus pulex* und *Niphargus puteanus* durchgeführt habe. Da ein Teil der Versuche dem chemoreceptorischen Sinn gewidmet ist, der, nach der allgemeinen Ansicht, seinen Sitz, wenigstens für die Fernwahrnehmungen, in den 1. Antennen hat, wurde an die biologischen Experimente eine anatomische Untersuchung der 1. Antenne bei *Asellus aquaticus* angeschlossen.

Für die freundliche Leitung der Arbeit und für viele Ratschläge bin ich Herrn Prof. DOFLEIN zum allerherzlichsten Dank verpflichtet. Ebenfalls möchte ich meinen herzlichsten Dank Herrn Prof. SCHLEIP für manchen Rat aussprechen. Auch Herrn Dr. BALSS bin ich für sein ständiges Entgegenkommen sehr dankbar.

Vorkommen.

Das Material, mit welchem ich die biologischen Versuche an gestellt habe, war:

1. *Asellus aquaticus* aus dem Tümpel im Garten des Zoologischen Instituts und aus dem Botanischen Garten in München; 2. *Gammarus pulex* von der Würm zwischen Mühltal und Leutstetten bei München; 3. *Niphargus* von der Falkensteiner Höhle bei Urach und von einem Brunnen in Freising.

Asellus ist fast überall in kleinen Tümpeln mit stehendem Wasser verbreitet, hauptsächlich in den sehr flachen Partien, wo er im Schlamm auf den Wasserpflanzen oder auf der Unterseite herabgefallener Blätter sitzt. Was nun das reichere Auftreten in verschiedenen Jahresperioden anlangt, so konnte ich bei *Asellus* folgendes konstatieren: in den Wintermonaten Januar und Februar habe ich

immer eine nicht allzu kleine Menge der Tiere leicht bekommen, in den Frühlingsmonaten fand ich eine außerordentlich große Zahl, die sich vom Anfang Juni ab wesentlich vermindert hat und in den Sommermonaten ihr Minimum erreichte. Im Herbst herrschte auf den herabgefallenen Rüster- und Eichenblättern wieder ein großer Tierreichtum, und in dieser Zeit fand ich die größten Exemplare. Im allgemeinen ist aber *Asellus* leicht in jeder Jahreszeit aufzufinden.

Im Gegensatz dazu ist *Gammarus* viel schwieriger und meistens nur in der Frühlings- und Sommerszeit zu bekommen. Er hält sich in ziemlich stark fließenden Gewässern, jedoch in den weniger von der Strömung beherrschten Stellen auf und sitzt meistens auf der Unterseite größerer Steine.

Niphargus fand ich im September in der Falkensteiner Höhle, riesige bis 3 cm große Tiere, die sich am steinigen Ufer der fließenden Elzach bewegten.

Verhalten von *Asellus* in Aquarien.

Asellus, welchen ich mehr als ein Jahr hindurch gezüchtet habe, ist ein für die Zuchtversuche sehr geeignetes Tier, indem er sich in Aquarien gut hält und keiner allzu großen Pflege bedarf.

Um die natürlichen Verhältnisse zu schaffen, habe ich den Boden des Aquariums mit etwas Schlamm bedeckt und ins Wasser zahlreiche meistens vertrocknete Eichen-, Rüstern- und Ahornblätter hineingelegt, die als Nahrung gedient haben. Die Sauerstoffzufuhr zum Wasser besorgten einige Wasserpflanzen, wie *Myriophyllum*, *Elodea* u. a. Wenn ich jeden dritten Tag das Wasser wechselte, war eine besondere Sauerstoffversorgung nicht mehr absolut notwendig.

Hält man die Tiere in einem Aquarium, dessen Boden nur mit reinem Brunnenwasser bedeckt ist, so sammeln sie sich an den Ecken und den Rändern des Gefäßes an, öfters in unmittelbarer Nähe voneinander sich aufhaltend, wobei sie zu einem größeren Haufen geradezu verkleben. Oft bilden sie dabei an den Ecken eine vertikale Säule, in welcher die sich oben befindenden Individuen nicht selten außerhalb des Wassers an der Glaswand sitzen und sogar durch starkes Wasserschütteln nicht aus der Ruhe gebracht werden (Textfig. A).

Die unter natürlichen Verhältnissen gehaltenen Asellen sitzen gewöhnlich auf der Unterseite der Blätter. Diese Tendenz könnte

einerseits durch Bevorzugung einer schattigen Stelle erklärt werden, worauf wir genauer in dem optischen Teil eingehen werden; außerdem auch, wie es WEGE erklärt, durch besser geeignete Ernährungsverhältnisse, da die Unterseite der Blätter eine weniger starke Cuticula besitzt als die Oberseite. Es scheint mir jedoch, daß es sich hier neben dem Schutzbedürfnis um eine Gewohnheit der Tiere handelt, die mit einem mehr für diese Lage geeigneten Bau der Extremitäten, besonders der letzten Pleopoden, in Zusammenhang steht, worüber wir bei Besprechung der Tangoreception in eingehender Weise eine Erklärung zu geben versuchen werden.

Einige Versuche erklärten mir nämlich, daß das Aufsuchen der Unterseite der Blätter unabhängig von den 2 ersten Faktoren stattfindet. Die Tiere, welche in vollkommen dunklen Stellen gehalten wurden, zeigten genau dieselbe Tendenz: auch wenn ich einige Exemplare auf das mit der Unterseite nach oben gewandten Blatt setzte, begaben sie sich bald auf die andere nach unten gewandte Seite. In dieser Lage sitzen die

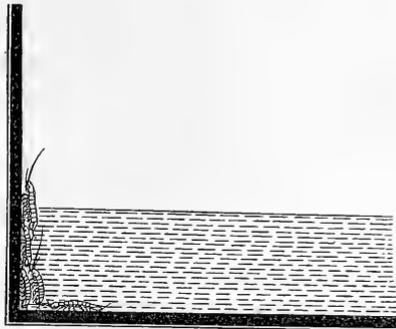


Fig. A. Versammlung der Asseln in einer Ecke des Aquariums.

Asseln oft sehr lange Zeit unbeweglich, und die Ruhe wird nur manchmal durch leichte Antennenbewegungen unterbrochen.

Eine bestimmte Periodizität der Bewegungen konnte ich bei *Asellus* nicht wahrnehmen, meistens sind es immer Reize, wie Wasserschütteln, Beleuchtung usw., die das Tier aus der Ruhelage auftreiben. Es werden immer im Aquarium diejenigen Stellen aufgesucht, welche nicht direkt von Lichtstrahlen beeinflusst sind. Alle Funktionen des Tieres werden ebenso bei Tag wie nachts ausgeführt, es scheint aber in der Dunkelheit eine Steigerung der Funktionen einzutreten, allerdings nicht bei vollkommenem Lichtmangel, sondern bei Abschwächung der direkt auf die Tiere wirkenden Lichtstrahlen. Das ganze Benehmen der Asseln deutet darauf hin, daß es sich um Dämmerungstiere handelt.

Die Empfindlichkeit scheint bei *Asellus* ziemlich bedeutend zu sein. Wenn das Tier auf der Seitenwand eines flachen, mit wenig Wasser gefüllten Aquariums sitzt und das Aquarium dabei langsam

dem Boden entlang verschoben wird, wobei nur ganz leichte Strömungen erzeugt werden, so reagiert *Asellus* mit einer Bewegung der Antennen, die Beine bleiben noch in vollkommenem Stillstand. Erst bei stärkeren Erschütterungen des Gefäßes setzen sich die Tiere in Bewegung.

Wenn man einen Gegenstand, z. B. einen Glasstab oder eine Nadel, an der vorderen Seite des Tieres ins Wasser bringt und ihn in einer Entfernung von nicht mehr als 1 cm von dem Tier hinab zum Boden führt, reagiert es zunächst durch einen Rückstoß auf 1—2 cm, wobei die 2 letzten Thoracalbeine nach rückwärts geschoben werden, während die übrigen kürzeren Beine sich etwas in die Höhe heben. Wenn das vordere Ende des Tieres, z. B. die Spitze der kleinen Antenne, einigemal mit einer Nadel oberflächlich berührt wird oder wenn man die Antenne zur Seite schiebt, so erfolgt oft gleich nach dem Berühren eine Krümmung des ganzen Kopfabschnitts abwärts unter die Brust.

Diese Schutzreaktion bringt oft große Schwierigkeiten beim Amputieren mit sich, da die Antennen zusammen mit dem Kopf auf die ventrale Thoraxseite verlagert werden, so daß es unmöglich ist, sie ohne starke Verletzung des Tieres zu entfernen.

Diejenigen Reize, welche nicht in unmittelbarer Nähe, sondern im weiteren Abstand ausgeführt werden, wie z. B. auf der Oberfläche eines 5 cm hoch mit Wasser gefüllten Aquariums, werden von den Tieren durch ein beschleunigtes Vorwärtsgehen beantwortet.

Sehr charakteristisch sind die Störungen des Zentralnervensystems, welche *Asellus* erfährt, wenn man ihn nach einigen Minuten oder längerer Zeit eines Verbleibens außerhalb des Wassers, mittels eines Spatels oder einer Feder ohne ihn irgendwie zu verletzen, wieder ins Wasser zurückbringt: er bleibt dann ohne Bewegung eine gewisse Zeit auf der dorsalen Seite liegen, und nur ein Schlag der Pleopoden deutet darauf hin, daß wir es mit einem noch lebenden Tier zu tun haben. Es dauert manchmal einige Minuten, bis es plötzlich rasche Bewegungen der Thoracalfüße auszuüben beginnt und in die normale Lage sich umzudrehen versucht.

Es ist oft interessant zu sehen, nachdem man die Asseln einige Zeit in einem pflanzenlosen Aquarium gehalten hat und nun ein kleines Blättchen oder eine Wasserpflanze ins Wasser hineingelegt hat, wie sich nach einer gewissen Zeit alle Tiere um das kleine Blättchen gruppieren und bei größerer Zahl es vollständig umgeben. Bei diesen Tieren, die in reinem Brunnenwasser gezüchtet werden

tritt die Secretion einer schleimigen Substanz ein. Es erscheint eine klebrige Masse, welche nach einiger Zeit vollständig den Boden des Aquariums bedeckt. Unter normalen Verhältnissen bei Anwesenheit der Pflanzen wird sie in viel geringerer Menge ausgeschieden. Die Secretion nimmt, wie es auch PEARL bei Planarien konstatiert hat, mit der Erregung des Tieres zu und wird auf der ventralen Seite, meistens, wie es scheint, von den Gelenken zwischen den Gliedmaßen und den Körpersegmenten, produziert. Ich habe die Ursache, deren Produkt die Substanz darstellt, bis jetzt nicht näher untersucht und die Lage der hier wahrscheinlich in Betracht kommenden Drüsen noch nicht festgestellt. Bei den Landasseln (*Porcellio*) wurden von LEREBoullet Drüsen nachgewiesen, die eine klebrige Substanz produzieren und die ihren Sitz am Ursprung des Basalgliedes der Gliedmaßen im hinteren Teile des Postabdomens haben.

Die Asseln sind in ihrem Benehmen nachts lebhafter als am Tage. Abends sieht man viel öfters die Tiere im Aquarium längere Zeit herummarschieren, ohne daß sie an einen bestimmten Gegenstand sich anheften, während man am Tage, wenn man an das Aquarium herantritt, oft die zwischen den Blättern und Pflanzen versteckten Tiere im ersten Augenblick gar nicht zu sehen bekommt.

Die Bildung von Gruppen und Ansammlungen der Asseln tritt meistens ein, wenn sie einer Gefahr ausgesetzt sind, wobei fast alle an einem Ende des Gefäßes in der Ecke zur Ruhe kommen. Diese Reaktion kann zum Teil als Resultat des Lichteinflusses angenommen werden, zum Teil aber muß hier noch ein anderer Faktor mitwirken, der die oft so großen Zusammenballungen der Tiere verursacht. Ich habe dieselben Experimente unter verschlossenen Gefäßen durchgeführt, und es zeigte sich immer dieselbe Tendenz zur Gruppierung an einem bestimmten Punkt. Man wäre versucht, auf diese Erscheinungen PEARL'S Satz anzuwenden, den er für Planarien aufgestellt hat: „we have, then, here a case of what appears superficially to be ‚social instinct‘“. Aber es können hier hauptsächlich tango- oder chemoreceptorische Faktoren in Betracht kommen.

Ruhestellung und Funktion der Extremitäten bei den Asseln.

Zur Ruhestellung kommen die Asseln, wie schon gesagt, in wenig beleuchteten Stellen, am häufigsten auf der Unterseite der im Wasser schwimmenden Pflanzen. Selten geschieht es, daß die Krebse auf dem Boden des Aquariums einen längeren Aufenthalt nehmen.

In absoluter Ruhe berühren sie mit 6 oder mit 7 Paar Beinen den Boden, da das 1. Beinpaar nicht immer mit dem Boden oder dem Gegenstand, an welchem die Tiere sitzen, in Berührung kommt. Diese Thoracalbeine sind nach verschiedenen Seiten gerichtet: die 3 vorderen nach vorne, das mittlere senkrecht zur Körperebene und die 3 letzten nach hinten (Textfig. B). Jedes Bein besteht aus



Fig. B. *Asellus aquaticus*.
Ansicht von oben.

5 Gliedern, die gewöhnlich so gelagert sind, daß das 1. unter den Brustsegmenten liegt und die anderen sich von seinem distalen Ende nach außen erstrecken. Die Länge der Beine ist sehr ungleich: die hinteren sind viel größer als die vorderen, so daß das letzte, 7. Bein oft 3mal so groß ist wie das 1. Auf die anatomischen Einzelheiten des Baues der Beine gehe ich hier nicht näher ein und verweise auf die ausführlichen Arbeiten von SABS, ROSENSTAEDT u. A. Eines ist aber für die biologischen Beobachtungen von Wichtigkeit, nämlich der verschiedenartige Bau der 1. Thoraxbeine bei ♂ und ♀. Beim ♂ ist das letzte Glied hakenartig

verkrümmt und das vorletzte sehr verdickt, während beim ♀ die 2 letzten Glieder viel dünner sind (Taf. 11 Fig. 1 u. 2). Über die Funktion sei später berichtet. Die letzten Pleopoden, die vom vorletzten Abdominalsegment entspringen und aus einem Basalteil und 2 Ästen von gleicher Größe bestehen, sind in der Länge ungefähr dem Abdomen gleich. In der gewöhnlichen Lage bilden die 2 Pleopodenäste einen Winkel von ca. 60°, öfters habe ich aber den Winkel fast gleich einem rechten gesehen. Diese Pleopoden sind beim lebenden Tier meistens etwas nach oben gerichtet. Der eine Ast zieht in der lateralen Richtung zur Ver-

längerung der Körperachse, der andere bildet mit ihm einen Winkel nach oben.

Der mittlere Teil der Assel steht auf einem höheren Niveau als der vordere und hintere, was durch die verschiedene Länge und Lage der Beine verursacht wird. Bei den Weibchen, welche bald Junge absetzen werden, sind die letzten Thoracalfüße mehr ausgestreckt und berühren den Boden nur an der Spitze (Textfig. C).

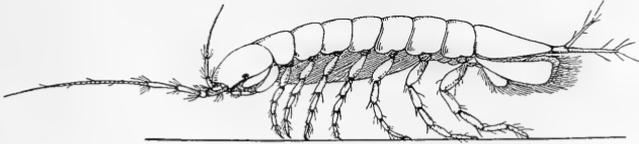


Fig. C. Ruhestellung des ♀ mit ausgebildetem Brutsack.

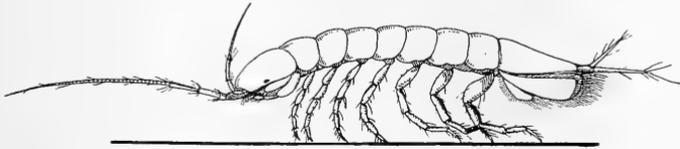


Fig. D. Ruhestellung von *Asellus*.

Die übrigen Tiere dagegen nähern sich und berühren manchmal den Boden mit den 3 letzten Thoracalfüßen an zwei Stellen, erstens an der Spitze und zweitens am Gelenk zwischen dem 3. und 4. Glied (Textfig. D). Das 2., 3. und 4. Beinpaar berühren auch bei allen Tieren den Boden nur an der Spitze, während das 1. nicht immer mit dem Boden in Berührung kommt.

Die großen (2.) Antennen werden in der gewöhnlichen Ruhestellung direkt nach vorn gerichtet, ihre Basalglieder weichen von der Längsachse des Körpers ca. um 30° ab, die Geißel wird aber oft so gebogen, daß die Antennenspitze am distalen Ende des 5. Thoraxbeines liegt. Was nun den Bau der 2. Antenne betrifft, so konnte ich die Resultate von WEGE bestätigen, besonders möchte ich aber die Richtigkeit seiner Beschreibung der Basalglieder hervorheben, nämlich daß der basale Teil aus 6 Gliedern, nicht aus 5, besteht, wie es von allen früheren Forschern beschrieben war. Tatsächlich ist das Gelenk zwischen dem 1. und 2. Glied oft unvollständig und nur auf einer Seite sichtbar; doch wie aus vielen Präparaten hervorgeht, ist die mehr oder weniger erkennbare Trennung dieses Gliedes von den übrigen nicht zu bezweifeln. Diese 2. Antennen

besitzen eine ganz enorme Bewegungsfähigkeit und können sich in allen Richtungen von der medianen weit über die sagittale Körperachse hin erstrecken. Die Antenne kann so geknickt werden, daß der basale Teil mit der Geißel einen scharfen Winkel bildet; innerhalb des Schaftes selbst ist die Krümmungsfähigkeit noch viel größer: Das 5. Basalglied kann mit dem 6. einen sehr spitzen Winkel bilden, wobei die Antenne ganz nach rückwärts gerichtet wird.

Die starken Beugungen der Antenne erfolgen genau in denjenigen Teilen, die als Bruchgelenke ausgezeichnet sind. Dieselben kommen an 2 Stellen der Antenne vor, einer zwischen dem 3. und 4. und einer zweiten zwischen dem 5. und 6. Glied. Sie werden mikroskopisch dadurch von anderen Gelenken unterschieden, daß, nach den Untersuchungen von WEGE, die innere dicke Schicht des Chitins hier plötzlich verschwindet und nur die dünne äußere übrig bleibt, welche das Gelenk von außen umgibt.

Im Gegensatz zu der 2. ist die 1. Antenne, mit deren morphologischem Bau wir uns später genauer beschäftigen werden, wenig beweglich. Sie wird im Ruhezustand des Tieres mehr lateralwärts gehalten und besitzt fast keine Krümmungsfähigkeit. Wenn man die Spitze dieser Antenne mit einer Nadel berührt und sie aus der normalen Lage bringt, kehrt sie sofort ohne irgendwelche Bewegungen, wohl durch Elastizität, in ihre frühere Stellung zurück.

Wenn in der Umgebung der Tiere, die sich im Ruhezustand befinden, ein schwacher Reiz ausgeübt wird, so nehmen sie

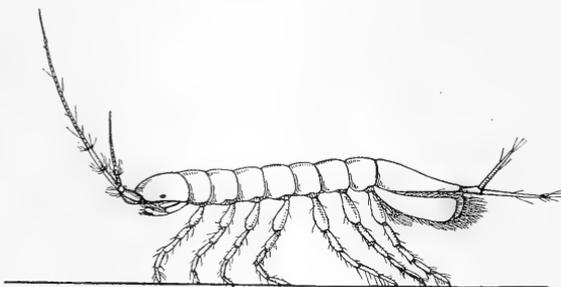


Fig. E. Bereitschaftsstellung von *Asellus*.

eine Stellung ein, die DOFLEIN bei den *Leander*-Arten Bereitschaftsstellung nennt. Diese Körperstellung ist bei den Asseln dadurch charakterisiert, daß die Antennen dabei zunächst nach oben und gleich darauf nach hinten gerichtet werden und die 3 letzten Thoraxfüße nur mehr an der Spitze den Boden berühren (Textfig. E).

Wird der Reiz stärker, so tritt der BETHE'sche Aufbäumereflex

ein, bei welchem die Beine noch mehr ausgebreitet sind; die 2. Antennen werden bald nach oben, bald zur Seite gerichtet und führen fast unaufhörliche halbkreisförmige Bewegungen aus. Diese Bewegungen finden auch ununterbrochen beim Gehen des Tieres statt, und nur an den Stellen, wo *Asellus* seine Bewegungen verlangsamt, werden die Antennenspitzen dem Boden genähert und der ganze Kopfabschnitt etwas nach unten gebeugt. In dieser Lage scheinen die Tiere etwas Bestimmtes aufzusuchen, bewegen sich sehr langsam und werden durch mechanische Reize nicht so leicht beunruhigt wie bei vollständigem Ruhezustand. Merkwürdig ist, daß die inneren Antennen dabei nicht nach unten gerichtet sind, sondern fast senkrecht auf dem nach unten gebeugten Kopf stehen (Textfig. F).

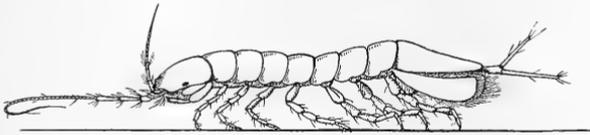


Fig. F. Suchstellung von *Asellus*.

Die Funktion, welche die Antennen ausüben, werden wir genauer bei der Besprechung der Chemo- und der Tangoreception schildern; jetzt sei nur berichtet, daß die beschränkte Definition der inneren Antennen als des ausschließlich geruchstragenden Apparats nicht vollkommen den biologischen Experimenten entspricht.

Die Thoraxbeine üben nicht alle die gleiche Funktion aus: während das 1. Paar, das die Richtung der Mundgliedmaßen besitzt, echte Angriffswaffen darstellt und die Funktion von Händen hat, werden die 6 anderen Thoraxbeine ausschließlich zur Bewegung verwandt.

Die Abdominalbeine nehmen mit Ausnahme des letzten Paares die Stelle der Kiemen an, indem sie mit der Atmung in Verbindung stehen. Ihre Zahl ist beim ♂ 5, beim ♀ 4, von denen das 1. Verschiedenheiten im Bau bei ♂ und ♀ zeigt. Beim ♀ sind sie fast kreisrund und am Rande von Haaren bekränzt, beim ♂ viel schmaler und eine längliche Form besitzend (Taf. 11 Fig. 3 u. 4. Das 2. Paar ist nur beim ♂ entwickelt. Sars betont, daß es eine Rolle bei der Copulation spielt. Die 3. nächsten Abdominalfüße sind in beiden Geschlechtern gleich entwickelt und dienen ausschließlich der Atmung.

Die Funktion der letzten Abdominalextrimität, des griffelförmigen Pleopoden, ist nicht ganz klar. Man kann nach den zahlreich an ihm befindlichen Fiederborsten annehmen, daß es in erster Linie die Tastempfindungen sind, welche diesem Pleopoden zufallen. Wegen ihrer nach oben gerichteten Lage kann die Spitze des oberen Astes dann am leichtesten mit einem Gegenstand in Berührung kommen und somit vielleicht eine sichrere Stellung für das Tier verschaffen, wenn die Asseln auf der Unterseite der Blätter sitzen. Beim Gehen berühren die letzten Pleopoden den Boden nie, sie haben jedoch beim Schreiten der Asseln eine wesentliche Bedeutung, indem sie das Gleichgewicht des Körpers erhalten.

Bei der Aufrechterhaltung des Tieres werden die Pleopoden sehr unbedeutend bewegt und geklappt, die Pleopodenschläge treten dagegen deutlicher auf, wenn man die Tiere von einem Aquarium, in welchem das Wasser schon länger steht, in ein mit frischem Brunnenwasser gefülltes bringt, wobei auch die Temperatur etwas gewechselt wird. In diesen Verhältnissen werden 2—3 Schläge in einer Sekunde gegeben, in 30 Sekunden habe ich 65 Schläge gezählt. Am deutlichsten tritt aber der Pleopodenschlag hervor, wenn das Tier verletzt ist oder aus irgendeiner anderen Ursache zugrunde geht und keine Bewegungsfähigkeit mehr besitzt. Die Lamellen heben sich dann sehr bedeutend, und der Schlag geschieht 2—4mal in der Sekunde.

Einigermal habe ich eine besondere Krümmung des Abdomens gegen den Thorax beobachtet, nämlich als das Tier sich zwischen der Häutung der hinteren und der vorderen Hälfte des Körpers befand. Es hat dann ununterbrochen Bewegungen und Krümmungen des Abdomens ausgeführt, indem es mit den 1. Thoraxbeinen an einem herauschwimmenden Elodeablatt befestigt war und mit dem Abdomen frei ins Wasser hing.

Farbe.

Die Färbung variiert bei verschiedenen *Asellus*-Individuen sehr; ich kann aber nicht behaupten, wie es Sars annimmt, daß sie bei den älteren Individuen stets dunkler wäre als bei den jungen. Zum Teil ist die Annahme richtig, da die frisch aus dem Brutsack ausgestülpten Embryonen immer ganz pigmentlos sind, schon in der 1. oder 2. Woche bekommen sie eine Farbe, die für das ganze Leben meistens entscheidend ist. Jedoch habe ich die Bemerkung gemacht, daß trotz vieler beobachteter Abweichungen eine Differenz in der

Färbung beim ♂ und ♀ besteht. Die ♂♂ sind im allgemeinen heller und besitzen fast immer einen Stich ins Bräunliche, während die ♀♀ sehr selten diesen gelblich-bräunlichen Ton erkennen lassen und meistens viel dunkler, grauschwarz, gefärbt sind. Es weicht auch bei ihnen die Farbe von dem Mitteltypus sehr wenig ab; nie habe ich ein vollkommen gelbes oder bräunlich-gelbes gesehen, immer ist es die im Schlamm oder auf den Blättern wenig auffallende grauschwarze Pigmentierung. Die ♂♂ sind dagegen in verschiedenen Tönen, von goldgelbem bis zu braunschwarzem, gefärbt. Von den beiden copulierenden Individuen ist fast immer das ♀ dunkler.

Die letzten Pleopoden und die Thoraxbeine haben meistens ganz gleiche Färbung, die Antennen manchmal eine etwas hellere, was mit den öfters in der Natur erscheinenden Regenerationen derselben in Zusammenhang zu bringen ist.

Auf der Oberfläche des Tieres, hauptsächlich auf der dorsalen Seite, ist das Pigment unterbrochen und läßt deutliche viel hellere Partien dazwischen erkennen. Diese helleren Partien des Tieres sind schon nach den Beobachtungen von SARRS auf bestimmte Stellen verteilt. Sie sind symmetrisch auf den zwei Seiten der Medianlinie gelagert und zeigen bei den meisten Individuen die gleiche Struktur. Die Medianlinie wird vom 5. Thoraxsegment an von beiden Seiten mit helleren, fast goldglänzenden Bändern umgeben, die am Abdomen besonders deutlich werden und oft einen kontinuierlichen Streifen bilden. An den 3 letzten Brustsegmenten sind sie als einzelne Flecken an der Medianlinie vorhanden. Am lateralen Rand finden sich beiderseits fast an allen Segmenten dieselben helleren Flecken. Außerdem liegen sie noch am Kopf gleich unter den Augen. Bei einigen Tieren fand ich am rechten Lateralrand des 2. Brustsegments einen großen schwarzen Fleck. Die Medianlinie ist fast immer vollständig schwarz, am Abdomen fehlt öfters diese schwarze Färbung.

Die eben beschriebenen Eigentümlichkeiten der Färbung beziehen sich größtenteils nur auf die ♂♂ und sind bei den ♀♀, die eine mehr gleichförmige grauschwarze Färbung besitzen, nicht so deutlich zu unterscheiden.

Die Färbung der Tiere ist durch das Chitin und die Epidermis bedingt. Die Epidermis ist vollständig mit Pigmentkörnchen besetzt, die die Form kleiner runder Kügelchen haben und an einzelnen Stellen zu großen Klümpchen zusammengedrängt sind. Die Extremitäten werden fast ausschließlich von der Epidermis aus gefärbt,

in welcher hier ein feines sich vielfach verästeltes Netz von schwärzlichen, oft ins Rötliche übergehenden Körnchen gebildet wird. Am schönsten kann man diese Pigmententstehung bei einem frischen Regenerat verfolgen. Ich habe diese Entwicklung an der kleinen Antenne beobachtet. Zunächst färben sich die lateralen und medialen Seiten im ganzen Glied, und von ihnen aus verbreitet sich das Netz ins Innere des Gliedes. Die Pigmentierung ist in den Antennen immer schwächer, je mehr wir uns der Antennenspitze nähern. Die letzten Geißelglieder sind sogar bei vollständig ausgebildeten Antennen sehr schwach gefärbt.

Außer der Epidermis verursachen im Chitin liegende Körnchen die Färbung. Besonders deutlich kann man die Chitinfärbung nach der Häutung erkennen, wenn man die abgeworfenen Panzer untersucht. Sie sind mit vielen, allerdings ziemlich weit voneinander liegenden gelbbraunen Körnchen gefüllt. Oft ist diese Struktur sehr gut makroskopisch sichtbar. Wenn der Panzer in Alkohol gelegt wird, färbt er sich zunächst rosa, dann wird er fast rot.

Im Laufe des Lebens wird, wie ich schon gesagt habe, die Farbe der Asseln wenig verändert. Eine ausgesprochene Änderung tritt aber sehr bald nach dem Tode ein, indem zunächst die graue Unterseite, dann auch die obere ein intensiv rotes Aussehen annimmt. Besonders deutlich wird diese Färbung an den Extremitäten.

Wenn man das tote Tier länger im Wasser liegen läßt, bleibt die rote Färbung erhalten, wenn es aber vom Wasser in Alkohol gebracht wird, verschwindet sie teilweise wieder.

Diese Rotfärbung scheint dadurch bedingt zu sein, daß die in der Epidermis befindlichen Pigmentkörnchen aufgelöst werden und sich als eine rötliche Zone über die Extremitäten und die Unterseite verteilen; auf der dorsalen Seite, wo die Färbung meistens vom Chitin abhängig ist, welches hier eine dickere Schicht bildet, wird diese postmortale Veränderung auch weniger deutlich. Ich habe einige Experimente angestellt, um mich zu überzeugen, ob die verschieden gefärbten Individuen, die goldgelben bis braunschwarzen, einen bestimmten Untergrund zum Aufenthalt vorziehen. Wenn das Aquarium mit Blättern des Ahorns, von welchem ich 2 Varietäten, eine dunkelgrüne und eine grünlich-gelbe, gebraucht habe, bedeckt war und in dieses Aquarium verschieden gefärbte Individuen hineingebracht wurden, war die Anpassungstendenz meistens sehr wenig auffällig oder gar nicht wahrnehmbar. Diese wenig aus-

gesprochene Anpassungsfähigkeit läßt sich wohl mit der verhältnismäßig kleinen Zahl von Feinden, die die Asseln besitzen, erklären. Hauptsächlich sind es verschiedene Wasserinsecten und an flacheren Stellen, wo sich die Asseln mit Vorliebe aufhalten, die Hirudineen. Oft habe ich im Aquarium gesehen, wie eine Hirudinee die Asseln, besonders die sehr jungen Exemplare, tödlich verletzte.

Einen Fall bezüglich der Färbung und der Anpassung möchte ich hier nicht außer acht lassen. Anfang März 1911 habe ich in ein kleines rundes Glasgefäß von 20 cm Durchmesser 2 Individuen von *Asellus* hineingesetzt: ein auffallend gelbes ♂ und ein dunkelgraues ♀. Die Tiere fingen nach sehr kurzer Zeit zu copulieren an. Ende März hat das ♀ 57 junge Embryonen aus ihrer Bruttasche entlassen, und im Laufe des Aprils gingen die alten Tiere zugrunde. Die Nahrung war im Gefäß etwas mangelhaft, sie bestand aus einigen Eichenblättern. Das Gefäß war dabei dicht geschlossen. Die kleinen Asseln waren sehr lebhaft, blieben aber, in dem kleinen Gefäß gezüchtet, in ihrem Wachstum ganz zurück; keines von ihnen überschritt bis zum Anfang Dezember die Größe von 2,5 mm. Nun unterschieden sich diese kleinen Tiere sehr wesentlich in der Farbe vom gewöhnlichen Typus. Ihr ganzes Abdomen war goldglänzend und hatte ungefähr die Farbe, welche bei normalen Tieren die 2 hellen schmalen Längsstreifen seitlich von der Medianlinie besitzen. Der Thorax war dagegen normal grau-bräunlich gefärbt. Es bestand somit bei ihnen eine mangelhafte Ausbildung des Pigments im Abdomen. Im übrigen zeigten die Tiere keine besonderen Abweichungen. Da es 2 Faktoren sein konnten, die das Zurückbleiben im Wachstum bedingt haben, 1. der mangelhafte Raum und 2. die mangelhafte Nahrung, habe ich, um den 2. Faktor zu prüfen, von Mitte Dezember an den Tieren täglich einige Kartoffelkörnchen in das Gefäß hineingetan, die nach einiger Zeit aufgefressen wurden. Es erfolgte schon gleich in den ersten Tagen eine Reaktion: fast alle Tiere häuteten sich, einige von ihnen gingen dabei allerdings zugrunde. Die gehäuteten Tiere wiesen eine Vergrößerung des Körpers um 1 mm auf, die Färbung blieb bei ihnen noch fast die gleiche, obwohl die helleren Partien an Größe auf Kosten des bräunlichen Pigments zunahmen. Im Januar und Februar habe ich ebenfalls alle paar Tage etwas Nahrung in das Gefäß hingeworfen, und die Tiere haben sich nur noch sehr wenig vergrößert. Ende März 1912 waren noch 18 Exemplare am Leben, von denen keines die Größe von 4 mm überschritten hat. Da die Tiere nach einem

vollen Jahr, trotz der in der letzten Zeit genügenden Nahrung, immer noch so bedeutend im Wachstum zurückblieben, glaube ich als Hauptgrund für dieses Zurückbleiben neben der mangelhaften Nahrung den kleinen Raum annehmen zu müssen.

Jedoch scheint das eine Experiment ungenügend zu sein, um allgemeine Schlüsse ziehen zu können.

Biologie des Geschlechtslebens.

Asellus aquaticus gehört zu den wenigen Krebsarten, die das ganze Jahr hindurch copulieren. Allerdings ist die Geschlechtstätigkeit nicht in allen Jahreszeiten gleich. Ich habe meine Untersuchungen von Mitte Dezember 1910 bis März 1912 durchgeführt, so daß ich das ganze Jahr die Tiere zu beobachten Gelegenheit gehabt habe. Ich kam hier zu anderen Schlüssen als viele frühere Autoren. In der Natur habe ich in den Wintermonaten Januar und Februar eine nicht allzu kleine Menge copulierender Individuen gefunden; im März und April kommt das Geschlechtsleben zur höchsten Entfaltung: fast alle Tiere befinden sich in Copulation. In den Sommermonaten fand ich auch ziemlich viele sich in der Geschlechtstätigkeit befindende Individuen, dagegen in den Monaten Oktober und November seltner. Von Mitte Dezember ab wurden die copulierenden Tiere wieder häufiger, was vielleicht auch damit in Zusammenhang zu bringen ist, daß das kleine Bassin im Garten des Zoologischen Instituts mit einem Holzdach zugedeckt wurde. Wenn ich die Tiere in den späten Herbstmonaten ins Aquarium gebracht habe und sie bei gewöhnlicher Zimmertemperatur hielt, begannen die meisten schon nach kurzer Zeit zu copulieren.

Den Vorgang der Copulation möchte ich hier etwas näher schildern. Das ♀ stellt, wie fast überall, das passive, das ♂ das aktive Element dar. Oft dauert es sehr lange, bis das ♀, welches vom ♂ verfolgt wird, zu copulieren sich anschickt. Es kommt oft zu einem lange dauernden Laufen längs den Seiten des Aquariums, wobei das ♀ beim Annähern des ♂ mit plötzlichen raschen Bewegungen vorwärts läuft und von dem ♂ gejagt wird. Wenn es schließlich vom ♂ ergriffen ist und mit seinen Thoracalbeinen festgehalten wird, legt sich das ♂ auf die Seite, meistens auf die rechte, und sucht mit raschen Bewegungen der Thoracalbeine das ♀ festzuhalten. Oft sind auch diese Bemühungen erfolglos, und das ♀ entweicht. In dieser Lage vor der Copulation tritt oft das Phänomen des Männchen-

kampfes ein, indem ein anderes ♂ sich bemüht dem zur Seite liegenden ♂ sein ♀ zu entreißen. Bei diesen Kämpfen konnte ich die Beobachtung machen, daß fast immer das mehr in gelblichem Ton gefärbte ♂ rascher als das dunklere zur Copulation kommt. Das eine Mal sind von 10 gelben, 10 dunkelbraunen ♂♂ und 10 ♀♀, die sich in den Frühlingsmonaten in einem Aquarium befanden, 6 gelbe und nur 2 braune ♂♂ zur Copulation gekommen, das andere Mal begannen von 12 gelben, 15 dunklen ♂♂ und 14 ♀♀ 8 gelbe und 3 braune ♂♂ zu copulieren, schließlich copulierten das 3. Mal von 15 gelben, 20 dunklen ♂♂ und 20 ♀♀, 9 gelbe und 4 dunkle ♂♂. Die gelben ♂♂ waren ungefähr gleichgroß wie die braunen. Im Copulationszustand sehen die Tiere folgendermaßen aus: das ♂ behält seine vollkommen normale Lage und umfaßt das ♀ mit dem 4. Paar seiner Thoracalbeine; doch tritt dieses Festhalten nur in den ersten Phasen auf; später kommen die Beine des ♂ auch in die normale Lage, während das ♀ ganz ruhig unter dem ♂ sitzt. Dabei hat das ♀ eine verkrümmte Haltung, indem der Kopf und die 2 letzten Brustsegmente nach unten gebeugt sind. Der hintere Abdomenteil des ♀ reicht über den des ♂ etwas hinaus, während der vordere Teil des ♀ sich meistens nicht weiter als bis zum 3. oder 4. Brustsegment des ♂ erstreckt.

In solcher Lage verbleiben die Tiere eine sehr variable Zeit; die längste Zeit, die ich beobachtet habe, betrug 12 Tage, meistens aber dauert der Zustand 6—8 Tage. Das ♂ sucht einen bestimmten Moment für die Ejaculation des Spermas und legt sich auf die Seite; das unter ihm sich befindende ♀ nimmt auch eine Seitenstellung an, so daß die Tiere Bauch an Bauch gegeneinander gelagert sind. Nach der Ejaculation kommen sie wieder in die frühere Lage und verbleiben oft noch längere Zeit zusammen bis zur beginnenden Häutung des ♀. Stets, nachdem die Tiere auseinander gegangen sind, häutet sich das ♀. In dieser mehrtägigen Lage fressen die Tiere genau so wie sonst, sind aber auf alle Reize viel empfindlicher als im gewöhnlichen Zustand. Bei jedem kleinen mechanischen Reiz erfolgt eine äußerst rasche Flucht, auch ist die Tendenz des Aufenthaltes in den Ecken des Aquariums größer, wobei der Vorderteil des ♂ oft aus dem Wasser heraus reicht.

Ich habe versucht festzustellen, in welcher Zeit nach der beendeten Copulation das ♂ und das ♀ wieder copulationsfähig sind. Eine nach normaler Beendigung der Copulation das 2. Mal statt-

findende Begattung des ♂ mit demselben ♀ habe ich nie gesehen. In den meisten Fällen ist das ♀ von der Zeit einer beendeten Copulation bis zur Geburt der Jungen copulationsunfähig. In einigen wenigen Fällen habe ich jedoch gesehen, daß das ♀ einige Tage nach der Copulation mit schon ausgebildetem Brutsack zu copulieren begann. Nur einmal konnte ich beobachten, wie ein ♀, welches sich 8 Tage in Copulation befand, an demselben Tag nach Beendigung derselben mit einem anderen ♂ zu copulieren begann, allerdings fand ich es am 3. Tage nach der neuen Copulation tot im Aquarium.

Beim ♂ ist es in der Regel anders; dieses kann nach einem beendeten Copulationsakt sehr bald, öfters sofort, in eine neue Copulation eintreten. Schon in den ersten Tagen (es vergehen meistens 2—3 Tage) nach beendeter Copulation kommt es beim ♀ zur Ausbildung des Brutsackes, der äußerlich eine weiße bis grünliche Farbe hat, sich allmählich vergrößert, bis schließlich nach 3—4 Wochen mit einer Häutung des ♀ die Embryonen in Freiheit gesetzt werden und als kleine weiße Punkte auf dem Boden des Aquariums umhergehen. Die Zahl der Embryonen, die ein ♀ hervorbringt, beträgt 50—60, meistens habe ich 55 Exemplare gesehen. Die kleinen Tiere entwickeln sich in größeren Aquarien bei reichlicher Nahrung gut, und nur selten gehen manche von ihnen zugrunde. Die kleinen Tiere sind vollkommen durchsichtig und besitzen eine Größe von 1—2 mm.

Häutung.

Das Wachstum der Asseln, wie aller übrigen Arthropoden, erfolgt im Zusammenhang mit den Häutungen der Tiere. Über den Verlauf derselben geben uns ausführliche Angaben ZUELZER und WEGE. Letzterer bemerkt, daß das Nahen einer Häutung dadurch am Tier erkennbar ist, daß sich die Epidermis von der Körperdecke zurückzieht und einige Falten bildet und daß gleichzeitig von ihr die neue Chitinhaut ausgeschieden wird. Ich habe beobachtet, daß vor einer Häutung das Tier einen möglichst ruhigen Aufenthaltsort aufsucht, beim Annähern anderer Tiere und bei Störungen in der Umgebung sehr unruhig wird und schließlich seine hintere Chitindecke abstreift. In diesem Punkt stimmen alle Autoren überein, daß zunächst der hintere Teil abgeworfen wird, und zwar vom 5. Thoraxsegment an. Auch ich habe in allen Fällen das Platzen des Chitins zwischen dem 4. und 5. Thoraxsegment gesehen. Be-

merkwürdig ist, daß diese Stelle nicht der Mittelpunkt der Körperlänge ist, sondern weiter vorn liegt, weshalb auch die hinteren abgeworfenen Chitinpanzer immer etwas größer sind. Diese 1. Halbhäutung habe ich sehr oft am Tage beobachtet, allerdings war die 2. Halbhäutung in diesen Fällen etwas verspätet. So ist bei einem Tier, welches um 12 Uhr mittags die 1. Halbhäutung durchgemacht hat, erst morgens am nächsten Tag der Panzer des vorderen Teils abgeworfen worden, während in den meisten Fällen die Häutung beider Körperhälften in einer Nacht geschieht.

Eine genaue Statistik der Häutungsintervalle habe ich hier nicht durchgeführt und verweise auf die von WEGE aufgestellte Tabelle. Doch konnte ich bemerken, daß immer 15—20 Tage bei erwachsenen Individuen zwischen 2 Häutungen vergehen. Zu den 2 von WEGE und ZUELZER aufgestellten Faktoren, die auf die Häutungsintervalle einen Einfluß ausüben, nämlich dem Alter der Tiere und der Temperatur, möchte ich noch einen hinzufügen, nämlich Mangel oder Fülle der Nahrung. Außerdem ist auch das Geschlechtsleben aufs innigste mit der Häutung verbunden.

Die 2 ersten Faktoren konnte ich in vielen Fällen bestätigen. Die älteren Tiere häuteten sich seltener als die jungen und die im warmen Zimmer gehaltenen öfter als die im kalten. Was nun den Einfluß des Geschlechtslebens anbelangt, so ist dessen Beziehung zur Häutung daran erkennbar, daß nach jeder beendeten Copulation eine Häutung des ♀ stattfindet und daß die nächstfolgende Häutung desselben meistens erst mit dem Ausschlüpfen der Embryonen zusammenfällt. Zwischen der Häutung der Hinter- und der Vorderhälfte nimmt oft das Tier die schon bei Beschreibung der Abdomenbewegungen erwähnte Stellung ein, wobei es sich mit den 1. Thoracalbeinen an einen im Wasser schwimmenden Gegenstand anheftet und die Krümmungsbewegungen des Abdomens ausführt. Als den nächsten wichtigen Faktor bezeichne ich hier den Nahrungseinfluß. Das eine Experiment habe ich schon beim Beschreiben der Farbe besprochen, in welchem die mangelhafte Ernährung neben dem kleinen Raum als Ursache des Zurückbleibens im Wachstum aufgestellt wurde. Ein 2. Experiment, bei welchem ich die Zahlen genauer angeben kann, bezog sich auf Tiere, die in größeren Gefäßen isoliert mit wenig Nahrung gezüchtet wurden. Für diesen Versuch habe ich 10 Tiere gebraucht, die sich in folgenden Zeiten gehäutet haben.

Tabelle I.
Häutungsintervalle von *Asellus* bei mangelhafter
Nahrung.

No. 1.	7./10.	29./10.	24./11.	27./12.
„ 2.	5./10.	24./10.	16./11.	12./12.
„ 3.	9./10.	30./10.	22./11.	—
„ 4.	10./10.	2./10.	24./11.	20./12.
„ 5.	12./10.	5./10.	—	—
„ 6.	12./10.	3./10.	26./11.	21./12.
„ 7.	15./10.	5./11.	24./11.	—
„ 8.	16./10.	9./11.	30./11.	22./12.
„ 9.	18./10.	10./11.	2./11.	27./12.
„ 10.	21./10.	14./11.	5./11.	—

ZUELZER und WEGE behaupten, daß außer den natürlichen Faktoren noch die Amputation der Gliedmaßen einen Einfluß auf die Häutung hat, daß sie nämlich eine Beschleunigung der Häutungen verursacht. Ich habe allerdings nur die Amputationsversuche mit der kleinen (1.) Antenne durchgeführt, auf die ich bei Besprechung der Regeneration zurückkomme, konnte aber in diesen Fällen keinen Einfluß wahrnehmen. Viele Tiere, welchen ich die kleine Antenne amputiert habe, häuteten sich erst 15 Tage nach der Operation, obwohl von der letzten Häutung bis zur Operation schon 4 Tage verflossen sind.

Regeneration.

Da mich im Laufe meiner Untersuchungen die 1. Antenne bei *Asellus* hauptsächlich interessiert hat, weil sie den Hauptsitz des Geruchsinnens darstellt, so war ich öfters beim Ausführen meiner chemoreceptorischen Experimente genötigt, an einer bestimmten Zahl von Tieren Amputation derselben vorzunehmen, und so hatte ich Gelegenheit, bei der noch wenig untersuchten 1. Antenne einige Fälle des Regenerierens genau zu beobachten. Die Regeneration der großen (2.) Antenne ist in allen Details von WEGE beschrieben worden, und ich konnte auch in sehr vielen Fällen seine Resultate bestätigen.

1. Methode beim Operieren des Tieres.

Die Amputation der 1. Antenne stößt auf viel größere Schwierigkeiten als die der 2. Wenn das Tier vom Wasser mittels eines

Spatels oder einer Feder herausgenommen wird, bleiben die kleinen Antennen meistens mit den großen verklebt, so daß man sie zunächst mittels eines Pinsels auseinander legen und, um die großen Antennen unbeschädigt zu lassen, weit nach der lateralen Seite zu richten muß. Da sich das Tier oft sehr lange Zeit nicht beruhigt, habe ich in einigen Fällen eine schwache Narkose angewandt, indem ich einige Sekunden ein Stück Watte, das mit Chloroform übergossen war, vor die Mundöffnung des Tieres hielt. Dasselbe wurde dadurch vollkommen gefühllos, und ich konnte, wenn ich einen bestimmten Punkt der Antenne im Auge hatte, mit voller Sicherheit die Amputation durchführen. In den meisten Fällen jedoch, wo ich nur die Geißel amputieren wollte, habe ich an dem Tier außerhalb des Wassers in seiner normalen Stellung die Operation vollzogen. Zur Operation brauchte ich eine feine Schere, öfters habe ich auch das Skalpell benutzt, um den Selbstamputationspunkt festzustellen.

2. Das Verhalten der Tiere bei und nach der Operation.

Das narkotisierte Tier, welches unmittelbar nach der Operation wieder ins Wasser gebracht wurde, blieb zunächst einige Sekunden im Wasser auf der dorsalen Seite liegen, erholte sich aber nach sehr kurzer Zeit wieder und verhielt sich vollkommen normal.

Wenn man dagegen einem nicht narkotisierten Tier die 1. Antenne in einem beliebigen Punkt abschneidet, so reagiert es, falls die Wunde nicht zu stark ist, mit einer plötzlichen Beruhigung des ganzen Körpers und setzt sich in eine beschleunigte schreitende Bewegung. Die Reaktion ist viel ausgesprochener, und das Tier wird viel unruhiger, als bei der Entfernung der 2. Antenne, wo es meistens eine sehr geringe Schmerzreaktion zeigt.

Oft wird gleich nach der Ausführung des Schnittes der Kopf unter die Brust gebeugt, manchmal erfolgt diese Reaktion schon früher, wenn die kleine Antenne nur einigemal berührt wird.

Das so gereizte Tier bleibt, nachdem man es wieder ins Wasser gebracht hat, vollkommen normal und zeigt im allgemeinen Benehmen keine wesentlichen Störungen. Trotzdem ist der Schmerz der Wunde längere Zeit noch sehr kräftig. Oft habe ich beobachtet, wie das Tier mit seinen 1. Thoracal- oder Kieferfüßen andauernd die Wundstelle berührt hat, und man hatte den Eindruck, als ob es sich bemühen möchte, einen bestimmten Teil des übriggebliebenen Gliedes

zur Autotomie zu bringen. In einigen wenigen Fällen wurde nach längerer Zeit ein Teil der Antenne abgeworfen.

3. Autotomie.

Diese meine Beobachtung steht im Gegensatz zu denen anderer Autoren, die eine Autotomie der 1. Antenne nicht gesehen haben, was wahrscheinlich nur damit zusammenhängt, daß man sich speziell mit der Regeneration der 1. Antenne sehr wenig beschäftigt hat.

In der Natur sind die Regenerate der 1. Antenne im Gegensatz zur Häufigkeit der 2. Antenne sehr selten, was auch selbstverständlich ist, wenn man bedenkt, daß die 1. Antennen eine viel geschütztere Stellung als die 2. annehmen. Drückt man aber die Geißel der 1. Antenne mit einem stumpfen Gegenstand und wartet einen Moment, so erfolgt die Abreißung der Antenne meistens an einer und derselben Stelle, nämlich zwischen dem 2. u. 3. Basalglied, im Gelenk oder etwas distal davon. Ist die Amputation oberhalb dieser Stelle gemacht, so kommt das Tier immer wieder mit den Kieferfüßen an denselben Punkt und stellt hier die betreffende Extremität senkrecht zur Antenne. Dieses Gelenk, zwischen dem 2. u. 3. Glied, ist auch etwas tiefer eingeschnitten als die anderen Gelenke.

Die Autotomie der 2. Antenne erfolgt manchmal unmittelbar nach einer Verletzung des Gliedes; öfters vergeht aber, ebenso wie bei allen beobachteten Fällen an der 1. Antenne, eine längere oder kürzere Zeit dazwischen. Im ersten Fall stellt die Autotomie wahrscheinlich einen einfachen Reflexakt dar, eine Ansicht, die von zahlreichen Forschern, wie von FRIEDRICH, der an Spinnen beobachtet hat, GODELMANN an Heuschrecken u. A. verteidigt wird. In dem letzteren Fall würde nicht der Reiz der Verwundung die unmittelbare Auslösung des Reflexes der Autotomie bedeuten, sondern es würden sich noch eine kürzere oder längere Kette von Ursachen einschieben. In der Literatur sprach man dann, wenn die Autotomie erst längere Zeit nach der Verletzung erfolgte, öfters von willkürlicher Autotomie, was natürlich ein vollkommen falscher Standpunkt ist. In unserem Fall, bei der 1. Antenne, kann noch der Reflexakt dadurch beschleunigt werden, daß das Tier wiederholt seine Kieferfüße an die verwundete Stelle bringt. Da die 1. Antenne bei *Asellus* sich für die Autotomie sehr ungünstig erwiesen hat, indem von den 30 operierten Tieren nur 2 einen Antennenteil abgeworfen haben, habe ich versucht, an der größeren Antenne zu prüfen, ob nach Schädigung des Gehirnes noch die Autotomie

möglich ist. Dieser Versuch hat mir ein positives Resultat ergeben. Ich habe mit einer feinen Nadel 16 besonders großen (1,4 cm) dazu ausgewählten Tieren 2 Stiche dorsal in den Kopf gegeben und ihnen die großen Antennen amputiert; es hat sich ergeben, daß 3 von ihnen autotomierten, und zwar alle 3 zwischen dem 4. und 5. Glied. Das eine autotomierte nach $\frac{1}{2}$ Stunde, das 2. nach $\frac{3}{4}$ Stunden, das 3. nach $1\frac{1}{4}$ Stunden. Auch die zahlreichen und gründlichen Versuche, die darüber von DRZEWINIA u. A. bei Insecten ausgeführt worden sind, zeigen, daß in vielen Fällen die Autotomie als ein einfacher Reflexakt anzusehen ist.

Ich habe den Eindruck gewonnen, daß die Autotomie bei den weniger geschützten mehr nach außen gerichteten Extremitäten, wie z. B. der 2. Antenne, oft einen einfachen Reflexakt darstellt; wenn er aber unterbleibt, was öfters geschieht, wird der Akt durch kompliziertere Ursachen hervorgerufen; dagegen bei den kleinen, gut geschützten 1. Antennen, wo nur nach längerer Zeit der Berührung des Wundpunktes mit den Kieferfüßen oder den 1. Thoracalfüßen das Abreißen eines Teiles gelingt, stellt die Autotomie stets einen auf komplizierteren Ursachen beruhenden Reflexakt dar.

4. Regeneration.

Auf eine genaue Beschreibung des Vorganges der Regeneration der 1. Antenne gehe ich hier nicht näher ein, da meine Beobachtungen nur mehr zufälliger Natur gewesen sind. Einige Fälle hatte ich jedoch Gelegenheit zu konstatieren, die vielleicht nicht ohne Interesse sind. Das Tempo, in welchem die Regeneration der 1. Antenne vor sich geht, ist viel langsamer als das der 2. Antenne. Oft ist eine Häutung 6—10 Tage nach der Operation eingetreten, und es wurden noch keine neuen Glieder gebildet, nur erst ein mächtiger Verschluß der Wunde, der auch schon äußerlich als ein großer weißer Punkt erkennbar ist.

Der Verlauf der Regeneration war davon abhängig, in welchem Punkt die Antenne amputiert wurde. Wenn der Schnitt in der oberen Hälfte des 3. Gliedes die Antenne traf, regenerierte in normalen Fällen zunächst der abgerissene Teil desselben Gliedes, mit ihm zusammen das kleine 4. Basalglied und weiter distal das vorletzte und das letzte Geißelglied mit seinen Riechkolben und Borsten, so daß nach der 1. Häutung die Antenne ein auf der Textfig. G dargestelltes Aussehen hatte. Aus ihr ist ersichtlich, daß alle Basalglieder von der Basis aus gegen die Spitze, in

zentrifugaler Richtung, während die Geißelglieder von der Spitze aus zur Basis in zentripetaler Richtung regeneriert haben.

Bei der 2. Häutung, die 18 Tage nach der 1. stattfand, wurden 6 neue Geißelglieder gebildet, dabei aber noch das 3. und 4. Basalglied etwas in die Länge gestreckt (Textfig. H). Die Borsten und die Geruchkolben waren in manchen Fällen bei den nach der

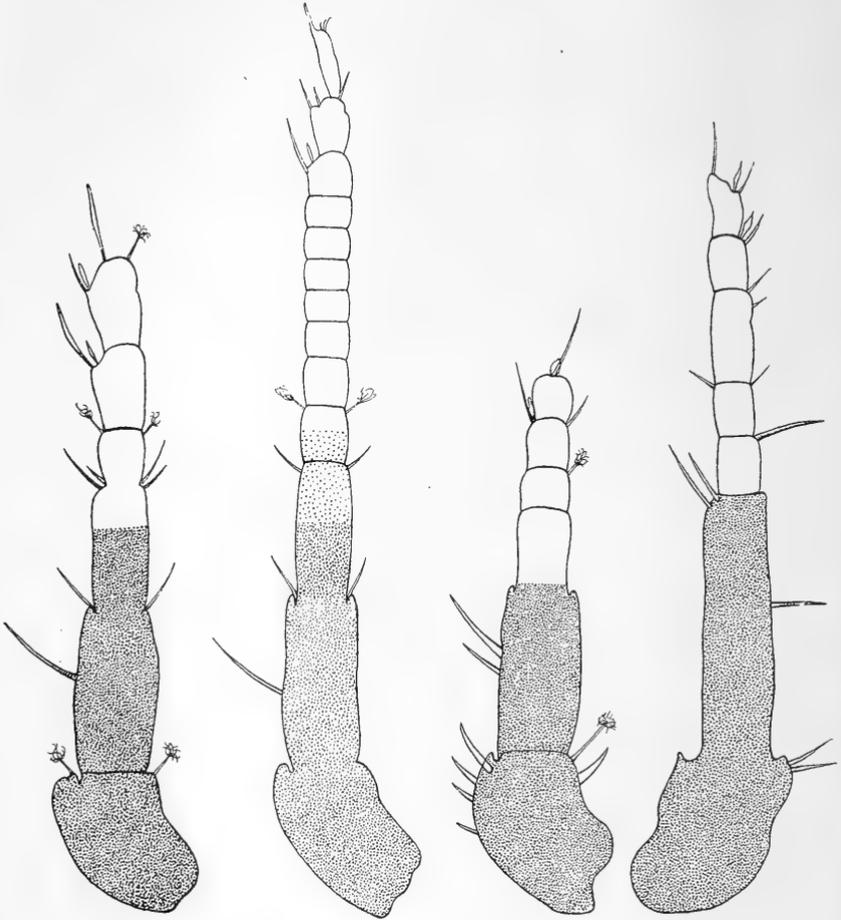


Fig. G.

Fig. H.

Fig. J.

Fig. K.

Fig. G. Regeneration der 1. Antenne nach der 1. Häutung.

Fig. H. " " 2. "

Fig. J. " " 1. "

Fig. K. " " 1. "

1. Häutung erscheinenden letzten Geißelgliedern vollständig ausgebildet, in einigen Fällen aber, wo die letzteren Glieder mehr abgeplattet erschienen (es handelte sich hier, wie es scheint, um pathologische Fälle), waren sie noch nicht vorhanden.

Wenn der Schnitt durch die Antenne im 2. Gelenk oder proximal davon gesetzt wurde, trat bei der 1. Häutung meistens folgendes Bild auf: distal vom 2. Basalglied wird ein kleines Glied angelegt, das länger ist als die übrigen und die Anlage des noch nicht vollständig ausgebildeten 3. Gliedes darstellt. Gleich auf ihm bildet sich dann das von den anderen Gliedern fast nicht zu unterscheidende 4. Basalglied und weiter distal davon die 2 oder 3 letzten Geißelglieder mit ihren Kolben (Textfig. J). Bei der 2. Häutung wird das 3. Basalglied länger, und die Zahl der zwischen dem 4. basalen und den letzten Geißelgliedern gelegenen Glieder vermehrt sich, wobei alle schon früher vorhandenen Glieder eine mehr in die Länge gezogene Gestalt bekommen. So besteht in dem 2. Fall, gleich wie bei dem 1., eine in zwei Richtungen sich vollziehende Antennenregeneration.

Eine vollkommene Herstellung der alten Antenne wird meistens erst mit der 3. Häutung erreicht.

Diese paar Fälle, die ich von der Regeneration der 1. Antenne beobachten konnte, zeigen dieselben Resultate, die ZELENY an der amerikanischen Wasserassel *Mancaesellus macrowrus* verfolgt hat. Auch nach seinen Angaben verlief die Regeneration der Geruchsantenne in der Weise, daß der basale Antennenteil in anderer Richtung als die Geißel sich entwickelt hat. Hier muß ich aber noch erwähnen, daß ich in einigen Fällen nicht diese Regel bestätigen konnte, meistens dann, wenn die Häutung sehr spät nach der Amputation stattfand. Es zeigte sich nach der 1. Häutung ein Bild, welches auf der Textfig. K dargestellt ist, wo auf dem 2. Basalglied sich gleich die 6—7 Geißelglieder angelegt haben.

Photoreception.

A. Historisches und Methoden.

Die Kenntnis des Verhaltens der Tiere auf Lichtreize hat in den letzten Jahren durch eine große Anzahl von experimentellen Arbeiten eine gewisse Klarheit bekommen. Die mit der Klasse der Crustaceen ausgeführten Versuche sind nicht so zahlreich wie die mit Amphibien und Insecten. Das Verhalten der Entomostraken

wurde von YERKES und ESTERLY beschrieben, der letzte hat speziell *Cyclops* untersucht. Die Photoreception bei den Amphipoden ist von HOLMES näher studiert worden; derselbe beschränkt sich jedoch hauptsächlich auf die terrestrischen Formen *Talorchestia longicornis*, *Orchestia agilis* und *Orchestia palustris* und behandelt die wasserbewohnenden Formen nur oberflächlich. Einige interessante Lichtreaktionen bei den decapoden Krebsen, speziell bei *Palaemon* und einigen Galatheiden, sind von DOFLEIN ausgeführt worden.

Ich habe versucht, in vorliegender Abhandlung eine Beschreibung der photischen Reaktion bei *Asellus aquaticus* zu geben und einen kurzen Vergleich, den ich in dem Anhangskapitel erwähne, zwischen der Lichtwirkung auf *Gammarus pulex* und *Niphargus puteanus* durchzuführen. Dabei hatte ich hauptsächlich im Auge 1. Ausdehnung der Kenntnisse über die Lichtorientierung bei *Asellus*, 2. die Mechanik der photischen Reaktion, 3. den Vergleich in bezug auf die Lichtwirkung zwischen normalen und augenlosen Tieren, 4. Untersuchung der Bedeutung, welche die Haut für die Reize hat.

Die Experimente wurden im Frühling und Herbst 1911 in München angestellt; einige mit dem blinden *Niphargus* aus der Falkensteiner Höhle habe ich wegen Unsicherheit des glücklichen Transports der Tiere in Urach vorgenommen. Als Lichtquelle haben mir gedient: eine elektrische Taschenlampe, eine größere Anzahl kleiner elektrischer Lämpchen mit verschiedener Intensität, eine Acetylenlampe; außerdem habe ich öfters für schwache Reize gewöhnliches Kerzenlicht gebraucht.

Die Tiere befanden sich bei den einfachen Experimenten in 60 cm langen, 30 cm breiten Aquarien, bei den Experimenten mit verschiedenfarbigem Licht in einem 80 cm langen, 20 cm breiten Aquarium, in welchem man die verschieden bestrahlten Regionen besser unterscheiden konnte. Öfters habe ich die Experimente in kleinen Gefäßen ausgeführt. Besonders geeignet erwiesen sich die ganz schmalen 10 cm langen, 2 cm breiten und einige kleine runde Gefäße, in welchen die Stellung der Tiere am deutlichsten hervortrat.

B. Beobachtungen.

Das Hauptorgan, mit welchem die Lichtreize bei den Isopoden empfunden werden, ist das Auge. Die Augen von *Asellus* sind eine Übergangsstufe von einfachen zu Facettenaugen. SÆRS vertritt sogar eine weitergehende Auffassung und sagt: „Je serais disposé

à les considerer comme une modification particulière des yeux composés à facettes, ou ce qui serait peut-être plus exact à en former une espèce particulière des yeux composés ayant ce caractère essentiel, que ce n'est pas un seul corps cristallin, qui corresponde à chaque facette, mais bien deux ou plusieurs.“

Den näheren histologischen Bau des Auges habe ich nicht untersucht und verweise auf die Arbeiten von LEYDIG, SARS, ROSENSTÄEDT u. A. Eines kann ich hier nur berichten, was die einfache Mikroskopbehandlung zeigt, nämlich daß die Zahl der Linsen eine sehr variable ist. Während ich bei den kleinen nicht ausgewachsenen Tieren, die von meinen Fütterungsversuchen stammen, immer nur 2 dieser stark lichtbrechenden Körperchen auf verschiedenen Seiten des dunkel pigmentierten Teiles fand, habe ich bei den gut ausgewachsenen Tieren meistens eine größere Zahl gefunden. Da die Augen der Arthrostraken ungestielt sind, werden die direkten Einflüsse des Lichtes auf das Auge nicht in so deutlichem Maße wahrnehmbar, wie das bei den thoracostraken Krebsen der Fall ist. Schon die einfachsten Versuche ließen es wahrscheinlich erscheinen, daß die Tiere auf Lichtreize negativ reagieren würden.

Versuch No. 1.

Prüfung der Reaktion auf Licht und Schatten.

In der Anordnung der Prüfung der Reaktion auf Licht und Schatten bei *Asellus aq.* habe ich 20 Exemplare ins Zentrum eines mittelgroßen Aquariums hineingetan, welches von einer Seite mittels einer beweglichen elektrischen Lampe beleuchtet wurde. Zwischen der Lampe und dem Aquarium war ein schwarzes Tuch, welches man hin und her bewegen konnte, so daß eine Hälfte des Aquariums beleuchtet, die andere beschattet war.

Die 20 Tiere, welche der Lichtwirkung ausgesetzt worden waren, wanderten kurze Zeit längs den Rändern des Aquariums und kamen nach der auf der Tabelle angezeigten Frist alle schließlich zur Ruhe auf der Schattenfläche, meistens an deren 2 Rändern zu größeren Versammlungen gruppiert. Unmittelbar vor der Beleuchtung habe ich die Tiere in den Teil des Aquariums gebracht, welcher beleuchtet sein sollte, so daß zu Beginn der Einwirkung des Lichtes alle Tiere sich auf der Lichtfläche befanden. Nach 12 Minuten, wie wir aus der Tabelle sehen, haben die Tiere ohne Ausnahme diese Lage verlassen und sind auf die Schattenfläche übergegangen (Tabelle II).

Als ich später das Tuch auf die entgegengesetzte Seite verschob, bewegten sich die Tiere wieder, manche sofort, andere, die an den Ecken gruppiert waren, nach etwas längerer Zeit, auf die entgegengesetzte Seite und kamen auf der beschatteten Fläche zur Ruhe.

Tabelle II.

Reaktion der Asseln auf Licht und Schatten. Lampe von der Intensität 15 Kerzen auf die Entfernung von 10 cm.

Minutenzahl nach Beginn des Versuches	0	2	4	6	8	10	12
Auf der Lichtfläche	20	14	13	9	6	2	—
Auf der Schattenseite	—	6	7	11	14	18	20

Diesen Versuch habe ich 5mal ununterbrochen wiederholt, und das Resultat blieb immer gleich, jedoch bei wiederholtem Verschieben des Tuches trat der Lagewechsel nicht so rasch ein, und es bedurfte einiger Zeit, bis die an den Ecken versammelten und oft säulenartig gruppierten Tiere ihre Lage verließen. So war das Resultat nach dem 5. Verschieben des Tuches folgendes:

Tafel III.

Reaktion der Asseln auf Licht und Schatten nach wiederholtem Verschieben des Tuches. Lampe von der Intensität 15 Kerzen auf Entfernung von 10 cm.

Minutenzahl nach Beginn des Versuches	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18
Auf der Lichtfläche	20	17	16	16	15	12	7	5	2	—
Auf der Schattenfläche	—	3	4	4	5	8	13	15	18	20

In diesen Fällen, wo ich das Licht einfach von einer Seite des Aquariums einfallen ließ, ohne ein Tuch zu brauchen, zeigten die Tiere die gleiche Tendenz. 10 Asseln, welche sich in Ruhestellung in einem in nicht vollkommen dunklem Raum stehenden Aquarium befanden, zeigten sofort nach der Beleuchtung eine ausgesprochene Reaktion: 2 von ihnen setzten sich gleich in Bewegung in der zum Licht entgegengesetzten Richtung; etwas später begannen sich auch die übrigen 8 zu bewegen, die noch

einige Zeit auf der beleuchteten Fläche herumwanderten, schließlich aber an den Stellen zur Ruhe kamen, die am weitesten vom Lichte entfernt sind.

Wenn die Lampe auf die andere Seite des Aquariums gebracht wurde, fingen die Tiere wieder sehr bald die Bewegung zum entgegengesetzten Ende an.

Diese und noch einige andere Experimente, die ich in kleineren Gefäßen angestellt habe, zeigen, daß die Asseln stets lichtempfindlich sind und daß wir hier beim Einwirken des ziemlich starken Lichtes es mit negativ phototropischen Tieren zu tun haben. Die Stellung und die Richtung, welche der Körper bei der Lichtwirkung annimmt, ließ sich genauer bei den weiter zu besprechenden Experimenten beobachten.

Versuch No. 2.

Prüfung der Lichtreaktion bei verschiedener Intensität des Lichtes.

Aus den Untersuchungen von ESTERLY über die Lichtwirkung auf *Cyclops*, ferner von LOEB über *Temora longicornis* und von PARKER über *Labidocerca aestiva* hat sich ergeben, daß die Intensität der Beleuchtung einen Einfluß auf die Richtung der Reaktion haben kann. Diese Reaktion ist auch davon abhängig, ob das gereizte Tier vor der Lichteinwirkung in vollkommener Dunkelheit oder an einer etwas beleuchteten Stelle gehalten wurde. Bei *Asellus aq.* habe ich versucht, dieses Verhalten näher zu untersuchen. Die Intensität der Beleuchtung wurde teils durch Gebrauch von Lampen mit verschiedener Leuchtkraft, teils durch Veränderung des Abstandes der Lichtquelle vom Aquarium gewechselt. Dabei hat sich ergeben, daß die Tiere, welche in vollkommener Dunkelheit gehalten wurden, bei einer sehr schwachen Lichtreaktion nicht die typische negative, sondern eine neutrale, in einigen Fällen sogar eine positive Reaktion zeigten. Bei der Entfernung von 40 cm eines schwachen Kerzenlichtes vom Aquarium war die Zahl der Tiere, welche in der beleuchteten Hälfte des Aquariums gewesen sind, fast die gleiche wie auf der beschatteten Fläche. Bei einer noch weiteren Entfernung des Lichtes befand sich die Mehrzahl der Tiere auf dem beleuchteten Teil. War die Lichtquelle 20 cm vom Aquarium entfernt, so reagierten die Tiere schon negativ. Von den 24 zu diesem Experiment benützten Asseln sind nach 10 Minuten der Licht-

einwirkung 13 in der beschatteten, 11 in der beleuchteten Fläche geblieben.

Nachdem ich das Licht weiter als auf 20 cm dem Aquarium genähert hatte, war die Reaktion stets negativ, und die Negativität ist immer gestiegen mit Zunahme der Beleuchtungsintensität.

Vorliegende Tabelle zeigt die Verhältnisse in Zahlen:

Tabelle IV.

Das Verhalten von *Asellus aq.* 20 Minuten nach Beginn der Kerzenbeleuchtung nach einem Aufenthalt der Tiere im Dunklen.

Entfernung des Lichtes in cm	Zahl der geprüften Tiere	% der Tiere, die sich auf der Schattenseite befanden
40	22	46
30	18	50
20	24	54
15	16	56
10	12	67
8	15	73
5	10	80
3	14	86
1	10	90

Diese Resultate stimmen mit denen von ESTERLY, der in ähnlicher Weise die Reaktion bei *Cyclops* geprüft hat, überein. Derselbe kommt noch zu einem zweiten Ergebnis, nämlich daß die Tiere, welche einige Zeit dem Lichte ausgesetzt wurden, auf eine Beleuchtung von schwächerer ebenso wie auf eine von stärkerer Intensität sich negativ verhalten. Was nun diesen Punkt anlangt, so bin ich bei *Asellus* zu abweichenden Resultaten gelangt. Diese Tiere, welche einem Licht von schwächerer Intensität ausgesetzt wurden, zeigten eine zu diesem Licht positive Reaktion, diejenigen dagegen, welche unter den Einfluß eines stärkeren Lichtes gebracht wurden, verhielten sich zu letzterem negativ.

Tabelle V.

Das Verhalten von *Asellus ag.* 15 Minuten nach Beginn einer neuen Beleuchtung nach dem Aufenthalt im beleuchteten Raume.

Entfernung des Lichtes	25	20	15	10	8	5	3	1
Zahl der Tiere, die einem Licht von stärkerer Intensität ausgesetzt wurden	12	10	10	8	9	13	11	8
Zahl derselben Tiere in der stärker beleuchteten Hälfte	7	5	3	3	3	5	4	2
Zahl der Tiere, die einem Licht von schwächerer Intensität ausgesetzt wurden	8	10	12	9	11	10	12	10
Zahl derselben Tiere in der schwächer beleuchteten Hälfte	3	4	7	6	6	8	9	9

Versuch No. 3.

Reaktion mit Tieren, bei denen die Augen funktionslos geworden sind.

Um die Empfindlichkeit der Haut auf die Lichtreize bei *Asellus* zu prüfen, habe ich den Tieren mittels schwarzen Lackes die Augen von beiden Seiten zugeklebt und mich durch einige Bewegungen, die ich vor dem Tier ausgeführt habe, überzeugt, daß sie vollständig die Sehfähigkeit verloren haben.

Die Tiere, welchen beide Augen geschwärzt wurden, überstanden im allgemeinen diese Operation gut; nur in den ersten Minuten waren sie sehr unruhig und führten kreisförmige Bewegungen auf einem Platz aus. Manchen Tieren habe ich mittels eines Stiches mit einer sehr feinen Nadel die Augen zerstört, ohne dabei das Gehirn zu verletzen. Diese der Augen beraubten Exemplare wurden auf dieselben Reaktionen wie die normalen Tiere geprüft. Das Resultat war im allgemeinen denjenigen der normalen Individuen gleich, es bestanden aber bedeutende Unterschiede in der Stärke und in der Ausführung der Reaktion. Dabei war es noch von Interesse zu sehen, ob ein Unterschied in der Antwort besteht, wenn die einzelnen Regionen des Körpers unabhängig voneinander beleuchtet werden.

Bei den normalen Tieren ist die Empfindung ausgesprochener, wenn die Kopffregion vom Lichteinfall getroffen wird. Die Zeit, welche nach Beginn der Lichtwirkung verflossen ist, bis sich das Individuum von der beleuchteten Fläche in Bewegung setzte, war in diesem Fall kürzer, als wenn das Licht auf die Abdomengegend fiel. Die augenlosen Individuen dagegen zeigten eine mehr ruhige Reaktion, wenn der Kopf gereizt wurde.

Diese größere Empfindlichkeit der Kopfgegend bei normalen Individuen und die geringere Empfindlichkeit derselben im Vergleich zur Abdomengegend bei geblendeten Tieren sprechen für den großen Anteil der Augen an der Ausführung der Reaktion, sie zeigen aber zugleich, daß die Haut des Tieres nicht vollständig lichtunempfindlich ist. In dieser Auffassung wurde ich noch bestärkt durch die Experimente, welche ich, identisch mit den im Versuch No. 1 beschrieben, ausgeführt habe. Wenn ich 10 durch Zuklebung der Augen geblendete Asseln auf eine Seite des Aquariums brachte und diese beleuchtete, während die andere durch das Halten eines Tuches zwischen der Lichtquelle und dem Aquarium im Schatten blieb, bekam ich nach längerer Zeit eine ebenfalls negative Reaktion. Die untenstehende Tabelle VI zeigt die Verhältnisse genauer. Wir bemerken, daß die Zeit, welche das Tier in dem Fall braucht, bis es zum längeren Ruhezustand kommt, bedeutend größer ist als bei normalen Individuen. Auch ist die Tendenz der Tiere, sich an den Seiten und Ecken des Aquariums aufzuhalten, weitaus nicht in dem Maß ausgebildet wie bei letzteren. Wenn ich das ganze Aquarium von einer Seite ziemlich stark beleuchtet habe, versammelten sich die Asseln nach einiger Zeit an dem vom Licht am weitesten entfernten Ende.

Tabelle VI.

Reaktion der Asseln mit belackten Augen. Lampe von der Intensität 15 Kerzen auf Entfernung von 10 cm.

Minutenzahl nach

Beginn des Versuches	0	3	5	10	15	20	25	28
Auf der Lichtfläche	10	9	7	8	5	6	3	—
Auf der Schattenfläche	—	1	3	2	5	4	7	10

Wie wir aus der Tabelle ersehen, bewegen sich die Tiere nicht in der für die normalen Individuen streng gesetzmäßigen Weise vom Licht zum Schatten, sondern vielfach kommen sie nach einigem Ver-

bleiben auf der Schattenfläche wieder zum Licht zurück. Solange die Tiere sich in der Lichtfläche befinden, hemmen sie ihre Bewegung nur sehr schwach und kommen erst zur absoluten Ruhe, wenn sie in den Schatten gelangt sind.

Dabei ist noch zu bemerken, daß von diesen geblendeten Tieren diejenigen eine stärkere Reaktion zeigten, die eine hellere Körperfärbung besaßen, was vielleicht darauf hindeutet, daß das Licht auch durch den Körper einen anderen Weg zu den Augen resp. zu den Retinulen nehmen kann. Die goldgelben Individuen, die geblendet wurden, führten bei jeder Beleuchtung mit einer elektrischen Taschenlampe Körperbewegungen von ziemlich starker Intensität aus, während die dunkleren Tiere eine geringere Reaktion angedeutet haben.

Versuch No. 4.

Zum Prüfen der Orientierung und Körperstellung bei beleuchteten Tieren.

Dieser Teil der Versuche wurde angestellt, um die Stellung des Tieres genau bei dem Lichteinfall zu beobachten. Dazu habe ich ein 8 cm hohes, 2 cm breites Glasgefäß und einige kleine runde Gefäße benützt; die letzteren hatten noch den Vorzug, daß das Aufhalten in den Ecken vermieden war. Wenn ich in ein solches kleines Gefäß die Tiere brachte und sie in der Nähe des Fensters oder einer leuchtenden Lampe aufgestellt habe, kamen sie meistens sehr lange nicht zur Ruhe und bewegten sich unaufhörlich, hauptsächlich aber nur in der weiter vom Licht entfernten Hälfte; schließlich hörten die Bewegungen für einige Zeit auf, wobei sie in der Ruhestellung mit dem Kopf direkt gegen den Lichteinfall gerichtet waren oder höchstens um 45° von dieser Richtung abwichen. Der Körper war so gehalten, daß sein Vorder- und sein Hinterende nach oben gewandt wurden und somit der Kopf mit den Antennen und das Abdomen mit den Pleopoden eine höhere Niveaulage besaßen als der Thorax.

Wenn ein kleines viereckiges Gefäß mit schwarzem Papier verklebt und nur eine kleine Öffnung für den Lichteinfall gelassen wurde, richtete sich das Tier mit seiner Vorderseite in die zum Licht entgegengesetzte Richtung; wurde dabei das Licht von der Unterseite hineingelassen, so wandte es den Kopf und die Antennen in die Höhe; hat man es von einer schrägen Öffnung am oberen

Teil des Gefäßes hineingelassen, so kehrte es den Kopf und die Antennen zur Seite. Sehr deutlich tritt die negative Reaktion ein, wenn man die Tiere in einer flachen Gefäßschüssel auf einen Tisch stellt, der unten eine Öffnung besitzt, durch welche das Spiegelbild einwirkt, wie z. B. der gewöhnliche Mikroskoptisch. Sobald sich das Tier der beleuchteten Stelle nähert, reagiert es mit einem Heben des Kopfes und der Antennen und wendet sich zur Seite.

Versuch No. 5.

Reaktion der Augen allein auf photische Reize.

Wir haben aus den früheren Experimenten gesehen, daß die Haut bei *Asellus ag.* ein für Lichtreize empfindliches Organ darstellt. Die noch am Schluß der Abhandlung zu beschreibenden Experimente mit Tieren, die rudimentäre Augen besitzen, zeigten, daß bei diesen Tieren eine noch lebhaftere Reaktion auf Licht von größerer Intensität vorhanden war.

Um die Wirkung und Bedeutung der Augen allein einer näheren Analyse zu unterwerfen, habe ich versucht bei *Asellus ag.* folgende Einrichtung zu treffen: 6 Tieren wurde die Körperoberfläche mit viel Schlamm und verschiedenen fremden Partikelchen reichlich bedeckt, nur die Augen wurden frei gelassen. Damit diese Fremdkörper durch Wasser nicht auseinander gehen, wurden die Tiere in einer sehr wenig mit Wasser gefüllten viereckigen Schale untergebracht. Die Schale wurde mit schwarzem Papier bedeckt, und von einer Seite wurde Licht eingelassen. Die untersuchten Exemplare zeigten auch in diesem Falle eine negative Reaktion. Wie uns die Tabelle zeigt, war die Reaktion nicht so stark wie bei normalen Tieren, jedenfalls aber stärker als bei *Asellus*, denen die Augen zerstört wurden und wo nur die Haut als lichtempfindliches Organ funktionierte.

Tabelle VII.

Reaktion der Tiere mit bedeckter Haut. Lampe von der Intensität 15 Kerzen auf Entfernung von 10 cm.

Minutenzahl nach							
Beginn des Versuches	0	3	5	10	15	20	25
Auf der Lichtfläche	10	8	7	5	3	1	—
Auf der Schattenfläche	—	2	3	5	7	9	10

Bei diesen Tieren konnte ich eine besondere Empfindlichkeitszunahme mit der Intensitätszunahme der Beleuchtung beobachten, es bestand

ein viel größerer Unterschied zwischen Licht von schwacher und starker Intensität als bei denen, deren Haut nicht bedeckt war.

Tabelle VIII.

Reaktion bei einer Entfernung des Kerzenlichtes auf 20 cm.

Minutenzahl nach							
Beginn des Versuches	0	3	5	10	15	20	25
Auf der Lichtfläche	12	10	8	6	6	5	5
Auf der Schattenfläche	—	2	4	6	6	7	7

Tabelle IX.

Reaktion bei einer Entfernung des Kerzenlichtes auf 2 cm.

Minutenzahl nach						
Beginn des Versuches	0	3	5	10	15	10
Auf der Lichtfläche	12	6	4	3	1	—
Auf der Schattenfläche	—	6	8	9	11	12

Wenn ich außer der Haut noch das eine Auge bedeckt habe und das andere offen ließ, erfolgte eine Bewegung in der Richtung des offenen Auges. So erfolgte bei dem Tier, welchem ich das rechte Auge zugedeckt habe, bei der Beleuchtung von vorn eine Bewegung nach links, bei dem, wo ich das linke zugedeckt habe, eine Bewegung nach rechts.

Alle diese Versuche zeigen, daß die Funktion des Auges eine nicht untergeordnete Rolle spielt, und obwohl die Augen nicht allein die Lichtstrahlen empfinden, stellen sie doch das Hauptempfindungsorgan dar. Diese Funktion kommt noch klarer zum Ausdruck, wenn wir die Reaktion des Tieres auf beleuchtete Gegenstände und den Augenanteil beim Aufsuchen der Nahrung prüfen.

Versuch No. 6.

Reaktion der Asseln auf beleuchtete Gegenstände.

Das Sehvermögen der Asseln ist im allgemeinen viel schwächer ausgebildet als bei einigen anderen höheren Crustaceen, die auf Schärfe ihres Sehens untersucht worden sind. Nur diejenigen Bewegungen der Gegenstände werden wahrgenommen, die in unmittelbarer Nähe des Tieres ausgeführt werden. Für alle Reize, die im

Wasser stattfinden, muß man annehmen, daß sie mehr tangoreceptorischer Natur sind.

Ich habe versucht, einigemal mit der größten Vorsicht einige Gegenstände im Wasser zu bewegen, um Wassererschütterungen dabei zu vermeiden. Man kann im Wasser allmählich einen ziemlich großen Gegenstand, wie einen Spatel, ganz in die unmittelbare Nähe des Tieres zwischen seine Antennen bringen, und es erfolgt gar keine Reaktion, erst bei Berührung des Körpers tritt sie ein und äußert sich in der Rückwärtsbewegung, wodurch auch bewiesen wird, daß die so im Wasser ausgeführten Bewegungen fast keinen Einfluß auf die Fühlorgane haben.

Eine Reaktion tritt aber fast immer ein, wenn wir ebenso vorsichtig einen Gegenstand von der Seite aus dem Vorderteil des Tieres nähern. Dabei erfolgt auf eine dicke Nadel oder Pinzette, die man senkrecht zur Wasseroberfläche am Boden des Gefäßes bewegt, die Reaktion schon in einer Entfernung von 2 cm. Sie äußert sich durch eine Bewegung in der dem annähernden Gegenstand entgegengesetzten Richtung und scheint immer kräftiger zu sein, wenn der Gegenstand heller beleuchtet ist.

Die Wahrnehmung derjenigen Bewegungen, die nicht im Wasser ausgeführt werden, ist eine äußerst unbedeutende. Wenn die Tiere am Rand eines Aquariums sitzen oder in einer Ecke besonders angesammelt sind, kann man rasche Bewegungen von großen Gegenständen ausführen, ohne irgendeine Reaktion zu bekommen, und erst wenn die Bewegungen längere Zeit dauern, verlassen die Tiere ihre Stellen. Eine wiederholte Bewegung des Gegenstandes rief die entsprechende Reaktion des Tieres rascher hervor (Summation der Reize).

Versuch No. 7.

Die Rolle der Augen beim Aufsuchen der Nahrung.

Auf die Frage, ob die Nahrung bei den Isopoden nur mit Hilfe des Geruchsorganes und der Mundgliedmaßen aufgefunden wird oder ob die Augen auch einen Anteil beim Aufsuchen derselben nehmen, haben mir einige Experimente eine Stütze für die letztere Annahme gegeben.

Der Versuch war folgendermaßen eingerichtet. In ein mittelgroßes Aquarium wurden 15 Tiere hineingebracht, die seit 1 Woche vor dem Experiment eine Blatt- und Kartoffelkost bekamen. Auf den Boden dieses Aquariums sind 2 Reagenzgläser gelegt worden;

in das eine wurden auf $\frac{1}{10}$ seiner Länge im unteren Teil dieselben Faulblätter, die die Tiere früher als Kost bekamen, und einige Kartoffelkörnchen, in das andere an derselben Stelle Papier von gleicher Farbe wie die Nahrung hineingetan. Die 2 Reagenzgläser wurden parallel zueinander ins Aquarium gelegt, welches 3 cm hoch mit Brunnenwasser gefüllt war. Die Tiere, welche sich in diesem Aquarium in Bewegung befanden, begannen allmählich während ihrer Bewegungen immer öfter an dem mit Nahrung gefüllten Reagenzglas sich aufzuhalten. Nach 15 Minuten waren an der Stelle, wo die Nahrung im Glas lag, an der Außenwand des Reagenzrohres 4 Tiere versammelt, während an dem 2. Glas, obwohl es dieselbe Beschattung gab, sich keines von den Tieren länger aufhielt.

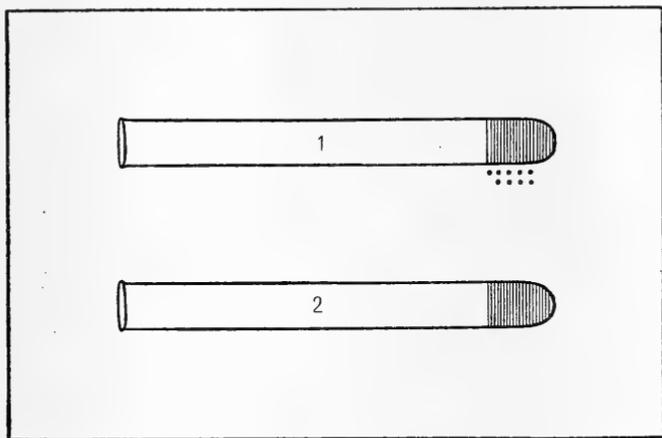


Fig. L.

1. Reagenzglas mit Nahrung (die schwarzen Punkte bezeichnen die Lage der Tiere). 2. Reagenzglas mit gleichfarbigem Papier.

Die Tiere standen dabei nicht bewegungslos, wie es bei der gewöhnlichen Anheftung an einen bestimmten Gegenstand der Fall ist, sondern bewegten sich hin und her, immer aber um einen und denselben Punkt. Eine chemotactische Wirkung war auf die an der Glaswand, wo sich die Nahrung befand, angesammelten Tiere in dem Fall auch ausgeschlossen, weil die Nahrung in die unterste Hälfte des Glases gelegt wurde, und im Laufe der jedesmal 2stündigen Beobachtungen zeigten die Tiere keine Geruchsanziehungen, die sie bestimmen konnten, in das Innere des Glases hineinzugehen.

Ein Einwandern fand von Zeit zu Zeit statt, schien aber mehr zufälliger Natur zu sein.

20 Minuten nach Beginn des Experiments sind an der Außenseite der Glasröhre, und zwar an der Stelle, wo die Nahrung sich im Innern befand, 6 von den 15 Tieren zusammengekommen, nach 25 Minuten 9, und von der Zeit ab verblieben die Tiere immer dort in überwiegender Zahl (Textfig. L).

Wenn man die Tiere durch einen Reiz entfernt hat, kamen die meisten unter ihnen in der ersten Zeit wieder an diesen Punkt zurück. Die Tabelle zeigt uns das Verhalten während 1 Stunde. Nach $\frac{1}{2}$ Stunde wurde die Zahl der Tiere, die an der Nahrung saßen, wieder geringer. An dem 2. Reagenzglas hielten sich einige Tiere kurze Zeit auf, kamen aber hier nicht zum längeren Aufenthalt. Den Versuch habe ich 3mal wiederholt, und das Resultat blieb in diesen Fällen gleich.

Tabelle X.

Das Verhalten von 15 Tieren gegen ein mit Nahrung gefülltes Reagenzglas.

Minutenzahl nach Beginn des Versuches	0	5	10	15	20	30	40
Experiment No. 1.							
Zahl der Tiere am Reagenzglas	0	1	3	4	6	10	8
Experiment No. 2.							
Zahl der Tiere am Reagenzglas	0	0	2	4	5	9	7
Experiment No. 3.							
Zahl der Tiere am Reagenzglas	0	1	2	2	7	7	9

Außer diesen Versuchen zeigen die im nächsten Abschnitt besprochenen, über Chemotropismus, bei welchen in vielen Fällen die beiden Antennen den Tieren abgeschnitten und damit die Geruchszentren entfernt wurden, noch eine deutliche Wahrnehmung der Nahrung aus geringer Entfernung.

Aus diesen Experimenten scheint man nicht mit Unrecht schließen zu können, daß die Augen beim Aufsuchen der Nahrung bei den Wasserasseln eine bedeutende Rolle spielen und daß sie für die Wahrnehmung der Nahrung von Nutzen sind. Die augenberaubten Individuen geben auch eine gute Stütze für diese Annahme, da ihr Verhalten gegen ein Blatt oder eine andere Nahrung, die ins Aquarium hineingelegt wird, viel passiver ist als bei den nor-

malen Tieren. Ein Blatt, das in ein sonst leeres Aquarium gelegt wird, kann von den sich in Bewegung befindenden Individuen schon im Laufe der ersten Minuten vollständig besetzt sein; bei den Tieren, denen die Augen mit Lack zugedeckt sind, erfolgt die Annäherung an das Blatt erst nach längerer Zeit.

Versuch No. 8.

Verhalten der Asseln auf verschiedenfarbigem Untergrund.

Um ein Urteil darüber zu gewinnen, ob *Asellus aq.* für verschiedenfarbiges Licht empfindlich ist, habe ich 2 Reihen von Untersuchungen durchgeführt. Die einen beziehen sich auf die Wirkung des auffallenden, die anderen des durchfallenden Lichtes. Die ersten, die ich in diesem Kapitel zu besprechen habe, wurden so eingerichtet, daß die eine Hälfte des Aquariums mit Papier von einer bestimmten Farbe, die andere Hälfte mit einem andersfarbigen Papier verklebt wurde. Die benützten Farben waren: rot, gelb, grün und blau. Außerdem habe ich auch auf schwarzem und weißem Untergrund geprüft.

Die letzte Anordnung ergab fast in allen untersuchten Fällen eine positive Reaktion für die schwarze Hälfte des Glases, wenn die Tiere in einem stark beleuchteten Raum sich befanden, eine negative dagegen, wenn sie in einem sehr schwach beleuchteten Raum gehalten wurden.

Bei den vielen Versuchen mit verschiedenfarbigem Untergrund war im allgemeinen keine besondere Tendenz erkennbar; in den meisten Fällen jedoch wurde der rote Untergrund vorgezogen. Die stärkste negative Reaktion ergab der gelbe Untergrund, was wahrscheinlich mit der größten Helligkeit desselben im Zusammenhang steht. Daß die Tiere beim Übergang aus einem Medium in das andere eine Differenz in ihrer Umgebung wahrnehmen, kann man aus dem Benehmen derselben ersehen. Wenn nur die Antennen und der Kopf in die andersfarbige Hälfte kommen, erfolgt eine kurze Pause in der Bewegung, bei welcher die Antennen in der Richtung der Mittellinie aneinander genähert werden, und erst später erfolgt entweder das weitere Vorwärtsgehen des Tieres oder, bei Farben mit großem Helligkeitskontrast, wie gelb und blau, eine Rückwärtsbewegung. Die Tabelle zeigt das Verhalten im Laufe einer Stunde.

Tabelle XI.

Das Verhalten von 10 Tieren auf blauem und rotem Untergrund.

Minutenzahl nach Beginn des Versuches	0	5	10	15	20	30	40	60	80	90	100
Zahl der Tiere auf blauem Untergrund	6	5	4	7	8	4	2	5	4	2	3
Zahl der Tiere auf rotem Untergrund	4	5	6	3	2	6	8	5	6	8	7

Wir sehen, daß hier keine Tendenz zu erkennen ist und daß die Tiere vielfach von einer Hälfte auf die andere herübergehen, daß in vielen Fällen jedoch, besonders nach längerem Aufenthalt, die meisten Tiere im roten Teil gruppiert sind.

Bei Anwendung des roten und des gelben Untergrundes zeigte der rote besonderen Vorzug.

Tabelle XII.

Das Verhalten von 10 Tieren auf gelbem und rotem Untergrund.

Minutenzahl nach Beginn des Versuches	0	5	10	20	30	40	50	60
Zahl der Tiere auf gelbem Untergrund	6	5	3	2	3	1	1	2
Zahl der Tiere auf rotem Untergrund	4	5	7	8	7	9	8	8

In ähnlicher Weise verlief auch die Reaktion mit grünem und rotem Untergrund, obwohl hier der Kontrast nicht so stark war. Die blaue und die gelbe Farbe haben eine positive Reaktion für das Blaue gegeben, die blaue und grüne eine fast vollständig neutrale, die grüne und gelbe eine positive Reaktion für das Grüne.

Ich kann jedoch aus diesen Versuchen nicht schließen, daß die Asseln eine besondere Vorliebe für den einen oder anderen Untergrund haben, es wird meistens die dunklere Fläche vorgezogen. Allerdings möchte ich aber den Umstand, der in vielen Fällen positiven Wirkung des roten Untergrundes nicht ganz außer acht lassen, um so mehr, als bei den Versuchen mit durchfallendem Licht die Resultate für diese Tendenz viel klarer waren.

Versuch No. 9.

Einwirkung von verschiedenfarbigem Licht.

Der Apparat für diese Versuche war folgendermaßen konstruiert: ein 80 cm langes, 20 cm breites Aquarium, das mit einem schwarzen Tuch vollständig von den Seiten und auf dem Untergrund bedeckt war, wurde mit einem dunklen Deckel von oben geschlossen. In den Deckel sind 6 Löcher gebohrt worden, jedes von 4 cm Durchmesser, in die Reagenzgläser eingepaßt waren. Die Gläser reichten bis 1 cm oberhalb des Aquariumgrundes (Textfig. M) und waren mit verschiedenfarbigen Flüssigkeiten gefüllt. Diese Flüssigkeiten,

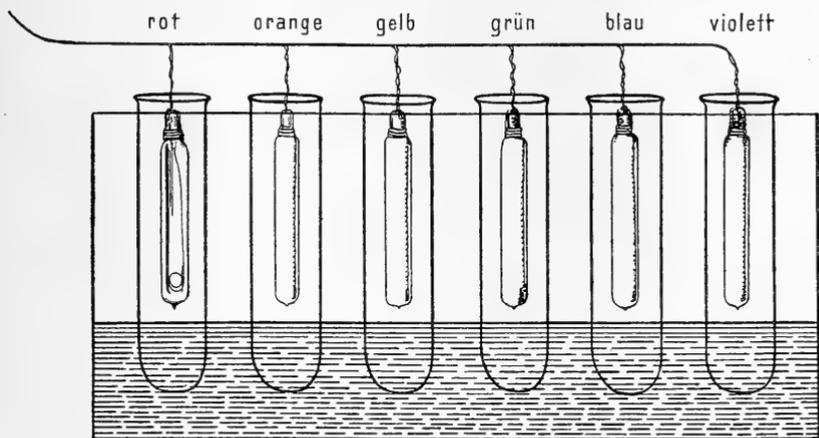


Fig. M. Apparat für Versuche mit verschiedenfarbigem Licht.

die ich hier nach der Vorschrift von NAGEL gebraucht habe, sollten ungefähr den Spektralfarben entsprechen. In die Gläser wurden passende elektrische Lämpchen von der Intensität von 5—10 Kerzen gelegt, die miteinander verbunden waren und durch den elektrischen Strom zum Leuchten gebracht werden konnten.

Da aber ein gleichzeitiges Leuchten von 6 Spektralfarben das Licht zu sehr wechselnd auf dem verhältnismäßig kleinen Raum gemacht hat, habe ich für die weiteren Versuche nur je 2 Farben angewandt und die anderen Löcher mit Korken geschlossen. In den untersuchten Fällen konnte ich eine positive Reaktion gegen das rote Ende des Spektrums beobachten, die am violetten Ende bedeutend abnahm, besonders aber negativ sich für die mittleren

Farben erwies. Für das Experiment habe ich jedesmal 18 Exemplare gebraucht, die möglichst in den Mittelraum des Aquariums gebracht wurden.

Bei der Einwirkung des roten und des blauen Lichtes ergaben sich folgende Resultate: schon nach ein paar Minuten sammelten sich die meisten Tiere auf der rot bestrahlten Hälfte, meistens in größerer Menge an den Ecken, und verblieben in dieser Lage die ganze Zeit des Experiments hindurch. Wenn ich nach kurzer Zeit die Gläser gewechselt habe, das rote auf die Stelle des blauen und umgekehrt, begannen die Tiere sich langsam an den Ecken zu bewegen, gingen bald auseinander, marschierten auf dem Boden und, nachdem sie in die rote Hälfte gelangten, sammelten sie sich bald wieder an der Ecke.

Das Licht habe ich in der Weise einigemal gewechselt, und es ergab sich nach einiger Zeit dasselbe Resultat. Bei der Prüfung des gelben und des roten Lichtes war die Reaktion noch mehr für die Positivität des roten ausgesprochen; hier erfolgte die Entfernung der Tiere vom gelben Licht rascher als vom blauen.

Diejenigen Beleuchtungen, die ich mit blauem und grünem sowie mit blauem und gelbem Licht gemacht habe, zeigten eine positive Reaktion für das blaue Licht.

Der dem menschlichen Auge entsprechende Helligkeitswert war bei diesen Versuchen mit rotem und blauem sowie mit rotem und grünem u. a. Lichtern nicht maßgebend, weil ich auch bei einigen Experimenten ein sehr dunkles Blau und ein helles Rot gebraucht habe. Von den 18 Tieren, die sich in der Mitte des Aquariums befanden, waren nach 2 Minuten 13 auf der roten, 5 auf der blauen Hälfte, nach 5 Minuten 15 auf der roten und 3 auf der blauen Hälfte.

Da wir aus dem ganzen Benehmen der Tiere wissen, daß sie die Dunkelheit dem Lichte vorziehen und in diesem Fall das hellere rote Licht dem dunkleren blauen und allen anderen Spektralfarben vorgezogen haben, glaube ich behaupten zu können, daß bei den Asseln eine gewisse positive Reaktion gegen das rote Licht vorhanden ist.

Chemoreception.

Die bei chemischen Einflüssen in Betracht kommenden 2 Sinne, der Geruchs- und der Geschmacksinn, bilden Gegenstand zahlreicher Untersuchungen. FOREL hat sie bei Ameisen, LOEB bei Regen-

würmern, NAGEL bei Cölenteraten u. a. beschrieben. Außerdem hat NAGEL eine gesamte Beschreibung des Geruchs- und des Geschmackssinnes bei den Hauptrepräsentanten der meisten Klassen veröffentlicht. PEARL hat bei den Planarien die Chemotaxis untersucht. DOFLEIN hat einige auf den Geruchs- und den Geschmackssinn sich beziehende Experimente mit den Garneelen aufgestellt. Mit Arthrostraken wurden, soweit mir bekannt, außer den im Gesamtwerk von NAGEL erwähnten, bisher keine ausgeführt. Ich habe außer den Versuchen mit *Asellus* ein paar geringe Beobachtungen an *Gammarus* und *Niphargus* gemacht, die ich im Anhangskapitel erwähne.

Daran habe ich einige morphologische Untersuchungen über den Bau der kleinen Antenne bei *Asellus* angegliedert, die das Hauptorgan des Geruchssinnes bildet.

Die hier ausgeführten Experimente beziehen sich auf die Prüfung der Reaktion bei normalen Tieren und bei solchen, denen die für die Chemoreception in Betracht kommenden Organe amputiert wurden. Als chemische Substanz habe ich zunächst die vom Tier als Nahrung verwandten Stoffe und im Vergleich damit die Wirkung verschiedener Chemikalien auf die Bewegungen und Orientierung der Tiere geprüft.

A. Morphologie der 1. Antenne.

Die 1. Antennen entspringen bei *Asellus aq.* dorsal von dem 2. Antennenpaar und stellen im Vergleich zu den letzteren kleine, wenig bewegliche Extremitäten dar. Die Länge der 2. Antennen ist meistens derjenigen vom Kopf und Thorax gleich; die 1. Antennen sind ungefähr 3—4mal kleiner. Sie bestehen aus Basalgliedern und einer Endgeißel. Die Zahl der Basalglieder wird von Sars und allen anderen sich auf seine Einteilung verlassenden Forschern als 3 angegeben. Das 1. Glied ist am breitesten, es ist lateralwärts gebogen; darauf folgt ein 2., das $1\frac{1}{2}$ —2mal so lang wie das 1., aber etwas schmaler ist und sich in geradliniger Richtung erstreckt. Dann kommt das 3., welches etwas kürzer als das 2. ist und fast vollständig zylindrische Form hat, und auf das letztere folgt ein kurzes Glied, welches von den Forschern als das 1. Glied der Geißel angesehen wird. Ich habe auch zunächst die Glieder in derselben Weise gezählt, bis ich durch die Beobachtungen an der Regeneration auf dieses Glied speziell aufmerksam gemacht wurde und aus den Präparaten ersah, daß es einen ganz anderen Bau als die übrigen Glieder der Geißel besitzt. Die Chitinschicht ist in diesem Glied

ebenso breit wie in den Basalgliedern, und alle inneren Bestandteile bilden die direkte Fortsetzung der homogenen Teile des 3. Gliedes. Auch beim lebenden Tier zeichnet sich dieses Glied welches nur etwas länger ist als das nächstfolgende Geißelglied, durch dunklere Färbung aus; die Pigmentkörnchen der Epidermis sind hier in etwas größerer Zahl vorhanden, und seine Farbe ist meistens vollkommen derjenigen der übrigen Basalglieder gleich. Bei der Regeneration ist es mir besonders aufgefallen, weil es früher gebildet wird als die oberen Glieder der Geißel, wovon ich bei der Regeneration gesprochen habe.

Ich glaube vollen Grund zu haben, dieses Glied als das 4. Basalglied der Antenne anzusehen, um so mehr als die Borstenverteilung sehr von derjenigen der Geißel abweichend ist.

Die Geißel besteht bei ihrer vollständigen Entwicklung aus 9—14 Gliedern. Mehr als 14 habe ich nie gezählt. Doch ist die Zahl eine sehr variable, und öfters kommt es vor, daß die eine (linke resp. rechte) aus mehr Geißelgliedern zusammengesetzt ist als die andere.

Die letzten Geißelglieder tragen in streng gesetzmäßig angeordneter Weise die Riechkolben, die wir bei der Besprechung der Antennennerven speziell berücksichtigen werden.

1. Cuticula.

Die äußerste Randpartie der Antenne besteht aus einer chitinösen Schicht, die von einer lichtweißen Farbe ist. Ein Hindurchtreten von senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Kanälchen, wie es LEYDIG und WEGE an der äußeren Antenne gefunden haben, konnte ich bei der inneren Antenne nicht deutlich wahrnehmen, dagegen tritt die Existenz zweier Lagen bei der Färbung mit DELAFIELD'S Hämatoxylin und Eosin sehr deutlich hervor, indem die äußerste Chitinschicht sich rötlich, die innere mehr bläulich färbt.

Bei der Konservierung in heißer Pikrinsäure und Eisessig sowie auch bei vielen anderen Konservierungsmitteln tritt sehr häufig eine vollständige Trennung des Chitins von der Epidermis und anderen inneren Bestandteilen ein, sie unterbleibt dagegen, wenn man die Tiere in heißem Wasser abtötet.

Das Chitin besitzt in den 4 Basalgliedern ziemlich die gleiche Dicke, an der Geißel ist es etwas dünner. An manchen Gelenken zieht das Chitin des einen Gliedes etwas ins Innere des anderen Gliedes hinein und tritt später wieder heraus, wie z. B. an dem

Gelenk zwischen dem 2. und 3. Glied, wo das Chitin des 3. Gliedes in das des 2. hineinreicht und erst weiter proximal in die Wandung des 2. Gliedes übergeht.

An dieser Stelle, zwischen dem 2. und 3. Glied, inserieren am distalen Ende des 2. Gliedes 2 Muskeln, die fast in ganzer Länge des 2. Gliedes zu beiden Seiten des Nerven verlaufen. Da an dieser Stelle manchmal die Antenne abreißt, wenn man ihre Spitze mit einem Gegenstand drückt, und da das Tier immer wieder an diesen Punkt mit den 1. Thoraxfüßen kommt, wenn man einen Schnitt distal von dem Gelenk durch die Antenne macht, kann dieses Gelenk als ein geeignetes für das Abreißen der Antennenspitze angesehen werden, obwohl es kein typisches Bruchgelenk ist.

Der Bluterguß ist bei Schnitten, die man distal oder proximal vom Gelenk macht, reichlicher als an dem Gelenk selbst. An ihm findet sich ebenso wie bei den Gelenken der äußeren Antenne keine Verschlussmembran, und trotzdem tritt beim Abreißen fast kein Blut heraus. Es ist höchst wahrscheinlich, daß, wie es auch WEGE bei der äußeren Antenne annimmt, hier die Kontraktion der Muskeln einen Verschluss bewirkt, wofür auch die Lage der 2 langen bis zum Gelenk verlaufenden Muskeln spricht.

An dem Gelenk zwischen der Geißel und dem 4. Basalglied sowie zwischen 4. und 3. Basalglied sind die Verhältnisse sehr von denen abweichend, die sich bei der Befestigung der Geißel der äußeren Antenne findet. Während bei der letzteren, nach den Untersuchungen von WEGE, die Wandung des 1. Gliedes der Geißel sich kammartig in das Lumen des letzten Basalgliedes hinein erstreckt und erst allmählich proximalwärts in die Gelenkfalte übergeht, wodurch eine Beweglichkeit der Geißel ermöglicht wird, kommt es bei den ersteren zu keiner Einbuchtung der Geißelglieder in die Basalglieder, und der Übergang zur Geißel ist ganz glatt. Dadurch kann auch der geringe Grad der Beweglichkeit der inneren Antenne erklärt werden, die übrigens schon von dem 2. Basalglied ab einen Geißelcharakter trägt. Derselbe äußert sich in der fast ganz gleichen Dicke des 3. und 4. Basalgliedes und des Geißelgliedes. Dagegen besteht zwischen dem 2. und 3. Basalglied ein bedeutender Unterschied in der Dicke, so daß das 3. Glied $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ mal so schmal ist wie das 2. Die größte, aber ebenfalls geringe Krümmungsfähigkeit besitzt die 1. Antenne an dem Gelenk zwischen dem 2. und dem 3. Glied und nicht an dem Übergang der Basis in die Geißel.

Die Chitinschicht der 1. Antenne ist mit vielen Borsten und

einigen flaschenartigen Ausstülpungen ausgerüstet, die als Riechkolben gedeutet werden. Die Form der Borsten ist sehr mannigfaltig. Es ist fast unmöglich, sie unter wenige Haupttypen anzuordnen. Der Hauptsache nach kann man ebenso wie bei der

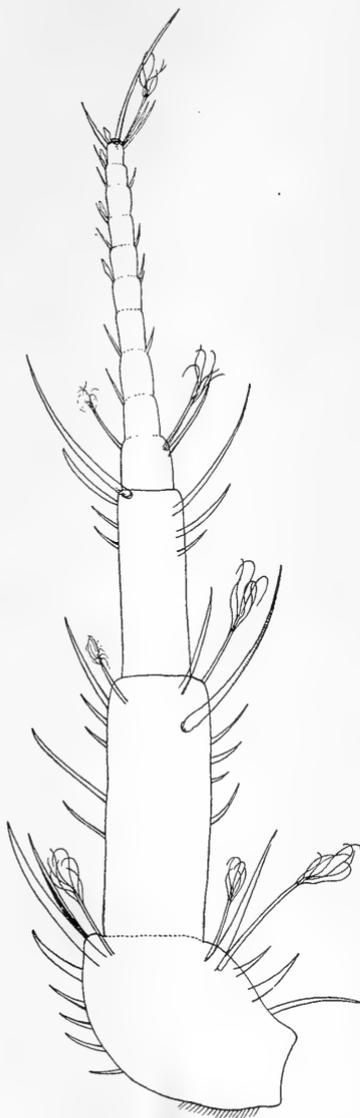


Fig. N. Die Verteilung der Borsten an der 1. Antenne.

großen Antenne 3 Arten unterscheiden: 1. dicke, 2. dünne und 3. Fiederborsten. Die dicken, stachelartigen Borsten sind wieder in zweierlei Gestalt vorhanden: ganz kurze und auffallend lange. Die kurzen befinden sich nur an dem 1. Basalglied, meistens in der Zahl 2, eine auf der lateralen, die andere auf der medialen Seite. Die 2 längeren dicken Borsten sind ebenfalls an den beiden Seiten des distalen Endes des 1. Gliedes und oft eine am lateralen Rand des 2. Gliedes angebracht.

Die dünnen Borsten kommen in drei Modifikationen vor: 1. als etwas dickere lange, 2. als ziemlich dünne mittelgroße und 3. als sehr dünne kurze. Von den ersten befinden sich 2 am medialen Rand des 2. Gliedes und ein paar in der Nähe des distalen Endes des 3. Gliedes. Die mittelgroßen dünnen sind meistens in der Zahl 4—6 am medialen und 1—3 am lateralen Rand des 1. Gliedes, eine in der 1. Hälfte auf dem medialen, 2—3 auf der lateralen Seite des 2. Gliedes, 1 Paar am distalen Ende des 3. Gliedes und, meistens nur 1, am lateralen Rand des 4. Gliedes angebracht. Die sehr dünnen kurzen Borsten finden sich

in der Zahl 2—3 am medialen Rand und 2 am lateralen Rand des 2. Gliedes, außerdem 2 an der medialen und 1 an der lateralen Seite des 3. Gliedes.

An der Geißel, deren Gliederzahl sehr variiert, sind hauptsächlich nur die sehr dünnen kurzen Borsten vorhanden, bei manchen Gliedern je eine zu beiden Seiten des Gliedes, bei anderen nur eine an einem Rand. An den Gliedern, an welchen die Riechkolben sitzen, findet sich meistens eine lange dünne Borste unterhalb der Riechkolbe. An dem letzten Geißelglied sind außer dem Riechkolben und einer langen dünnen Borste am medialen Rand noch meistens 2—3 ungleichgroße dünne Borsten vorhanden. Zwischen ihnen oder lateral vor ihnen entspringt eine Fiederborste. Die eben beschriebene Gruppierung ist aber nicht bei allen Individuen ganz konstant. Die Fiederborsten sind an ihrem Ende 8—10 teilig verzweigt und finden sich in folgender Verteilung: am distalen Ende des 1. Gliedes 2—3 auf der lateralen, 1—2 auf der medialen Seite, am Ende des 2. Gliedes 1 medial und 1 lateral, am 4. Glied 1 kurze medial und 1 lange lateral und am letzten Geißelglied 1 lateral. An ihrem basalen Ende sind die Fiederborsten in eine Erweiterung eingelassen, die eine dreieckige Form besitzt.

Schon aus den Totalpräparaten sieht man, daß zu den Riechkolben, die, vom Ende der Geißel ab gerechnet, am 1., 2., 4., manchmal auch am 6. Glied ansitzen, bedeutende Fortsätze der Epidermis und des mit ihr an der Geißel verschmolzenen Nerven herantreten. Auch bei den Fiederborsten, die ganz am Rand der Antenne entspringen, kann man gut verfolgen, wie sie mittels eines quer durch das Chitin hindurchziehenden Astes mit der Epidermis verbunden sind. Die Fiederborsten unterscheiden sich von anderen Borsten noch dadurch, daß sie sich mit Hämatoxylin stärker färben.

2. Epidermis.

Die Epidermis bedeckt die Antenne von allen Seiten, sie ist dorsal sowie ventral stark entwickelt und liegt gleich unter dem Chitinüberzug.

In der Epidermis liegen viele rote bis schwarze Pigmentkörner, die netzartig in sie eingelagert sind, die aber nicht gleichmäßig in der ganzen Antenne zur Ausbildung kommen, weshalb auch manche Stellen derselben viel heller gefärbt sind als die anderen. Solche pigmentfreie Stellen, die einen besonderen hellgelblichen Glanz aufweisen und meistens ovale Gestalt besitzen, finden sich 1) im Zentrum

des 1. Basalgliedes, allerdings etwas nach der lateralen Seite verschoben, und 2. im Zentrum des 2. Basalgliedes. Das pigmentfreie Feld im 1. Basalglied hat eine mehr dreieckige Gestalt und erscheint heller als das mehr gräuliche Feld in der Mitte des 2. Gliedes. In dem 3. Basalglied ist das Pigment ziemlich gleichmäßig verteilt und nimmt weiter, wie schon bei der Farbenbetrachtung erwähnt wurde, an der Spitze der Geißel immer ab.

Die Pigmentschicht entsteht aus einer Zellenlage, die an den Rändern der Antenne verläuft, zunächst einschichtig ist und allmählich an Dicke zunimmt.

Die Kerne, welche der Epidermis angehören, färben sich mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin stark blau, manchmal sogar blauschwärzlich und sind leicht von den viel heller, fast violett, gefärbten Nervenkernen zu unterscheiden. Diese Epidermiskerne haben meistens eine mehr viereckige längliche Gestalt, während die Nervkerne mehr ovale Form besitzen.

3. Antennennerv.

Die kleinen Antennen von *Asellus* werden von dem Vorderhirn innerviert. In sie geht der Nervus antennarius secundus als dicker einheitlicher Strang hinein und verläuft so durch das 1. Basalglied. Distal vom 1. Gelenk teilt sich der einheitliche Ast in 2 Äste, die zunächst in unmittelbarer Nähe voneinander verlaufen und eine ungleiche Dicke besitzen (Taf. 11 Fig. 5). Der dünnere Ast, der kernärmer ist, geht am distalen Ende des 2. Gliedes an der medianen Seite in die Epidermis hinein und verläuft durch das 3. und 4. Glied am Rand der Epidermis als ein ungeteilter Strang bis zum distalen Ende des 4. Gliedes, wo er sich vollständig an die Epidermis der Geißel anlegt. Der dicke Ast geht durch das 2. Gelenk in etwas medialer Richtung und wendet sich im 3. Glied an den lateralen Rand, welchen er in der Hälfte des Gliedes erreicht. In der 2. Hälfte des 3. Gliedes nähert sich der Nervenstrang vollständig der Epidermis. Im 2. und im 3. Glied sind die Nervkerne mehrreihig angeordnet, weiter sind sie einreihig. Das 1. Gelenk wird somit von einem einheitlichen Strang durchzogen, das 2. Gelenk passieren die Nervenstränge getrennt, das 3. wird von dem stark abgeplatteten dickeren Ast und von dem schon an die Epidermis angelegten dünneren durchsetzt. Das 4. Gelenk zwischen dem 4. Basalglied und der Geißel passieren die Nervenstränge in der Wandung der Geißel.

Der Nerv besteht in seiner ganzen Länge aus Fibrillen, die

sich schwach rosa mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin und Eosin färben und nach außen von einer Scheide umgeben sind. Im Innern des Nerven sieht man länglich ovale bis rundliche Kerne sitzen. Besonders abgeplattet sind die Kerne am distalen Ende des 2. und am proximalen Ende des 3. Gliedes, wo sie dicht nebeneinander liegen. In diesen Stellen haben sie rundliche, öfters fast quadratische Gestalt. In der Richtung der Geißel nehmen die Kerne allmählich wieder ihre länglich ovale Gestalt an und sind von den dazwischen gelegenen Epidermiskernen oft schwierig zu unterscheiden. Am zahlreichsten sind die Kerne an der Hälfte des 2. Gliedes, wo die 2 Nervenäste getrennt verlaufen, und in der 1. Hälfte des 3. Gliedes. In der Richtung der Geißel dagegen werden sie immer seltener.

Am Grunde der Fiederborsten, in reichlicherer Zahl aber am Grunde der Riechkolben, liegen größere Nervenzellen, von wo sich feine Stränge in die Kolben hinein erstrecken.

In einem Riechkolben kann man 3 Teile unterscheiden: 1. den basalen Teil, der unten eine breite viereckige Form hat und weiter nach oben von 2 nach innen gekrümmten Linien begrenzt wird; 2. einen mittleren breiten Teil, der fast eine viereckige, wenig in die Länge ausgezogene Form besitzt und von dem oberen Teil durch eine Einschnürung getrennt bleibt, und 3. einem oberen Teil, der nach oben schmaler wird und öfters in einen längeren dünnen Fortsatz ausläuft (Taf. 12 Fig. 6 u. 7).

Diese Riechkolben, die auch LEYDIG'sche Kolben genannt werden, färben sich mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin viel intensiver als die übrigen Antennenteile. Sie sind meistens in der Zahl 3, öfters auch zu 4 am medialen Rand der Antenne angebracht, sehr selten sind 5 vorhanden. Die 2 letzten Geißelglieder tragen stets je 1 Kolben; von den nächsten Gliedern in der proximalen Richtung besitzt jedes zweite je einen solchen Zapfen. Die Kolben sind aber nie weiter proximal über das 8. Glied hinaus, von der Spitze ab gerechnet, angebracht. Außer den 2 Zapfen an den 2 letzten Gliedern findet sich oft nur noch 1 Kolben am 4. Glied, von der Spitze ab gezählt. In sehr vielen Fällen kommt noch 1 Kolben am 6., sehr selten noch 1 am 8. in derselben Reihenfolge gezählten Glied vor. Das 3. und das 5. Glied gegen die Spitze haben stets keine Riechkolben (Taf. 12 Fig. 8).

Besonders stark färbt sich der mittlere Teil des Zapfens, in welchem man einen Y-artigen Strang, der die stärkste dunkelviolette Färbung aufweist, unterscheiden kann. Der obere Teil wird schwach bläulich, der untere stark rosa gefärbt.

4. Bindegewebe.

Die bindegewebige Schicht der Antenne ist deswegen von Wichtigkeit, weil sie die Blutgefäße umgibt. Der Gefäßstrang verläuft in der Antenne ziemlich gleichmäßig verteilt bis zur Spitze, nur an den Gelenken wird seine Dicke etwas reduziert. Blutzellen habe ich in ihm sehr wenig gefunden.

5. Muskulatur.

Die Muskeln sind nicht in der ganzen Antenne verteilt, sondern nur auf die Basalglieder beschränkt, während sie in der Geißel vollständig fehlen. Am zahlreichsten sind die Muskeln im 1. Basalglied (Taf. 12 Fig. 10). So verläuft von der hinteren Hälfte der medialen Seitenwand ein Muskel, der mit einer breiten Ansatzfläche entspringt, das ganze Glied quer durchzieht und am distalen Ende des Gliedes lateral endet. Es ist ein ziemlich breiter flächenförmiger Muskel, der, seiner Stellung nach, beim Zusammenziehen das nächste Glied lateralwärts bewegt. Man kann ihn *Abductor articuli II* nennen, um an den bei der 2. Antenne eingeführten Namen festzuhalten. Etwas proximalwärts von der Ansatzfläche des *Abductor articuli II* entspringt der *Adductor articuli II*, der unter dem ersten ventral verläuft und am distalen Ende des 1. Gliedes etwas medial endet. Er scheint die Bewegungen der nächsten Glieder in medialer Richtung zu bewirken.

Gleich oberhalb desselben hat seine Ansatzfläche ein 2. Muskel, der in derselben Richtung verläuft, sich aber vor seiner Insertion in 2 Äste auffasert, von denen der eine am distalen Rand der Medialseite, der andere etwas proximal davon inseriert. Diese Muskeln bewegen die anderen Glieder ebenfalls etwas medialwärts, hauptsächlich aber in ventraler Richtung und können somit *Adductores inferiores* genannt werden.

Außer diesen verläuft fast parallel zu ihnen ein kleiner Muskel, der etwas mehr dorsal als die *Adductores inferiores* entspringt und in der Hälfte des Gliedes an der medialen Wand inseriert. Er scheint die Bewegungen der nächsten Glieder in medio-dorsaler Richtung zu bewirken (*Adductor superior*).

Von seiner Insertionsstelle verlaufen schräg über die 2 *Adductores* 2 schmale Muskeln, von denen der eine etwas mehr dorsal liegt als der andere und die in der Mitte der distalen Wand des 1. Gliedes inserieren. Sie bewirken die Bewegungen der Antenne

in latero-dorsaler und latero-ventraler Richtung (*Abductor superior* und *Abductor inferior*).

Im 2. Glied zieht ein langer Muskel durch das ganze Glied in der Längsrichtung hindurch. Er entspringt an der basalen Wand und endet lateral am distalen Ende des 2. Gliedes. Medial am distalen Ende des 2. Gliedes endet ebenfalls ein schmaler Muskel, der an dem anderen Gliedrand verläuft.

In den 3. und 4. Gliedern finden sich kleine Muskelanhäufungen an den beiden Rändern; gegen die muskellose Geißel werden sie immer seltner.

B. Experiment über den Geruch- und Geschmacksinn.

Einer der wichtigsten Faktoren, die für die Bewegungen und Orientierung der Tiere von Einfluß sind, ist ihre Reaktion auf chemische Reize. Diese Fähigkeit, auf chemische Reize zu reagieren, ist von allergrößter Bedeutung für die Erhaltung der Tiere. Mit ihrem Geruchssinn können die Tiere schädliche von nützlichen Substanzen unterscheiden und die Schädlichkeit derselben mittels einer negativen Bewegungsreaktion vermeiden. In vielen Fällen bekommen wir bei den chemischen Reaktionen eine Analogie mit den photischen, indem ganz geringe Quantitäten einer chemischen Substanz sowie die geringen Lichtintensitäten eine positive Reaktion hervorrufen, während stärkere Lösungen, analog der intensiveren Beleuchtung, eine stark negative Reaktion zur Folge haben.

1. Nahrungsreaktionen.

Aus den Experimenten, die ich in dem Teil über Photoreception beschrieben habe, scheint mit großer Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, daß die Asseln imstande sind, ohne Vermittlung des chemoreceptorischen Sinnes mittels einer Augenwahrnehmung die Nahrung zu bemerken. Da wir aus anderen Versuchen wissen, daß die Sehschärfe bei den Asseln sehr schwach ausgebildet ist, daß nur diejenigen Gegenstände wahrgenommen werden, die sich in unmittelbarer Nähe befinden, kann die Nahrung, die in ein Aquarium hineingelegt wird, nur von denjenigen Tieren bemerkt werden, die in ihrer Nähe vorbeiwandern. Bei dem früher beschriebenen Experiment mit dem Reagenzglas befanden sich auch fast alle Tiere am Beginn des Versuchs in Bewegung.

Nun erhebt sich die Frage, ob die Asseln imstande sind, die

Nahrung aufzufinden, wenn die Augenreaktion unterbleibt, ob sie mittels des chemoreceptorischen Sinnes an die Nahrung geleitet werden können. Die paar Experimente, die ich ausgeführt habe, haben mir eine positive Antwort auf diese Frage gegeben. Wenn man in ein Aquarium mit reinem Brunnenwasser, in welchem die Tiere 1—2 Tage gehungert haben und das typische schon beschriebene Benehmen im Aufenthalt an den Ecken des Aquariums zeigen, einige faulende Blätter der Rüster oder einer Eiche hineinlegt, ohne irgendwelche Wassererschütterungen dabei zu verursachen, verlassen nach einiger Zeit die Tiere, die sonst in dem Teil stundenlang fast bewegungslos an den Ecken verbleiben, den Aufenthaltsort und kommen auf die Blätter zu sitzen.

Ich habe, um die Reaktion genau zu prüfen, eine Serie von Experimenten gemacht, die uns zeigen, nach welcher Zeit die Reaktion bei den normalen Tieren eintritt und was für eine Differenz in bezug auf die chemische Wirkung zwischen den normalen Individuen und denen, welchen die eine oder andere vordere Körperextremität entfernt ist, besteht. Zunächst habe ich die Tiere öfters mit Kartoffeln und mit Ochsenfleisch gefüttert. Da aber die Fleischnahrung meistens schädlich war und die Kartoffeln und Blätter sich viel geeigneter erwiesen, habe ich später als Nahrung ausschließlich die letzteren gebraucht.

a) Nahrungsreaktionen von normalen Tieren.

Die ersten Versuche bezogen sich auf normale Tiere, die 2 Tage vorher keine Nahrung bekamen. Die Exemplare waren vor dem Experiment an einem Rand, besonders an einer Ecke des Aquariums zu 15 gruppiert. An dem entgegengesetzten Ende derselben Seite wurde an einem Faden ein Kartoffelstückchen so aufgehängt, daß sein unteres Ende nicht mit dem Boden in Berührung kam. Die Beobachtung wurde dem Benehmen der Tiere in bezug auf die Diffusion der Substanz gewidmet. Ein Kartoffelstückchen, welches um 10 Uhr 40 Minuten vormittags aufgehängt wurde, ist 2 Stunden lang auf seine Wirkung beobachtet worden.

Nach 12 Minuten begannen 2 in dem Abstand von 6 cm befindliche Individuen sich in der Richtung des Stückchens zu bewegen. Das eine von diesen blieb bei dem ersten Passieren der Ecke an der Kartoffel sitzen und nahm dabei eine von unten nach oben gerichtete Stellung ein, während das andere an dem aufgehängten Stück vorbei ging und in einer Entfernung von 10 cm hinter

demselben eine plötzliche Rückwärtsbewegung machte; bei dem zweiten Vorbeigehen blieb es unmittelbar in der Nähe der Kartoffel stehen, nach einigen Sekunden schließlich ließ es sich auf dem Stück nieder.

Die anderen Tiere, die weiter an der Ecke saßen, begannen sich erst nach 25 Minuten zunächst nur in der Ecke zu bewegen, später gingen 3 von ihnen in der zur Nahrung entgegengesetzten Bewegungsrichtung und wanderten so 4—5 Minuten herum, bis sie in die Nähe des aufgehängten Stückes kamen. Diesen folgten 8 Minuten später 2 weitere Tiere, so daß 33 Minuten nach Beginn des Versuches die Hälfte der Tiere sich am Kartoffelstückchen befand. 4 von ihnen saßen unmittelbar auf der Kartoffel, 3 auf dem Boden unter dem Stück, das sie berühren konnten.

Die 8 übrigen Asseln schienen noch nicht von der Diffusion beeinflußt zu sein, sie hielten sich immer in der Ecke auf und kamen nach kleinen Beunruhigungen wieder zur Ruhe. Erst nach 50 Minuten ist noch eins von diesen Individuen zur Nahrung gekommen.

Von den Exemplaren, welche in der ersten Zeit sich auf dem Stückchen hinsetzten, blieben die einen ganze 2 Stunden auf ihm sitzen, die anderen entfernten sich nach viel kürzerer Zeit davon. Nach Verlauf von 1 Stunde 20 Minuten haben alle von den am Rand des Aquariums gruppierten Tieren ihren Aufenthaltsort verlassen, und jedes von ihnen ist bei der Nahrung angekommen. Einige rückten bald zurück, andere hefteten sich an dem Stück und oberhalb desselben am Faden an.

Das Resultat um 12.10 (1 Stunde 30 Minuten nach Beginn des Experiments) ergab, daß 6 Tiere von diesen 3 zuletzt gekommenen an der Kartoffel saßen, während alle anderen sich in Bewegung befanden und nur kurze Aufenthaltspausen an den Rändern gemacht haben. Die am stärksten ausgesprochene positive Reaktion der Tiere fand 1 Stunde 50 Minuten nach Beginn des Experiments statt, als 12 von den 15 Tieren sich am Kartoffelstück befanden.

Bei denjenigen Experimenten, wo ich ein Kartoffelstück in der Mitte des Wassers aufgehängt habe, verlief die Reaktion noch etwas langsamer, aber auch mit derselben positiven Reaktion.

Die Experimente habe ich ein paarmal wiederholt, und die Reaktion verlief jedesmal sehr ähnlich der zuletzt beschriebenen. Zum Vergleich mit den später zu besprechenden Versuchen mit Asseln,

denen die Antennen amputiert wurden, stelle ich hier eine Tabelle auf, die das Auffinden des Kartoffelstückes zusammenfaßt.

Zeit	Zahl der Tiere, die das Kartoffelstück aufgefundnen haben
10.40	—
10.50	—
10.55	2
11.00	2
11.05	3
11.10	5
11.15	7
11.20	7
11.30	8
11.40	7
11.50	8
12.00	8
12.10	6
12.20	10
12.30	12
12.40	9

Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß, nachdem einige Tiere sich an der Nahrung befanden, die anderen durch die Tendenz des Aufenthaltes an eine bestimmte Stelle geleitet wurden.

Einigemal habe ich für die Reaktion Ochsenfleisch verwandt. Dieselbe verlief viel rascher als die mit der Kartoffelnahrung. Schon nach 30 Minuten haben alle Tiere die Ruhelage verlassen, die Gruppierung aber an dem Stück selbst war unbedeutend. Es waren höchstens 3 von den 15 Tieren, die sich auf kurze Zeit auf das Fleischstück gesetzt hatten, die es aber sehr bald wieder verließen.

Die Versuche mit einem hineingeworfenen Blatt, die ich schon erwähnt habe, zeigten die höchst positive Reaktion, da fast alle Tiere sich an dem Blatt angeheftet haben, allerdings erfolgte die vollständige Reaktion erst nach $1\frac{1}{2}$ Stunden.

Außer den Experimenten mit einem aufgehängten Nahrungsstück und hineingelegter Nahrung, bei welchen darauf geachtet wurde, daß sie von den Tieren nicht mit den Augen wahrgenommen wurde, habe ich einige Versuche so angestellt, daß ich die betreffende Nahrung in ein Reagenzglas hineingelegt habe und dieses auf den Boden des Aquariums legte. Dabei wollte ich beobachten, ob die

Tiere, welche am Beginn des Versuches dicht an den Ecken des Aquariums gruppiert waren, in das Reagenzrohr hineingehen würden. In den Fällen, wo die Nahrung (Kartoffeln und Blätter) in der untersten Hälfte des Rohres lag, in der Weise, wie wir es bei dem Versuch über die Augenwahrnehmung der Nahrung beschrieben haben, erfolgte sehr lange Zeit gar keine Reaktion, die auf eine chemische Wirkung deuten möchte; bei den Versuchen aber, wo die Nahrung ganz in der Nähe der Öffnung lag, ergab sich folgendes: nachdem ich in ein Reagenzglas 1 cm von seinem oberen Ende ein kleines Kartoffelstück und ein Blatt hineingelegt habe, waren von den 6 an einer Ecke des Aquariums gruppierten Individuen nach 25 Minuten 4 im Innern des Glases. Das 1. kam schon nach 10 Minuten, 2. nächste nach 15, das 4. nach 23 Minuten hinein. Sie setzten sich auf die Blätter und verblieben längere Zeit in Ruhe.

Bei diesen Tieren war die Erscheinung zu konstatieren, daß diejenigen, welche aus dem Rohr herauskrochen, oft nach sehr kurzer Zeit in dieses zurückkamen, viel öfters als die 2 anderen Tiere, die noch nicht im Reagenzglase gewesen sind. Es wäre denkbar, in dem Benehmen der Tiere eine Art von Gewohnheit zu sehen, was durch den nächsten Versuch noch etwas verstärkt wird.

Nachdem ich 3 Tage lang das Reagenzglas mit der Nahrung ins Aquarium hineingelegt habe, in welchem ich 6 Tiere hielt, von denen fast die ganze Zeit 2—6 im Glase gewesen sind, habe ich gleich nach dem Entfernen des Reagenzglases mit Nahrung ein ganz reines Reagenzglas an derselben Stelle hineingelegt wie das erste. Von den 3 Tage lang gefütterten Tieren kamen 3 im Laufe der ersten halben Stunde ins Glas hinein, bewegten sich im Innern bis zu seinem unteren Ende und kehrten nach einigen Minuten an die Öffnung zurück. 2 von ihnen machten denselben Weg 2 mal, keines habe ich aber längere Zeit sich im Rohr aufhalten gesehen.

Die ersterwähnten Experimente zeigen uns, daß die Tiere mittels eines chemoreceptorischen Sinnes geleitet werden. Nach DOFLEIN kann man auch bei Wassertieren 2 Typen chemoreceptorischer Sinnesorgane: die Geruchs- und die Geschmacksorgane, unterscheiden, die ersteren, die auf Entfernung eine Wirkung ausüben und den Fernwahrnehmungen dienen, die 2., die in unmittelbarer Nähe die Stoffe auf ihre chemische Qualität unterscheiden. Daß die beiden Sinnesorgane auch bei den Asseln von einander zu trennen und nicht als ein gemeinsames, dem Geschmacksinn der Lufttiere entsprechendes Organ zu betrachten sind, scheint aus

meinen Experimenten mit der Fleischnahrung hervorzugehen. Auf die Entfernung war die Reaktion stark positiv, die Tiere näherten sich dem Fleischstück, sehr oft aber erfolgte nach dem Berühren des Stückes eine negative Reaktion.

Diese Doppelnatur des chemoreceptorischen Sinnes, die bei den landbewohnenden Anthropoden stärker angedeutet und speziell bei den Insecten von zahlreichen Forschern, wie FOREL, KRÄPELIN u. A., studiert worden ist, hat ihren Grund in der Morphologie der vorderen Extremitäten: die 1. Antennen dienen bei den Asseln den Geruchswahrnehmungen dadurch, daß sie die beschriebenen Riechkolben besitzen; doch scheint auch die große 2. Antenne dieser Funktion nicht vollständig fernzustehen, obwohl ihr morphologischer Bau dieser Funktion eigentlich nicht entspricht. Es will mir nach dem Experiment, welches ich mit der Entfernung der Mandibel ausgeführt habe, nicht ganz undenkbar erscheinen, daß an den feinen Härchen derselben der Geschmacksinn seinen Sitz hat, doch reicht die Untersuchung noch nicht hin, um Klarheit darüber zu schaffen.

b) Reaktionen der Tiere, denen die innere Antenne amputiert wurde.

15 Exemplaren von *Asellus aq.* habe ich die Spitze der 1. Antenne bis zum 2. Basalglied amputiert und zunächst die gleichen Versuche wie bei normalen Tieren angestellt. Vor der Operation und dem Versuch wurden die Tiere 2 Tage in reinem Brunnenwasser gehalten. Zu dem Experiment wurde dasselbe Aquarium benützt und die Anordnung in derselben Weise angestellt, indem an entgegengesetzter Ecke derselben Seite, wo die Tiere gruppiert waren, ein Kartoffelstückchen aufgehängt wurde. In den ersten 15 Minuten haben die zum Versuch gebrauchten Asseln keine Reaktion gezeigt, sie blieben fast unbeweglich an der Ecke. Nach dieser Zeit begann ein Individuum, das der Nahrung am nächsten war, sich an der Ecke zu bewegen und wirbelnde Bewegungen der äußeren Antenne auszuüben. Es bewegte sich merkwürdigerweise gleich im ersten Moment in der Nahrungsrichtung und ist im Laufe der 17. Minute nach Beginn des Experiments, nach einem Berühren der Kartoffel mit der Spitze der äußeren Antenne, an ihr stehen geblieben. Das Tier stellte sich in ganz normaler Weise an das Stück und begann zu fressen.

Die anderen Exemplare zeigten die ganze erste halbe Stunde keine Reaktion, von der man vermuten könnte, daß sie durch

chemischen Einfluß bewirkt ist. Sie bewegten sich von Zeit zu Zeit aber in sehr unregelmäßiger Weise: 2 von ihnen, die etwas weiter im Aquarium herumgewandert sind, kamen nach 40 Minuten an das Kartoffelstück und setzten sich auf die Seite desselben.

Nach 1 Stunde ist der größte Teil der Tiere aus der Ruhe gekommen, wobei die meisten Exemplare sich in der Nahrungsrichtung bewegten. Das Resultat um die Zeit war, daß von den 15 Asseln 4 an der Nahrungsstelle saßen, die übrigen wanderten an den Rändern des Aquariums umher.

Diese der inneren Antenne beraubten Tiere habe ich auch der gleichen Probe mit der Nahrung im oberen Teil des Reagenzglases unterworfen. Von den 6 für dieses Experiment benützten Tieren habe ich nach $\frac{1}{2}$ Stunde 2, nach $1\frac{1}{2}$ Stunde 4 an den Blättern im Glas sitzend aufgefunden.

Diese Experimente und noch einige andere, bei welchen ich Blätter in die Mitte eines Aquariums, wo sich der inneren Antenne beraubte Individuen befanden, hineingelegt habe und die Augenwahrnehmung dabei zu vermeiden versuchte, lassen es möglich erscheinen, daß die inneren Antennen, obwohl sie den Hauptsitz des chemoreceptorischen Sinnes bilden, vielleicht doch nicht als die einzigen für die Chemoreception in Betracht kommenden Organe aufzufassen sind.

Zeit	Zahl der Tiere ohne innere Antennen, die das Kartoffelstück aufgefunden haben
10.40	—
10.50	—
10.55	—
11.00	1
11.05	1
11.10	1
11.15	1
11.20	2
11.30	2
11.40	4
11.50	5
12.00	4
12.10	4
12.20	3
12.30	4
12.40	2

Zu dieser allerdings noch nicht ganz bewiesenen Auffassung werden wir durch die Beobachtung geführt, daß das Benehmen der Tiere ohne innere Antennen gegen die Nahrung im Vergleich zu normalen Individuen nicht wesentlich verschieden war. Die Tiere schienen weniger empfindlich gegen die Nahrungswirkung zu sein, waren aber keineswegs so apathisch, daß man ihnen vollständige Abwesenheit des chemoreceptorischen Sinnes zuschreiben könnte.

c) Reaktion der Tiere, denen die äußeren Antennen amputiert wurden.

Um mir Klarheit darüber zu verschaffen, welche Körperteile außer der inneren Antenne für die Chemoreception noch von Bedeutung sein könnten, habe ich die gleichen Versuche mit Tieren, denen die äußere Antenne und beide Antennenpaare entfernt wurden, angestellt. Dabei hat sich ergeben, daß die große Antenne für das Auffinden der Nahrung von prinzipieller Bedeutung ist. Die ersten Experimente bezogen sich auf Tiere, denen die äußere Antenne, vom 4. Basalglied ab, amputiert wurde, während die innere unberührt blieb. Um zwischen allen diesen Versuchen einen Vergleich ziehen zu können, habe ich stets 15 Tiere für jedes Experiment gebraucht.

$\frac{1}{4}$ Stunde nach Beginn des Versuches ist 1 Tier, welches sich in einer Entfernung von 8 cm befand, bei dem Kartoffelstück angelangt. Es hat dabei nicht gleich die Richtung nach der Nahrung genommen, sondern schritt zunächst an den gegenüberliegenden Rand und kam erst später in unmittelbare Nähe des Kartoffelstückes, bis es sich schließlich darauf hinsetzte. Eine Augenwahrnehmung war in diesem Fall auch sehr wohl möglich.

Im allgemeinen war die Reaktion der Tiere etwas mehr positiv als die derjenigen Exemplare, welche der inneren Antenne beraubt waren. So sind nach $\frac{1}{2}$ Stunde 2, nach 1 Stunde 5 Asseln an die Nahrung gekommen. In dem Benehmen gegen das Kartoffelstück zeigten diese Tiere noch weniger Geschicklichkeit als die im vorigen Experiment beschriebenen. Sie konnten, besonders in einem dunklen Raum gehalten, in der Entfernung von 2 cm vor der Nahrung vorbei gehen, und es erfolgte keine Reaktion.

Zeit	Zahl der Tiere ohne äußere Antennen, die das Kartoffelstück aufgefunden haben
10.40	—
10.50	—
10.55	1
11.00	1
11.05	2
11.10	2
11.15	3
11.20	3
11.30	3
11.40	5
11.50	5
12.00	4
12.10	4
12.20	3
12.30	5
12.40	5

d) Reaktionen der Tiere, denen beide Antennen abgeschnitten wurden.

Es wurden 15 Tieren, die 2 Tage gehungert haben, zunächst die äußeren, dann die inneren Antennen abgeschnitten. Der Unterschied im Benehmen dieser Exemplare gegen die normalen sowie dieser gegen die, welche einer Extremität beraubt wurden, war sehr auffällig. Es verging oft mehr als 1 Stunde, ehe sie an ein Blatt, das in der Mitte des Aquariums lag, kamen. Auf ein aufgehängtes Nahrungstück reagierten die Tiere sehr unbedeutend, einigemal habe ich mehr als 1 Stunde beobachtet, und keines von den Tieren ist an das Kartoffelstück angelangt. Ein anderes Mal kamen 2 von den 15 Tieren nach 25 Minuten in Bewegung, wanderten 10 Minuten im Aquarium umher, und erst, nachdem sie sich in unmittelbarer Nähe des Kartoffelstückes befanden, setzten sie sich auf den Seiten desselben nieder. In dem Falle könnte die Reaktion einerseits vielleicht durch die in unmittelbarer Nähe sich befindenden Mandibeln, andererseits aber durch direkte Augenwahrnehmung verursacht werden.

e) Reaktion der Tiere, denen die Mandibel zerstört wurde.

Es wurde schon früher bemerkt, daß die Fleischnahrung sich für die normalen Tiere als nicht besonders geeignet erwiesen hat, obwohl von der Entfernung aus eine positive Reaktion gegen dieselbe stattfand. Sie erfolgte meistens in der Weise, daß die Tiere sich zunächst dem Fleischstück näherten, nach kurzer Zeit es aber verließen. Dieses Verhalten hat mir Anlaß gegeben, ein Experiment aufzustellen, um die Funktion der Haare an der Mandibel aufzuklären.

Die Amputation der Mandibel ist ziemlich schwierig, weil sie auf der ventralen Seite liegt und ihr behaartes Ende sich am Mund neben den großen Antennen befindet. Die Operation ist nur bei Narkose durchführbar. Das Benehmen dieser, der Mandibel beraubten Exemplare, von der Entfernung aus gegen die Nahrung war vollkommen dem normalen Tiere gleich. Als Nahrung habe ich in diesem Fall Kartoffeln, Ochsenfleisch und Schweinefleisch gebraucht. Das eine Mal wurde auf Kartoffeln und Ochsenfleisch geprüft. Die Tiere, 15 an der Zahl, die zunächst an einem Rande des Aquariums saßen, waren nach 1 Stunde so verteilt, daß sich 6 an dem Fleischstück, 2 an der Kartoffel aufhielten und 7 im Aquarium umherwanderten. Dasselbe Experiment mit normalen Tieren ergab auch in derselben Zeit ein Resultat von 7 Tieren an dem Kartoffelstück, 2 an dem Fleischstück und 6, die sich im Aquarium bewegten.

Das andere Mal wurde auf Kartoffeln und Schweinefleisch die Prüfung angestellt. Von den 12 der Mandibel beraubten Tiere saßen nach 1 Stunde 5 am Fleischstück, 3 am Kartoffelstück, und 4 bewegten sich im Aquarium. Von den 12 normalen hielten sich 7 an der Kartoffel, 2 am Fleisch und 3 an den Rändern des Aquariums auf. Ein paar Tiere, die sich mehr als 2 Stunden am Fleischstück befanden, habe ich am nächsten Tag tot im Aquarium aufgefunden. Es schien, als ob diese Tiere, welchen die Mandibel entfernt wurden, die sonst bei normalen Tieren vorhandene Unterscheidung von schmackhaften und nicht schmackhaften Stoffen verloren hätten und wahllos die Nahrung aufnahmen.

Die Untersuchung reicht bei weitem nicht aus, um sich eine Meinung über die Funktion der Haare an der Mandibel zu bilden, sie läßt uns aber vermuten, daß vielleicht die Mandibel nicht vollständig

des chemoreceptorischen Sinnes entbehrt und daß ihre obere reichlich behaarte Partie in der Nähe des Mundes (Taf. 12 Fig. 11) der Sitz eines chemoreceptorischen, mit dem Geschmack vergleichbaren Sinnes ist.

2. Reaktionen auf chemische Substanzen.

Für diese Versuche, bei welchen ich den Grad der Empfindlichkeit der Wasserasseln gegen Reize von verschiedenen chemischen Substanzen sehen wollte, habe ich nach PEARL eine Glastube gebraucht, die auf beiden Seiten capillar ausgezogen war und auf einer Seite eine Öffnung von 5 mm, auf der anderen eine von 3 mm besaß.

Diese Tube wurde mit der betreffenden Substanz gefüllt und in ein langes Aquarium, in welchem sich die Tiere befanden, hineingelegt. Die Diffusion der Substanz war nicht sehr bedeutend; trotzdem konnte man nicht länger als einige Minuten in demselben Wasser das Experiment durchführen, da besonders bei der Anwendung von etwas stärker konzentrierten Lösungen eine längere Diffusion sehr schädlich für die Tiere war. Die Wirkung mancher Substanzen habe ich in der Weise geprüft, daß ich die Krystalle ins Wasser hineinlegte und die Orientierung der Tiere gegen den Krystall beobachtete.

Zunächst habe ich mit einigen Salzen Proben angestellt, und zwar mit Kupfersulfat, Eisensulfat, Calciumchlorat, Kaliumchlorid und Natriumchlorid. Die Versuche, welche dabei mit der Tube ausgeführt worden sind, habe ich jedesmal mit einer konzentrierteren Lösung begonnen und bis zu den geringsten Konzentrationen fortgeführt. Für jedes Experiment wurde stets im Aquarium das Wasser gewechselt und meistens neue Tiere gebraucht, deren Zahl für jedes Experiment 6 betrug. Für einige dieser Versuche habe ich auch Individuen mit amputierten inneren Antennen benutzt.

Auf einen Kupfersulfatkrystall, der an den Rand eines Aquariums gelegt wurde, zeigt *Asellus* zunächst eine positive Reaktion, er schreitet in die um das Krystallstück herum gefärbte Zone, in welcher sich das Salz teilweise gelöst hat, hinein. Diese stark positive Reaktion wird höchstwahrscheinlich größtenteils durch eine Augenwahrnehmung bedingt, indem das Tier in die dunklere, grünlich gefärbte Wasserzone hineingeht. Erst nachdem es sich in unmittelbarer Nähe des Stückes befindet, tritt in den meisten, jedoch nicht allen Fällen, eine plötzliche Rückwärtsbewegung ein. Einigemal

habe ich gesehen, wie *Asellus* sich länger unmittelbar an einem Kupfersulfatkrystall aufgehalten hat.

Die für die meisten Versuche verwandte Tube wurde so ins Aquarium hineingelegt, daß die 6 Tiere sich in einem Abstand von ungefähr 5 cm von dem breiteren Ende derselben befanden. Zunächst habe ich eine 1%ige Eisensulfatlösung benutzt. Die Reaktion war im ersten Moment eine positive, die Tiere wanderten an das Ende der Tube; nachdem eins von ihnen ganz nahe an der Öffnung angelangt ist, krümmte es den Kopf unter den Thorax und kehrte mit einer fast sprunghaften Bewegung zurück. 2 andere Tiere, die an das Ende der Tube kamen, reagierten in gleicher Weise, 3 dagegen blieben kurze Zeit an der Öffnung stehen, entfernten sich auch aber sehr bald.

Die Reaktion war somit in allen diesen Fällen eine negative und die zunächst erscheinende Positivität derselben war wohl durch das Auge bedingt. Eine $\frac{1}{2}$ %ige Lösung rief bei den 6 Exemplaren auch noch eine negative Reaktion hervor, eine $\frac{1}{4}$ %ige ebenfalls noch eine negative, aber die Tiere zeigten keine plötzlichen Beruhigungen mehr; auch eine $\frac{1}{8}$ %ige Lösung hat noch ein langsames Abwandern der Tiere zur Folge gehabt.

Dagegen habe ich beim Gebrauch einer $\frac{1}{16}$ %igen Lösung ein ganz anderes Benehmen konstatiert. 2 von den 6 Tieren näherten sich langsam der Tubenöffnung und kamen hier gleich am Rand der Tube zur Ruhe. Die übrigen Tiere zeigten diese Reaktion noch nicht. Eine $\frac{1}{32}$ %ige Lösung ergab dasselbe, aber noch sichrere Resultat. 3 von den 6 Asseln nahmen eine Stellung unmittelbar in der Nähe der Tubenöffnung an; man hatte den Eindruck, daß sie in die Röhre hineinkriechen wollten. (Die Öffnung war jedoch dazu zu klein.) Eine $\frac{1}{64}$ %ige Lösung hat auch ein positives Resultat bewirkt.

Als 2. Substanz habe ich Kochsalz angewandt. Die negative Reaktion war hier bei demselben Grad der Konzentration noch ausgesprochener. Eine 1%ige, $\frac{1}{2}$ %ige und $\frac{1}{4}$ %ige Lösung riefen jedesmal eine stark negative Reaktion hervor. Bei $\frac{1}{8}$ %iger und $\frac{1}{16}$ %iger Lösung war die negative Reaktion viel schwächer, aber noch bemerkbar, bei $\frac{1}{32}$ %iger und $\frac{1}{64}$ %iger reagierten 2 von den Tieren positiv. Für dasselbe Experiment habe ich 4 Asseln ohne innere Antennen benutzt. In den stärkeren Lösungen reagierten sie noch ausgesprochener negativ als die normalen Tiere, was wahrscheinlich damit im Zusammenhang stand, daß sie sich nicht langsam

gegen den Reizpunkt bewegten, sondern oft sofort in den stärksten Punkt der Konzentration kamen. Bei Anwendung einer 1%igen Lösung entfernten sich die Tiere von der Tubenöffnung in raschen Bewegungen. Bei den schwachen Lösungen von $\frac{1}{64}$ iger Lösung erwiesen sie eine weniger positive Reaktion als die normalen.

Kaliumchlorid hat eine weniger intensive Negativität erwiesen als Natriumchlorid. Bei $\frac{1}{2}$ iger Lösung war die Reaktion schwach negativ, bei $\frac{1}{4}$ iger, und $\frac{1}{8}$ iger Lösung ausgesprochen positiv. Als ich $\frac{1}{8}$ iger Lösung angewandt habe, kamen 3 Tiere nach 5 Minuten an die Tubenöffnung an.

Calciumchlorat zeigte bei der Konzentration von 1%, $\frac{1}{2}$ %, $\frac{1}{4}$ % und noch $\frac{1}{8}$ % eine negative Reaktion, bei geringeren Konzentrationen eine wenig ausgesprochene positive. In einer $\frac{1}{32}$ igen Lösung kamen von den 6 Tieren 2 an die Öffnung, entfernten sich aber nach einiger Zeit.

Von den Basen habe ich Natrium- und Kalilauge geprüft, und es ergaben beide eine stark negative Wirkung. So bewirkte Natronlauge in $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{8}$, $\frac{1}{16}$, $\frac{1}{32}$ iger Lösung eine rasche, in $\frac{1}{64}$ und $\frac{1}{128}$ iger eine ruhige Rückkehr des Tieres. Lösungen von $\frac{1}{256}$ an wirkten positiv, 4 von den 6 Tieren hielten sich in der Nähe der Öffnung auf. Bei noch schwächerer, $\frac{1}{512}$ iger, Lösung war die Reaktion auch positiv. 2 Individuen saßen an der Tube mit dem Kopf gegen die Öffnung gerichtet. Kalilauge hat von $\frac{1}{66}$ iger Lösung an keine negative Reaktion mehr hervorgerufen.

Um das Verhalten gegen Säuren zu prüfen, habe ich die Reaktionen auf Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure und Phosphorsäure beobachtet. Salzsäure zeigte in $\frac{1}{2}$ iger, $\frac{1}{4}$ iger Lösung eine negative Reaktion von ziemlich starker Intensität, so daß sie bei einigen Tieren wirbelnde Bewegungen verursacht hat. Eine $\frac{1}{8}$ ige Lösung hat eine langsame Rückkehr zur Folge gehabt, eine $\frac{1}{16}$ ige Lösung wirkte indifferent, indem sich die Tiere der Tube näherten, aber keinen Aufenthalt an der Öffnung nahmen. Bei $\frac{1}{32}$ iger und $\frac{1}{64}$ iger Lösung waren im ersten Fall 2, im zweiten 1 Tier an der Tube. Bei Anwendung einer $\frac{1}{128}$ igen Lösung waren nach einiger Zeit ein paar Minuten lang 5 Tiere an der Tubenöffnung. Salpetersäure ergab fast die gleichen Resultate; die ersten Lösungen wirkten alle negativ bis zu $\frac{1}{64}$ iger Lösung, auf welche 3 Tiere positiv reagierten. Bei Anwendung von Schwefelsäure war die Negativität stärker. $\frac{1}{2}$ ige Lösung hat eine sehr starke negative, eine $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{8}$ ige noch ziemlich stark negative, eine $\frac{1}{16}$ ige und $\frac{1}{32}$ ige Lösung sehr

schwach negative, eine $1/64$ ‰ige Lösung positive mit 1 Exemplar, eine $1/128$ ‰ige Lösung positive Reaktion mit 3 Exemplaren hervorgerufen.

Phosphorsäure verursachte in $1/2$ und $1/4$ ‰iger Lösung eine schwach negative, in $1/8$ ‰iger Lösung eine positive Reaktion von 2 Tieren. Bei $1/16$ und $1/32$ ‰iger Lösung war die Positivität nicht ausgesprochen, die Tiere benahmen sich ganz indifferent.

Die paar Resultate der chemischen Reize haben das gleiche Ergebnis geliefert: in den einen Fällen haben die Substanzen eine abstoßende, in den anderen eine anlockende Wirkung auf die Tiere ausgeübt. Die chemische Zusammensetzung war bei weitem nicht so wichtig wie der Grad der Konzentration der Lösung. Mein Ergebnis war somit gleich demjenigen, welches PEARL bei Planarien beobachtet hat, nämlich daß die schwächeren Lösungen positive, die stärkeren negative Reaktionen hervorgerufen haben.

Diese Experimente, die ich mit den chemischen Substanzen und mit der Nahrung durchgeführt habe, zeigten, daß die Asseln chemoreceptorisch fähig sind, daß allerdings der Geruchsinn bei ihnen im Vergleich zu den höheren Krebsen nicht bedeutend ausgebildet ist und daß viele sich sowohl gegen die Nahrungswirkung wie gegen andere chemische Reize ziemlich passiv verhalten.

Als Organe, welche die Chemoreception vermitteln, sind in erster Linie die inneren Antennen mit ihren Riechkolben zu nennen. Man kann aber vermuten, wie uns einige biologische Experimente zeigen, daß sie nicht die einzigen hier in Betracht kommenden Organe darstellen.

Tangoreception.

Das wichtigste von den Tastwahrnehmungen habe ich schon bei Beschreibung der Bewegungen und der Ruhestellung der Asseln gesagt. Es bleibt nur noch übrig einige zusammenfassende Bemerkungen anzufügen. Es ergibt sich schon aus der äußeren Betrachtung der Bewegungen, daß der Hauptsitz des Tastvermögens bei den Asseln, wie sonst bei allen Crustaceen, in der äußeren Antenne gelegen ist. Vor jeder Bewegung des Tieres erfolgt zunächst eine Bewegung der äußeren Antenne. Wenn sich die Tiere in normaler Ruhestellung befinden und somit die 5 ersten Basalglieder der 2. Antenne nicht mehr als $20-30^\circ$ von der Längsachse des Körpers abweichen, erfolgt nach Beginn einer eintretenden Bewegung ein Seitenschlag der Basalglieder und meistens eine nach oben

gerichtete Stellung der Geißel. Von der Seite aus wird die Bewegung bogenförmig nach vorn gerichtet, und bei weiterem Gehen erfolgen fast unaufhörlich Antennenbewegungen von vorn zur Seite und umgekehrt und gleichzeitig damit die Bewegungen des Geißelfadens von oben nach unten, so daß das Tier bald den Boden mit der Antennenspitze berührt, bald die Geißel fast senkrecht zu den Basalgliedern stellt. Diese Bewegungen ermöglichen eine Prüfung des ganzen umgebenden Wassers. Diejenigen Tiere, welche nur eine Antenne besitzen (die eine wurde amputiert), üben viel mehr unruhige Bewegungen mit der einen Antenne aus, als im Fall, wenn beide Antennen vorhanden sind. Die inneren Antennen sind, wie ich schon gesagt habe, bei den Bewegungen sehr wenig biegsam und kommen mit den umgebenden Gegenständen beim Gehen in keine Berührung. Auffällig ist dabei folgende Tatsache: die 8—10 geteilten Fiederborsten, welche an den Antennen sehr zahlreich sind und die von Sars als Hörhaare, von Leydig als die wichtigsten Tastborsten gedeutet werden, sind an der wenig beweglichen mit den Außenkörpern fast nicht in Berührung kommenden inneren Antenne zahlreicher vorhanden und verhältnismäßig reicher an allen Gliedern angebracht als an der äußeren sehr beweglichen Antenne. An der letzteren sitzen sie fast ausschließlich am distalen Ende des 6. Gliedes, während sie an der inneren Antenne fast an jedem Glied vorhanden sind, wie wir es schon bei der morphologischen Beschreibung der 2. Antenne betont haben. Dabei ist die Mehrzahl dieser Fiederborsten an der lateralen, also der den Riechkolben entgegengesetzten Seite der Antenne angebracht.

Die Beschaffenheit der biegsamen Haare am Ende der Borsten, die sich, wie schon erwähnt, stärker als die übrigen Borsten färben, läßt uns ebenfalls vermuten, daß es in erster Linie Tastwahrnehmungen sind, die diesen Borsten zufallen. Ihre merkwürdige Lage aber könnte vielleicht noch Anlaß zu genaueren Untersuchungen geben. Andere Arten von Borsten sind auf allen anderen Extremitäten angebracht und dienen dem Tier zum Anklammern an verschiedenen Gegenstände.

Wenn man eine Assel auf den Rücken legt, so bemüht sie sich, so lange unaufhörliche Bewegungen der Extremitäten auszuüben, bis es ihr gelungen ist in die richtige Lage zurückzukommen. Die Thoraxfüße müssen bei einem normalen Tier stets an einem Gegenstand angeklammert sein. Eine Assel, die auf der Dorsalseite liegt, sucht zunächst einen bestimmten Gegenstand mit den Füßen

zu ergreifen; hat sie einen solchen gefunden, so erfolgt eine Ruhepause in den Bewegungen, und bald darauf kehrt sie in die normale Lage zurück; hat sie dagegen keinen Anhaltspunkt gefunden und gelingt die Herstellung der normalen Lage nicht, so schiebt sich das Tier auf dem Rücken im Aquarium hin und her, bis es an eine Seitenwand kommt, mit dem Rücken an dieselbe sich anlegt und die Füße auf den Boden stellt. Oft geschieht es, daß ein Tier, ohne einen Anhaltspunkt zu finden, in die normale Lage zurückkehrt, indem es den Körper bald nach der einen, bald nach der anderen Seite zu drehen versucht. In den meisten Fällen habe ich beobachtet, daß die Drehung zunächst nach rechts, dann nach links erfolgt und die letzte ausschlaggebende Bewegung, bei welcher die normale Lage wiedererlangt wird, nach rechts geschieht, doch sind auch die nach links gerichteten Bewegungen oft erfolgreich.

Wenn das Tier an einen schwimmenden Gegenstand schon angeheftet ist, setzt es sich, wie wir schon wiederholt betont haben, auf deren Unterseite. Diese Lage scheint auch für die Tango-reception geeigneter zu sein, besonders wenn die Asseln sich an den mit größter Vorliebe besuchten sehr flachen Stellen aufhalten. Der Vorzug ist daran erkennbar, daß der eine nach oben reichende Ast der letzten Pleopoden, der mit dem anderen, welcher fast in der Verlängerung der Körperachse liegt, einen Winkel von ca. 60° bildet, oft mit seiner Spitze den Boden oder einen anderen Gegenstand berührt und so dem Tier eine sichere Lage verschafft. In dieser Lage wird die Assel auch durch ziemlich starke mechanische Reize nicht leicht aus der Ruhe gebracht. Wenn das Tier dagegen auf der Oberseite sitzt, ist es viel empfindlicher. Der Umstand, daß diese Lage sowohl für die Tango- wie für die Photoreception die günstigste ist, hat sie wohl zur Normalstellung des Tieres werden lassen.

Was nun die Beschaffenheit der Flächen betrifft, welche von den Asseln bevorzugt werden, so haben mir einige Experimente gezeigt, daß die rauhen Flächen sich entschieden für das Tier vorteilhafter erweisen als die glatten. Ich habe in ein Aquarium glatte polierte und raue Holzstücke hineingelegt, und fast sämtliche Tiere waren an den rauhen Flächen angeheftet, eine Erscheinung, die auch mit der Beschaffenheit der Borsten im innigen Zusammenhang steht.

Bemerkungen und Experimente mit *Niphargus* und *Gammarus*.

Ich hatte zunächst die Absicht, für die Experimente den aller-nächsten Verwandten des *Asellus aquaticus*, den *Asellus cavaticus*, zu be-nützen. Meine Versuche aber, ihn in der Nähe von München in tiefen Brunnen aufzufinden, blieben erfolglos. Das Tier wurde von ROUGEMENT in einem Brunnen Münchens aufgefunden, der aber nicht mehr existiert. Im September 1911 habe ich einige Höhlen des schwäbischen Jura besucht, um dort nach blinden Isopoden und Amphipoden zu suchen. Dabei ergab mir das zunächst gesuchte Eggisloch bei Urach keinen Erfolg; ich hatte nicht das Glück, an eine mit reichlicherem Material versehene Stelle der Höhle zu kommen, was wahrscheinlich auch mit der raschen Strömung des Baches im Zusammenhang stand. Die Anwesenheit der blinden Tiere im Loch bewiesen die vielen Häutungspanzer von *Niphargus*, die mit dem rasch fließenden Wasser abtrieben. Das reichlichste Material ergab die Falkensteiner Höhle. Allerdings habe ich auch hier den *Asellus cavaticus* nur in einigen wenigen Exemplaren an den Seitenwänden der Höhle bemerkt und habe keine größere Anzahl von Tieren gesehen. Dagegen habe ich fast in jedem Teil der Höhle, wo ich am Wasser stehen blieb, eine sehr große Zahl von *Niphargus puteanus* aufgefunden. Die größte Zahl der Tiere konnte ich sehen, wenn ich die Acetylen-lampe möglichst weit vom Bach aufstellte und am Ufer ruhig be-obachtete; sie kamen dann oft eins nach dem anderen, seitlich das Ufer berührend, von den Steinen heraus und verblieben längere Zeit an der schwach beleuchteten Fläche, wobei sie meistens mit dem Abdomen der Lichtfläche zugewandt waren. Wenn ich die Lampe näher ans Ufer stellte oder bei derselben Beleuchtung das Licht einer elektrischen Taschenlampe auf die Wasseroberfläche fallen ließ, folgten rasche Bewegungen nach vorn in der vom Licht abgewandten Richtung, und die Krebse verschwanden zwischen den Steinen und im Schlamm.

Niphargus schwimmt in der Höhle am Rande der Steine in einer seitlich zum Stein gerichteten Lage und versteckt sich oft vollständig im Schlamm, viel seltener sieht man ihn sich sprunghaft im freien Wasser bewegen. Im letzteren Fall liegen die Tiere auf der Seite und schwimmen mit Abdomenstößen rasch umher. Da *Niphargus* sich gleich als sehr günstiges Objekt für die Lichtreize erwiesen hat, habe ich auf *Asellus cavaticus* verzichtet und einige Exemplare von

Niphargus lebend aus der Höhle mitgenommen, um mit ihm vergleichende Experimente zu *Gammarus pulex* aufzustellen. Dieselben habe ich teils in Urach, teils noch am lebenden Tier in München untersucht. In dem Gefäß, in welchem ich sie einige Tage gehalten habe und oft das Wasser erneuerte, waren sie an den ersten 2 Tagen sehr lebendig und reagierten auf jeden kleinsten Reiz, den man in ihrer Nähe ausgeübt hat. Die Reaktion erfolgte stets mit einer sprunghaften Bewegung, wobei die in der Nähe der Antenne ausgeführten Reize durch einen Rückstoß beantwortet wurden.

Die Reaktionen sind im allgemeinen bei *Niphargus* viel lebhafter als bei seinem nächsten Verwandten, *Gammarus*. Die Tiere waren zunächst in einer großen Schüssel untergebracht, in welcher ich einzelne Stellen beleuchtete. Wenn *Niphargus* sich während seines Schwimmens in der Schüssel der beleuchteten Fläche näherte, erfolgte jedesmal eine ganz außergewöhnlich starke Reaktion, indem das Tier sofort die beleuchtete Fläche verließ und sich mit einem kräftigen Sprung nach rückwärts oder zur Seite verschob. Wenn man das Tier einigemal nacheinander beleuchtete, traten die raschen Bewegungen jedesmal auf, jedoch mit einer deutlichen Abnahme der Reaktionsintensität. Da ich mit sehr großen (Gesamtlänge 5,1 cm) Tieren zu tun hatte, konnte ich auch die Reaktionen beobachten, welche bei Beleuchtung verschiedener Körperteile eintraten. Ich habe zu diesem Zweck mehreremal einen schmalen Lichtstrahl bald auf die Abdomenfläche, bald auf den Kopf oder den Thorax geworfen, konnte aber hier keine dauernde Tendenz bemerken; alle Körperteile reagierten fast gleichstark. Besonders empfindlich erwies sich das Tier, wenn ich es von der Unterfläche beleuchtete, jedesmal erfolgte eine plötzliche Schreckbewegung.

Gammarus pulex, mit dem ich zum Vergleich dieselben Experimente angestellt habe, reagierte auf das Licht ruhiger, seine Bewegungen waren nicht so plötzlich, und zwischen dem Beleuchtungsmoment und der Reaktion verliefen meistens einige Sekunden, während *Niphargus* in demselben Augenblick reagierte. Wenn man einen *Gammarus* in die Nähe eines ins Aquarium hineingeworfenen Fleischstückes bringt, verhält sich derselbe zunächst ziemlich passiv, er schwimmt in normaler Weise einigemal neben dem Stück umher und kommt manchmal nach kurzer Zeit daran zu sitzen. Ein ganz anderes Verhalten habe ich bei *Niphargus* beobachtet. Nähert sich das Tier einem Fleischstück, das in die Mitte einer Schüssel hineingelegt ist, so erfolgt, noch ehe das Tier mit den äußeren Antennen

das Fleisch berührt, etwa schon in der Entfernung von 2—3 cm von dem Stück, eine starke Reaktion. Diese Reaktion verläuft aber sehr ähnlich derjenigen mit dem Lichteinfluß und äußert sich in einer fast momentanen Seitenstellung der beiden Antennenpaare und des ganzen Körpers und einem darauf folgenden Sprung zur Seite oder nach rückwärts. Auf einige andere Substanzen, wie Kartoffeln, die ich an demselben Tage nach dem Ausfischen des Tieres in den Behälter brachte, erfolgte jedesmal eine sehr starke negative Reaktion. Über den Charakter dieser Reaktion kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, ob sie durch Diffusion der chemischen Substanz oder auch vielleicht durch einen Lichteinfluß des Stückes selbst bewirkt war. Das Benehmen der Tiere gegen die ihnen als Nahrung gegebenen Stoffe (Kartoffeln, Blätter, Fleisch) war derart, daß sie gar nichts gefressen haben, ihr Darminhalt hat sich allmählich entleert, und man konnte es gut verfolgen, wie die schwarze Rückenlinie sich allmählich verkleinert hat. Ich habe einmal das frische Wasser von der Höhle mit ihrem Schlamm gewechselt; die Tiere gingen jedoch am 4. Tage nach der Herausholung aus der Höhle zugrunde.

Die Farbe der Tiere war milchig weiß mit Ausnahme der schwarzen Rückenlinie. Da es mir nicht gelungen ist, sie länger zu züchten, konnte ich auch die sonst wünschenswerten Experimente mit der Farbenänderung am Licht nicht anstellen. Solche Versuche wurden von VIRÉ im „Laboratoire des Catacombes du Musée d'Histoire naturelle“ angestellt, wo er eine Farbenänderung des im Dunkel gezüchteten *Gammarus fluvialis* und des am Licht gezüchteten *Niphargus* beobachtete. Es ergab sich im 1. Fall folgendes: nach 6 Monaten trat eine graduelle Entfärbung ein, das graue *Gammarus*-Pigment verschwindet allmählich bis zur vollständigen Durchsichtigkeit. Im Auge tritt erst nach einem Jahre eine leichte „dissociation des corneilles“, sonst keine Veränderungen ein; die Geruchsorgane aber werden schon nach kurzer Zeit gewaltig, bis auf das 3fache, vergrößert.

Im 2. Fall sind die Resultate nicht so klar: bei manchen, einige Monate gezüchteten *Niphargus* sind nur ganz leichte schwarze Flecken auf der Oberfläche entstanden. Es ist bemerkenswert, daß die Organe, welche ohne weiteren Nutzen geworden sind, in viel langsamerem Tempo sich zurückbilden, als die nützlich gewordenen sich entwickeln.

Die von mir aus der Falkensteiner Höhle bezogenen Exemplare

von *Niphargus puteanus* ließen einige Abweichungen von den beschriebenen erkennen. Das, was gleich auf den ersten Blick sehr ins Auge fiel, war die außerordentliche Größe des Tieres, das ich aus dem ersten Bassin der Höhle herausgenommen habe. Die Dimensionen des Körpers waren von den in der Monographie von STIBBES und in den Arbeiten von FRIES und ENSLIN angegebenen sehr abweichend. Die Gesamtlänge des Tieres betrug 5,1 cm, wobei der Körper ohne Antennen und Uropoden 2,5 cm betrug, die Antennen — 1,7 cm die Uropoden — 0,9 cm.

Der Bau der Antenne bei der Gattung *Gammarus* ist wesentlich verschieden von demjenigen des *Asellus*. Während bei dem letzteren die immer viel kleinere erste Antenne der Hauptsitz des Geruchsinnes ist, findet sich bei *Gammarus* kein so scharfer Unterschied in der Größe der beiden Antennen, immer ist es aber die größere, auf der die Riechkolben sitzen. Es kommt noch ein zweiter wichtiger Unterschied hinzu: die größere erste Geruchsgeißel ist vom letzten Basalglied ab 2 teilig, allerdings ist der eine Teil rudimentär und besteht nur aus 2 Gliedern, der andere gut entwickelte aus ca. 20 Gliedern.

Bei den von mir gefundenen *Niphargus* stimmen die Basalglieder der Antenne mit den Beschreibungen von STIBBES überein, unterscheiden sich aber durch die außerordentliche Länge der Geißel. Während bei den beschriebenen Formen die Zahl der Geißelglieder dieser Antenne 25 nicht überschreitet, bestand bei den 4 Individuen bei denen ich nachgezählt habe, die Geißel aus 51 Gliedern.

Die Antennen von *Niphargus* sind im Vergleich zu denen von *Gammarus* viel reichlicher mit Borsten besetzt; sehr zahlreich sind die kleinen dicken Borsten, welche in allen 3. Basalgliedern wie Büschel von einem Punkt ausgehen und sich nach allen Seiten hin erstrecken.

Zusammenfassung.

Zum Schlusse fasse ich die wichtigeren Resultate meiner Arbeit kurz zusammen. Das Geschlechtsleben der Asseln steht in einer Beziehung zur Häutung, indem nach jeder beendeten Copulation eine Häutung des ♀ stattfindet. Den Geruchsantennen fehlt nicht vollständig die Fähigkeit der Autotomie. Ihre Regeneration erfolgt meistens, jedoch nicht immer in der Weise, daß die Basalglieder in der zentrifugalen, die Geißelglieder in der zentripetalen Richtung sich anlegen. Manchmal habe ich die Regeneration nur in zentripetaler Richtung sich vollziehen sehen.

Die Asseln sind negativ phototropisch. Eine positive Reaktion erfolgt nur auf Licht von sehr schwacher Intensität. Die Hauptrolle bei allen Lichtempfindungen fällt dem Auge zu, obwohl die Haut auch nicht vollständig lichtunempfindlich ist. Das Sehvermögen ist ziemlich schwach ausgebildet, doch wird bei einem Vorbeiwandern der Tiere in der Nähe die Nahrung oft mit den Augen wahrgenommen. Bei der Einwirkung von verschiedenen monochromatischen Lichtern besteht öfters eine positive Reaktion gegen das rote Licht.

An den Geruchsantennen, die aus 4 Basalgliedern und 12—14 Geißelgliedern bestehen, sind die Riechkolben dadurch ausgezeichnet, daß sie sich viel stärker als die übrigen Antennenteile färben und im Innern einen geteilten Strang erkennen lassen. Eine stärkere Färbung weisen auch die Fiederborsten auf. Die 1. Basalglieder der 1. Antenne sind muskelreich, die Geißel ist muskelfrei. Die 1. Antennen stellen das Hauptorgan für die chemoreceptorischen Wahrnehmungen dar. Sie scheinen aber nicht das einzige hier in Betracht kommende Organ zu sein. Sehr verdünnte Lösungen mancher chemischen Substanzen rufen ebenso wie sehr schwache Beleuchtungen eine positive Reaktion der Asseln hervor.

Die Tastreize werden im Wasser schon aus einer Entfernung von einigen Zentimetern wahrgenommen, wobei die leichtesten Wassererschütterungen wohl durch die Fiederborsten empfunden werden.

Niphargus ist auf alle Reize mechanischer und photischer Natur viel empfindlicher als *Gammarus*.

Literaturverzeichnis.

- BORDAGE, E., Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes, in: Bull. sc. France Belg. (6), Vol. 39, 1905.
- CARPENTER, FRED. W., The reactions of the Pomace Fly (*Drosophila ampelophila*) to light, gravity, mechan. stim., in: Amer. Natural., Vol. 39, 1905.
- DOFLEIN, F., Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei decapoden Krebsen, in: Festschrift R. HERTWIG, Vol. 3, Jena 1910.
- DRZEWINIA, ANNA, Sur la prétendue autotomie psychique, in: CR. Soc. Biol. Paris (2), Vol. 63, 1907.
- ESTERLY, C. O., The reactions of Cyclops to light and to gravity, in: Amer. Journ. Physiol. (18), 1907.
- ENSLIN, ED., Die Höhlenfauna der fränkischen Jura, in: Abh. nat. Ges. Nürnberg, Vol. 16, 1906.
- FRIES, S., Die Falkensteiner Höhle, in: Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, Vol. 36, 1874.
- GRABER, Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser Tiere, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 87, 1883.
- , Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere, Prag-Leipzig 1884.
- HESS, C., Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 136, 1910.
- HOLMES, S. J., Phototaxis in the Amphipoda, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 5, 1901.
- LEYDIG, F., Geruchs- und Gehörorgane der Krebse, in: Arch. Anat. Physiol., 1860.
- , Ueber Amphipoden und Isopoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., 1878.

- LOEB, J., Orientierung der Thiere gegen das Licht, in: SB. phys.-med. Ges. Würzburg, 1888.
- NAGEL, W., Vergl. physiol. und anat. Untersuchungen über Geruchs- und Geschmackssinn, Preisschrift, in: Bibl. Zool. Vol. 18, 1894.
- PEARL, RAYMOND, The movements and reaction of fresh-water Planarians, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 46, 1903.
- PIERON, H., L'autotomie protectrice et evasive, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 144, 1907.
- PLATEAU, F., Recherches expér. sur la vision chez les Arthropodes, in: Mem. cour. Acad. Sc. Lettres Beaux Arts Belg., Vol. 43, 1889.
- RADL, EM., Untersuchungen über Phototropismus der Tiere, Leipzig 1903.
- ROSENSTAEDT, Organ. von *Asellus aq.*, in: Biol. Ctrbl., Vol. 8.
- SARS, O., Hist. nat. des Crustacés d'eau douce de Norvège, Christiania 1867.
- VIRÉ, A., Sur quelques expériences effectuées au laboratoire des Catacombes du Musée d'Histoire naturelle, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 138, 1904.
- WEGE, W., Morphologische und experimentelle Studien an *Asellus aquaticus*, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Physiol., 1911.
- ZUELZER, M., Über den Einfluss der Regeneration auf die Wachstumsgeschwindigkeit von *Asellus aquaticus*, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 25, 1907.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 11. *Asellus aquaticus*.

- Fig. 1. Das 1. Thoraxbein des ♂.
- Fig. 2. Das 1. Thoraxbein des ♀.
- Fig. 3. Der 1. Pleopode des ♂.
- Fig. 4. Der 1. Pleopode des ♀.
- Fig. 5. Der Verlauf des Nerven in den Basalgliedern der 1. Antenne.
- Fig. 6. Ein Riechkolben von der 1. Antenne.

Tafel 12. *Asellus aquaticus*.

- Fig. 7. Ein Riechkolben von der 1. Antenne.
 - Fig. 8. Die letzten Geißelglieder der 1. Antenne.
 - Fig. 9. Längsschnitt durch das 2., 3. u. 4. Basalglied der 1. Antenne.
 - Fig. 10. Der Verlauf der Muskeln im 1. u. 2. Basalglied.
 - Fig. 11. Die Mandibel.
-

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Untersuchungen über die Physiologie der Seesterne.

I. Mitteilung: **Der Lichtsinn.**

Von

Helmuth Plessner (Heidelberg).

Mit 7 Abbildungen im Text.

Historisches und Problemstellung.

Es ist eine auf den ersten Blick eigentümliche Erscheinung, daß die vergleichende Physiologie der Betriebsfunktionen gerade diejenigen Organe bisher so wenig exakt analysiert hat, die durch ihren morphologischen Aufbau leichte Deutung zu gestatten scheinen.

Der sehr ausgeprägte Charakter und die oft überraschende Übereinstimmung im Bau dieser Organe — ich habe hier hauptsächlich die Receptoren im Auge — läßt für dieses Gebiet eine allgemeine Physiologie in größerer Nähe als auf anderen Gebieten erscheinen.

Es war mir bekannt geworden, daß die Photoreceptoren der niederen Tiere ungenügend analysiert sind und daß insonderheit bei den Echinodermen in diesem Punkte eine große Verwirrung besteht, die eine ausgedehnte Untersuchung lohnend erscheinen ließ. Ein einmonatlicher Aufenthalt im September 1912 an der Kgl. biologischen Anstalt auf Helgoland bot mir die Gelegenheit, über die Photoreception bei diesen Formen, und zwar an *Asterias rubens* und *Solaster papposus*, Versuche anzustellen, über die ich im folgenden berichten will. Das große Entgegenkommen, das ich dort fand, half

mir über mancherlei Schwierigkeiten, die der Mangel jeglichen physiologischen Inventars mit sich bringt, leichter hinweg.

Wir werden am besten so vorgehen, daß wir zuerst ganz kurz auf die Histologie der Photoreceptoren der Seesterne, der bekannten „Augenflecke“, eingehen, dann die Geschichte der Physiologie dieses Organs so weit durchsprechen, wie wir sie zur Kritik der eigenen Versuche brauchen. Nach der Erörterung der Experimente versuchen wir, in die Bedeutung der Augen für das Leben der Seesterne einzudringen, ihre Beziehung zu dem gesamten Lichtsinn zu erläutern und dann auf ähnliche Verhältnisse bei anderen Formen hinzuweisen, die eine Vergleichung mit der Lichtsinnesphysiologie der Seesterne wohl gestatten.

Schon 1780 war es VAHL, der in MÜLLER'S Zoologica danica die Augenpunkte von *Pteraster militans* abbildete, sie aber noch nicht als solche erkannte. Das gelang vielmehr erst EHRENBURG im Jahre 1834, der nach der eigenartigen Haltung der Armspitzen, die diese Organe bekanntlich tragen, ihnen den Wert von Lichtsinnesorganen zusprach. In der Tat ist dieses Phänomen sehr für eine solche Ansicht überzeugend: die Enden der Arme werden emporgehoben getragen und „suchen“ gleichsam den Raum nach den verschiedensten Richtungen ab. Die sich stetig weiter vervollkommnende histologische Darstellung der Augenflecke konnte die Ansicht EHRENBURG'S nur immer mehr bekräftigen; wir werden später sehen, daß die Physiologie in diesem Punkte mit der Histologie nicht Schritt hielt. Die letzte morphologische Arbeit darüber stammt von W. PFEFFER (1901),¹⁾ die auf jeden Fall die für uns jetzt in Betracht kommenden Grundlagen ausreichend darbietet; wir werden uns deshalb an ihn anzuschließen haben.

An der Spitze jedes Armes gewahrt man schon mit bloßem Auge einen roten Punkt, den man bei näherem Zusehen als eine rot gesprenkelte polsterartige Erhebung erkennt. Dies ist der Augenwulst, der sich an der ventralen Basis des Endfühlers findet. Da ja dieser mit dem Ambulacralsystem in direktem Zusammenhange steht, wenn er auch seine Natur als Saugfüßchen eingebüßt hat, so kann er mit wechselndem Füllungsgrade bald frei ausgestreckt, bald kontrahiert im Schutze der Terminalplatte, der Stacheln und Dornen sein. Wir legen jetzt einen Sagittalschnitt durch den

1) W. PFEFFER, Die Sehorgane der Seesterne, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., 1901.

Endfühler und sein ventrales Polster und können nun eine von den zahlreichen Augengruben isoliert betrachten.

Ein solches Auge (Fig. A) stellt also eine Einsenkung des Epithels dar, das hier aus zwei besonderen Zellarten sich zusammensetzt, den Stützzellen und den eigentlichen Sinneszellen; (ob auch über die ganze Hautoberfläche eine solche Zweiteilung des Zellcharakters besteht, wird von HAMANN bejaht, von CUÉNOT dagegen bestritten). Die Stützzellen (*st*) bilden die Umrahmung des Organs und schließen sich fast über dem eigentlichen Augenbecher zusammen; die innere Schicht besteht aus den Sinneszellen (*si*), welche mit ihren stäbchenartigen Bildungen dem Innern des Bechers zugekehrt sind. Dieser ist mit einem glashellen wässerigen Substrat erfüllt, dem sogenannten Emblem (*em*). Sie stehen besonders dicht am Grunde der Ein-

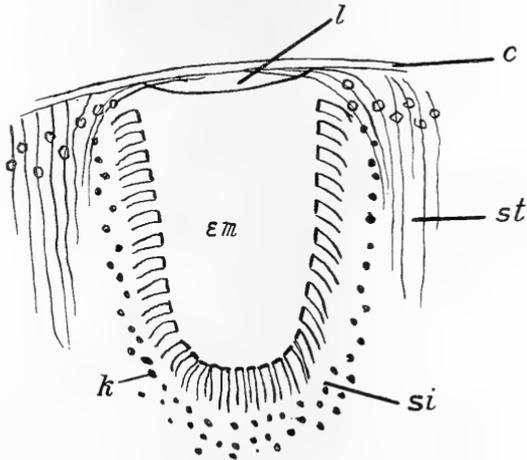


Fig. A.

senkung, wie wir das an den zahlreichen Kernen (*k*) beobachten können. Der lebhaft rote Farbstoff findet sich in ihnen allein vor, eine Sonderung in Pigment und Stäbchenzellen ist hier nicht eingetreten. Wie PFEFFER durch gewisse Reaktionen nachweisen konnte, gehört der Farbstoff zu den Lipochromen, wie ja auch das Pigment der Augenflecke bei den Flagellaten und die farbigen Tropfen der Zapfen des Wirbeltierauges. Nach außen wird der Zellkomplex von einer Linse (*l*) abgeschlossen, über die sich unmittelbar die Cuticula (*c*) herüberlegt. Es sei hervorgehoben, daß wir keineswegs bei allen Seesternen diesem Augentyp begegnen, sondern er stellt den morphologisch kompliziertesten dar. PFEFFER hat noch zwei andere Typen feststellen können, deren histologischer Aufbau uns aber hier nicht näher beschäftigen soll. Es sind das weit einfachere Bildungen, deren einzelne Bestandteile sich in dem hier betrachteten Auge von *Asterias* recht deutlich wiederfinden

lassen. Deshalb ist es besonders leicht, den von uns näher betrachteten Augentyp als den kompliziertesten hinzustellen.

Sehen wir jetzt zu, was die physiologische Forschung bis auf den heutigen Tag über die Funktion dies gewiß sehr ausgeprägten Organs ermittelt hat. Wollten wir die letzte Arbeit, die aus dem Jahre 1909 stammt und MANGOLD zum Verfasser hat, darüber befragen, so würde unsere Enttäuschung sehr groß sein; es war diesem Forscher nicht gelungen, die Funktion und Bedeutung der Augen zu ermitteln. Vielmehr sprach er die vom histologischen Standpunkt geradezu unbegreifliche Vermutung aus, daß die „Augen“ der Seesterne mit dem Lichtsinne nichts zu tun hätten, wahrscheinlich aber einem unbekanntem Sinne dienten. Es wird sich daher empfehlen, die Geschichte der Untersuchungen selbst kurz zu durchstreifen, um auf diese Weise mögliche Mißverständnisse von vornherein auszuschließen.

Die ersten Forschungen über die Bedeutung der Seesternaugen stammen von ROMANES u. EWART (1881)¹⁾, die an Echiniden, Holothurien und Asteriden Lichtempfindlichkeit feststellten. Für uns haben hier vorläufig nur die Resultate an Asteriden Bedeutung, die betreffenden über Echiniden werden wir am Schluß erwähnen; die Experimente an Holothurien seien hier nicht besprochen. In ihren Experimenten konnten sie nachweisen, daß die Bewegungen der genannten Formen auf Lichtreize in deutlicher Abhängigkeit von den morphologisch differenzierten Gebieten, den Ocellarpunkten wie den Augen, stehen; wenn ihre Versuche auch eine ausreichende Umgrenzung und Analyse vermissen ließen, so konnte man in ihre Angaben doch wohl keinen Zweifel setzen. So war es denn nicht weiter überraschend, daß PREYER²⁾ bei der gleichen Versuchsanordnung übereinstimmende Resultate erhielt. Auch er sah, daß Seesterne im völlig verdunkelten Raum auf einen schmalen Lichtspalt zukriechen, nach Abtrennung ihrer Augenpunkte diese Reaktion aber nicht mehr zeigen; aber auch er führte die Analyse in keiner Weise weiter durch. GRABER³⁾ war der nächste Forscher, der in seinen Arbeiten über die Verbreitung und Beschaffenheit des Farbensinnes, besser gesagt, spezialisierter Bewegungsreaktionen auf Strahlen besonderer Wellen-

1) Observations on the locomotor system of Echinodermata, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 172, 1881.

2) In: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 7, 1886—1887.

3) V. GRABER, Über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit einiger Meertiere, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Vol. 91, Abt. 1.

länge, eine „Vorliebe“ der Seesterne für den ultravioletten Teil des Spektrums annehmen wollte, der auch dann zum Ausdruck kommen sollte, wenn die Exemplare ihrer Augen beraubt waren. Wenn man nun auch nach der Kritik von DRIESCH (1890)¹⁾ von einem wirklichen Farbensinn vorläufig nicht mehr sprechen durfte, so trat doch immerhin etwas ganz Neues für die Lichtreaktion der Asteriden auf: eine deutlich unterscheidbare Bewegung auf verschiedene Lichtintensitäten trotz Fehlens der Augenpunkte. Es war hier also eine spezifisch photische Empfindlichkeit der Haut zum ersten Male festgestellt. Doch schien man nicht das Bedürfnis zu fühlen, diese beiden Resultate, das Reagieren auf ferne Helligkeiten und auf direkte Beleuchtung, nun auch wirklich in ihrer Eigenbeziehung aufeinander klarzustellen. PFEFFER, unser histologischer Gewährsmann, bestätigte mit einer unwesentlich veränderten Versuchsanordnung die Resultate von PREYER und ROMANES, nahm aber auf die eigentümliche, von GRABER entdeckte Erscheinung keinen Bezug. Trotzdem betonte er, daß die Funktion der Augen wohl noch eine tiefere Bedeutung haben müßte, und er erörterte die Möglichkeit einer Moto- oder Iconoreception. JENNINGS suchte in seiner klassischen Arbeit: Behavior of the starfish (1907)²⁾ dem Problem einer „vision“, wie er es nannte, bei *Asterias forreri* beizukommen. Unter „vision“ versteht er jede Helligkeitswahrnehmung in der Ferne, wo also von direkter Beleuchtung des Tieres nicht die Rede ist. Seine Versuche machten eine Helligkeitsreception durch das Tier sehr wahrscheinlich, denn es kroch auf eine undurchsichtige Wand, die keinen Schatten warf, hin, während es niemals ein Gleiches bei einer durchsichtigen Wand tat. Doch JENNINGS verfolgte diese Tatsache nicht genauer, da er überhaupt bewußt von einer physiologischen Analyse, von einer Zurückführung der Reaktion auf gewisse Reize und einer örtlichen Festlegung ihrer Reception, in seiner ganzen Arbeit absah. Vielmehr wandte er in erster Linie seine Aufmerksamkeit den Bewegungen zu, die durch Licht — irgendwie — hervorgerufen waren. Der letzte Physiologe, der nach der Bedeutung der Seesternenaugen wieder fragte, war MANGOLD (1909);³⁾ seine Arbeit,

1) H. DRIESCH, Heliotropismus bei Hydroidpolypen, in: Zool. Jahrb., Vol. 5, Syst., 1890, p. 147.

2) In: Univ. California Publ. Zool., Vol. 4, 1907.

3) MANGOLD, Sinnesphysiologische Studien an Echinodermen. Ihre Reaktionen auf Licht und auf Schatten, in: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 9, 1909.

auf die wir oben ja schon ganz kurz hingewiesen hatten, gipfelte in einem so eigentümlichen, unerwarteten Resultat, daß wir sie genauer darzustellen gezwungen sind. Fänden wir, daß seine Untersuchungen lückenlos einen solchen negativen Schluß — die „Augen“ dienen in keinem Sinne einer Photoreception — erlaubten, so könnten wir ohne weiteres nicht den Anspruch erheben, in unseren Versuchen den richtigen Weg beschritten zu haben; Ergebnis stände gegen Ergebnis. Dem ist aber nicht so. Wir lesen p. 125: „...“, dass ich eine Anzahl von *Asterina panceri* oder *gibbosa* in ein ca. 25 cm langes cylindrisches Glasgefäß von ca. 7 cm Durchmesser brachte, dasselbe luftblasenfrei mit Seewasser auffüllte und mit einem Gummipfropfen verschloss. Die Tiere wurden gleichmässig im Rohr verteilt und dieses nur mit einer Hälfte in einen viereckigen, mit schwarzem Papier überzogenen und ausgekleideten, nur an einer Seite offenen Kasten hineingelegt, während die andere Hälfte von der Sonne oder dem vollen Tageslicht beschienen war.“ Er beobachtete dann deutlich bei sämtlichen Tieren eine phototactische Bewegung nach der einen Seite des Gefäßes. Entfernte er aber bei diesen sämtliche Augenpunkte, so war trotz alledem in voller klarer Übereinstimmung die gleiche Reaktion zu bemerken. Und daraus zieht MANGOLD den Schluß, daß auf jeden Fall die Augenpunkte mit einer Photoreception nichts zu tun hätten, sondern vielmehr irgendeinem unbekanntem Sinne dienen müßten, ein Schluß, der allerdings ganz zwingend wäre, wenn in den beiden Experimenten eine Funktionsweise der Augenpunkte allein beobachtet wäre. Es war eben aber nicht so, daß in allen seinen Versuchen allein diese Organe und nichts anderes durch Licht gereizt werden konnten; dagegen sprach ja, wenn man ganz von der Versuchsanordnung absieht, eklatant der Kontrollversuch. Sondern der gereizte Bezirk des Tieres waren Augenpunkte plus der ganzen Haut, und positiv erwiesen die Versuche, das erkannte ja MANGOLD auch, eben nur einen Lichtsinn der Haut, eine dermatoptische Funktion bei *Asterina*. Er durfte allein diesen positiven Schluß ziehen, mußte dagegen sich eines ausgesprochen negativen Urteils über die Bedeutung der Augenpunkte vollkommen enthalten. Der Fehler MANGOLD's bestand in der über die Leistungsmöglichkeit seiner Versuche hinausgehenden Schlußfolgerung.

Für die eigene experimentelle Forschung bestanden nun folgende Fragen: 1. Welche Funktion besitzen die Augen? Hat die Morphologie mit dieser Bezeichnung für die betreffenden Organe

Unrecht, wie es MANGOLD will, oder nicht. Behält sie aber Recht, in welcher Art läßt sich dann das Funktionieren näher feststellen? 2. Welches ist die physiologische Natur des Hautlichtsinns? 3. Haben die beiden Funktionen eine feste Beziehung zu einander? Wenn ja, besteht eine solche in einem direkten Abhängigkeitsverhältnis voneinander, oder sind sie physiologisch getrennte Einheiten, deren Gesamtleistung in ihrer Planmäßigkeit allein, in ihrem Zusammenarbeiten erkannt wird?

Ich will zuerst die Versuchsanordnung im allgemeinen angeben. Um die feineren Reaktionen zu studieren, benutzte ich flache runde Glasschalen von ca. 40 cm Durchmesser und 5 cm Höhe, so daß selbstverständlich auch die größten Exemplare meiner Versuchstiere (sehr große Formen verwendete ich bei dieser Anordnung nie) in ausreichender Weise von Wasser überdeckt waren. Für die später zu besprechenden Spaltversuche wurden die Glasschalen in einen innen geschwärzten, ihrer Form entsprechenden Blechkasten hineingesetzt, der zwei entgegengesetzte Öffnungen enthielt, von denen nur die eine beleuchtet wurde, während die andere an entgegengesetzter Seite stets frische Luft eintreten ließ. Diese Anordnung bietet einmal den Vorteil einer gleichmäßigen Versorgung des ganzen Gefäßes mit Luft, wenn man außerdem nach jedem Versuch frisches Wasser zugibt, zum anderen schließt man die Möglichkeit aus, daß die Tiere bei ihrer Wanderung nach dem Lichtspalt eben nur an die Stelle größter Sauerstoffzufuhr gelangen wollen. Die Tiere durften nie längere Zeiten als $\frac{1}{2}$ Stunde geprüft werden, wenn man genauer die regelmäßigen Bewegungen beobachten wollte. Es stellen sich gerade bei Aquariumstieren leichter Störungen im Reagieren ein als an frischen Exemplaren. Von der normalen Kraft und Lebenstätigkeit kann man sich gut überzeugen, wenn man die Tiere entweder auf den Rücken legt oder ihnen *Mytilus*-Stücke vorwirft; ein geschwächtes Tier vollzieht die Selbstwendung nur sehr schwerfällig, unterläßt sie wohl auch auf 5–10 Minuten und zeigt nicht die mindeste Freßlust. Gerade nach der Operation waren die Seesterne sehr alteriiert, normale Selbstwendungsfähigkeit stellte sich allerdings schon nach einem halben Tag wieder ein; es vergehen durchschnittlich 2 Tage, bis die anderen anormalen Erscheinungen abgeklungen sind. Erst dann wurden die Versuche begonnen.

Als Lichtquelle verwendete ich durchweg eine kleine Osramlampe, da zur Ausschaltung von störenden Einflüssen (auch anderer

Art als Beleuchtungswechsel, z. B. Erschütterungen) die Dunkelkammer des Instituts benutzt wurde. Nur für die Schattenversuche arbeitete ich bei Tageslicht. Die größeren Experimente, die nicht

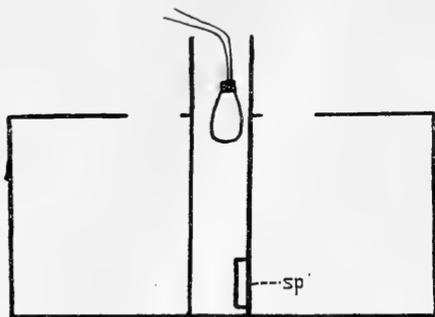


Fig. B.

Fig. B.

Ein großes Aquarium, das außen geschwärzt war, wurde von einem übergreifenden Deckel abgeschlossen. Dieser wies zwei längere Spalte auf, die von einem zentral angebrachten Rohre ausgingen (diametral nach der Peripherie). Das Rohr stand auf dem Aquariumsboden unten auf und war durch eine Kapsel dort abgeschlossen. In die obere Rohroffnung ragte die Lampe hinein. Ich konnte die Lichtstrahlen aus einem unten am Rohr angebrachten Spalt (Sp) entsenden, der nach Bedarf verschließbar war. Die beiden Deckelspalten waren für gleichmäßige Luft-

und Wasserversorgung eingerichtet. Diese Umständlichkeiten waren nötig, weil eine Lichtreflexion auf den ungeschwärzten inneren Glaswänden nach Möglichkeit vermieden werden mußte. Ferner sollte die negative Geotaxis und die Wanderung der Tiere zur sauerstoffreichsten Stelle ausgeschaltet werden.

allein der Kontrolle wegen als vielmehr auch zur absoluten Ausschaltung von Zufälligkeiten über größere Zeiten ausgedehnt wurden, machten einen anderen Apparat notwendig (s. Fig. B).

Die Funktion der Augen.

Eine Überlegung gibt die folgenden Möglichkeiten an die Hand: Es kann eine Iconoreception, eine Motoreception, eine einfache Helligkeitsaufnahme durch die Augen stattfinden, wobei selbstverständlich eine Kombination dieser 3 Fälle bestehen könnte, wie auch ein spezielles Gebiet des Spektrums, Lichter von bestimmt begrenzten Wellenlängen allein, reizabgebend sein könnten. Der Bau der Augen legte sogar die beiden ersten Fälle durchaus nahe, wie das ja schon PFEFFER angedeutet hatte. Auch regten die Darlegungen v. ÜXKÜLL's über *Pecten*¹⁾ die gleiche Idee einer Bewegungsaufnahme an. *Pecten* reagiert, wie wir durch ihn wissen, sehr prompt durch seine Photoreceptoren auf irgendeinen bewegten Körper und auch in gleichem Sinne auf seinen Hauptfeind, den Seestern.

1) J. v. ÜXKÜLL, Studien über den Tonus. VI. Die Pilgermuschel, in: Ztschr. Biol., Vol. 58, Hft. 7.

Auf den ersten Blick erschiene es dann ja recht zweckmäßig, wenn auch der Angreifer die Fluchtbewegung seiner Beute recipiert. Diese Ansicht sowie die Annahme einer Iconoreception konnte nun aber durch folgende Versuche klar widerlegt werden. Ich brachte in ein Aquarium mit geraden Glasflächen auf die eine Seite einen *Asterias*, in ein anstoßendes Aquarium ihm gegenüber einen *Pecten*; trotzdem die Tiere nur wenige Centimeter voneinander entfernt waren, zeigte der Seestern nicht die geringste Reaktion. Mit Absicht hatte ich die Seesterne ein paar Tage hungern lassen und mich überzeugt, daß sie auf dargebotene Krabben oder Muschelstücke sehr heftig reagierten und sie mit außerordentlicher Kraft festzuhalten suchten, wenn man ihnen ihre Beute wieder wegnahm. Freßlust war bei den Tieren also ausgesprochen vorhanden. Bewegte sich der Seestern nun in einem der Versuche einmal von seinem Platze fort, gleichgültig in welcher Richtung, so streckte *Pecten* augenblicklich seine Tentakeln flatternd dem Feinde entgegen, er hatte die Bewegung wahrgenommen; was immerhin beweist, daß die Wände des Aquariums genug lichtdurchlässig für eine Photoreception überhaupt waren. In gleicher Weise verhielt sich *Asterias* vollkommen indifferent, wenn man *Pecten* zum Springen reizte, ja selbst wenn dieser von ihm nur durch eine schmale Glaswand getrennt in demselben Aquarium, in dem auch *Asterias* sich befand, die gleichen Reaktionen zeigte. Es ging also daraus klar hervor, daß auch bei kleinster Entfernung ein Bild oder eine Bewegung nicht durch den Seestern recipiert werden konnte. Die Ansicht einer Motoreception konnte nun auch noch dadurch zurückgewiesen werden, daß man kleine Krabben (*Crangon vulg.*) dicht vor ihm (getrennt natürlich zur Ausschaltung jeglicher Chemoreception durch eine Glaswand) hin und her schwimmen ließ. Niemals war darauf ein Reagieren von *Asterias* festzustellen. Eine Iconoreception ließ sich wie bei den Versuchen mit *Pecten* gleichfalls auch bei solchen mit *Mytilus edulis* und ihren Schalen allein ausschließen;¹⁾ doch beobachtete ich dann und wann Bewegungen des Tieres, die bei günstiger Lage unzweifelhaft gerade die dunklen schwarzen Schalen zum Ziele

1) *Mytilus* bildete auch während der Gefangenschaft die Hauptnahrung von *Asterias*, und es war ja bei den Versuchen darauf zu achten, daß als Reizobjekte für die Seesterne solche dienen mußten, die von ihm mit Vorliebe gefressen werden; das war mir bei *Pecten* wegen seines relativ spärlicheren Vorkommens in den Helgoländer Gewässern nicht sicher.

hatten (bei den hellen graubraun gefärbten *Pecten*-Schalen war das nie der Fall gewesen). Um mich nun doch zu vergewissern, daß hier nicht ein charakteristisches Bild den Reiz darstellte, ersetzte ich die *Mytilus*-Schalen durch schwarze, nicht glänzende Pappstücke von wechselnder Größe. Zu meiner Überraschung konnte ich bei dieser Anordnung ganz die gleichen Bewegungen des Tieres feststellen. Wir sehen uns hier sofort an die Versuche von JENNINGS erinnert. Der Seestern kroch auf das Objekt zu, tastete es mit einem seiner Arme ab, kroch wohl mal, wie beim *Mytilus*, darüber hin und kam dann an irgendeiner Stelle des Aquariums zur Ruhe. Ich hatte sorgfältig darauf geachtet, daß in keinem Falle durch das Objekt ein Schatten geworfen wurde oder sonst direkte Lichtstrahlen auf das Versuchsfeld fallen konnten; es herrschte durchaus diffuse, etwas abgeschwächte Tagesbeleuchtung. Tiere aber, denen die Augenpunkte entfernt waren, zeigten niemals diese auf den dunklen Gegenstand gerichtete Bewegung. Wir hatten also bis dahin festgestellt, daß weder Bild noch Bewegung noch eine Kombination beider durch die Augen einen Reiz ausübten; die dritte Möglichkeit einer fernen Helligkeitsreception war noch zu prüfen, und eine unverhoffte Bestätigung schien jene eigentümliche Tatsache zu enthalten, die Antwoortsreaktion auf einen dunklen Körper.

Um also nachzuprüfen, ob in der Tat die Augenflecke der Helligkeitsaufnahme dienen, brachte ich ein *Asterias*-Exemplar in die oben beschriebene flache Schale und beleuchtete das Versuchsfeld mit einem Spalt; durch geeignete Ablendung befand sich das Tier selbst vollkommen im Dunkeln. Doch dauerte es nur ganz kurze Zeit, und man sah das Tier sich auf den Lichtspalt zubewegen; zwei Möglichkeiten waren in der Wahl der Richtung gegeben: entweder ging es direkt den kürzesten Weg oder aber an der Peripherie des Gefäßes entlang, indem es dabei eine ganz charakteristische Haltung einnahm. Es lehnte sich mit 2 oder 3 seiner Arme an die senkrechte Wand des Gefäßes an, wobei oft einer von diesen sich über das Tier herüberlegte. Die erste Bewegungsform sah ich gewöhnlich, wenn der Seestern mehr vom Zentrum des Gefäßes aus seine Bewegungen begann, die letztere, wenn er in größerer Nähe der Wand oder direkt an ihr sich befand. Die Entfernung der Lichtquelle hatte, wenn sie nicht Maße von 20—30 cm überschritt, keinen Einfluß darauf, welche Bewegung dabei eintrat; war die Lichtquelle jedoch weiter von dem Tiere entfernt, so wirkte es

überhaupt nicht mehr. Nach den weiter unten zu erörternden Tatsachen bin ich geneigt, diese eigentümliche Haltung weniger einer negativen Geotaxis zuzuschreiben als vielleicht nur in ihr eine Äußerung des Sauerstoffbedürfnisses zu erblicken. In dieser Haltung befinden sich allerdings die respiratorischen Apparate, die Saugfüßchen, dicht unter der Wasseroberfläche.

Niemals aber sah ich ein augenloses Tier auf einen solchen Lichtspalt zukriechen. Und da ist es nun wichtig hervorzuheben, daß ich die Spaltbeleuchtung abstufen konnte von blendendem Sonnenlicht bis zur eben noch wahrnehmbaren Helligkeit: in jedem Falle kroch der Seestern dann auf den Lichtstrahl zu, wenn dieser eine von dem Feld verschiedene Helligkeit besaß, in welchem das Tier sich befand. Für die durch den Photoreceptor veranlaßte positiv phototaktische Bewegung ist die Stärke der Helligkeit gleichgültig. Wir müssen daraus den zwingenden Schluß ziehen, daß für die Augen von *Asterias rubens* und *Solaster papposus* kein Optimum existiert, dessen Lichtstärken allein positiv phototactische Bewegung hervorrufen können; vielmehr ist dazu jede Helligkeit imstande. Physiologisch war so ein sicheres positives Resultat über die Augenfunktion erhalten, doch ist es von der physikalischen Seite (d. h. wenn man also den Reiz selbst näher betrachtete) noch unvollkommen. Geht man von dem Grenzpunkte der Helligkeit, die eben noch reizend wirkte, als Nullpunkt aus, so stellten die durch die Spaltbeleuchtung hervorgerufenen anwachsenden Helligkeiten eben nur eine Reizveränderung in einer (der „positiven“) Richtung dar. Es war also noch zuzusehen, wie die negativen Reizveränderungen wirkten, die uns als Dunkelheiten gegenüber dem jeweiligen Umgebungsfeld des Tieres erscheinen. Die Versuche wurden bei Tageslicht unternommen und die Anordnungen willkürlich zu dem Einfall der Sonnenstrahlen verändert. Es sollte damit vermieden werden, daß die Bewegungen in irgendeiner Weise in Abhängigkeit von der Richtung oder auch der Intensitätenverteilung des Lichtes stehen konnten. Durch einen Schirm rief ich in einem kleinen Teil des Versuchsfeldes einen scharfen Schatten hervor. Es wiederholten sich dieselben Erscheinungen wie bei den vorherigen Belichtungsversuchen: die gleichen beiden Bewegungsrichtungen auf die Reizquelle, dasselbe gleiche positive Verhalten gegenüber quantitativ abgestuften Helligkeiten, in diesem Falle also Dunkelheiten. Es war ganz gleichgültig, ob ich schwache Halbschatten oder tiefe Schlagschatten in das Versuchsfeld fallen ließ, in jedem Falle wan-

derte der Seestern auf die beschattete Stelle zu. Auch hier ist für die Augen keine Optimumzone zu erkennen. Der Satz, den wir oben für die „positiven“ Lichtintensitäten aussprachen, behält auch hier für die negativen im vollen Umfange seine Geltung. Waren die Augen bei den Tieren entfernt, so unterblieb jegliche, das sei nochmals betont, zur Reizquelle orientierte Bewegung. Die so gewonnene Einsicht in die physiologische Aufgabe der Augen konnte nun durch den vorhin besprochenen Versuch mit dunkel gefärbten Gegenständen wie noch durch ein anderes Experiment erweitert werden. Bringt man nämlich einen solchen *Asterias* auf einen zur Hälfte weiß und schwarz gefärbten Grund und setzt ihn auf eines der Felder, beispielsweise das schwarze, so kriecht er stets auf das weiße Feld hin; umgekehrt ist die gleiche Erscheinung festzustellen. Reflexlichter waren in allen Fällen sorgfältig ausgeschaltet; auch war natürlich darauf geachtet, daß die Tiere in jedem Fall beim Beginn des Versuches vollständig sich in ihrem Felde befanden, so daß Sicherheit darüber herrschte, daß ausschließlich die Funktion der Augen zur Beobachtung kam. Blinde Tiere dagegen zeigten niemals dieses regelmäßige Verhalten; sie blieben stets in ihrem Felde. Vergleichen wir also diese Reaktion mit den vorhin näher besprochenen, so tritt auch hier unser formulierter Satz in Kraft, daß nämlich eine Helligkeit von größerer oder minderer Stärke als die das Tier umgebende den optischen Reiz für dieses darstellt. Schwarze Farben und Schatten haben eben dieses gemeinsam, daß von ihrem räumlichen Bezirke selbst keine oder nur sehr wenige Lichtquellen ausgehen, weniger als von der Umgebung, wohingegen weiße Flächen und größere Helligkeiten übereinstimmend ihrerseits in demselben Sinne wieder stärkere Lichtquellen darstellen. (Auch das menschliche Auge unterliegt in diesem Punkte bekanntermaßen einem ungenügenden Unterscheidungsvermögen.)

Unsere erste Aufgabe hätten wir demnach gelöst, daß ein solches Auge von *Asterias rubens* weder der Icono- noch der Motoreception dient, sondern einzig und allein der Wahrnehmung ferner negativer wie positiver Helligkeiten; daß ferner bedeutsamerweise von einem Optimum für die Augen, wie unsere Versuche beweisen, nicht die Rede sein kann. Bei allen diesen Versuchen sind wir nun so vorgegangen, unsere Aufmerksamkeit den 5 Augen im allgemeinen zuzuwenden, hingegen die näheren gegenseitigen Beziehungen dieser untereinander noch außer acht zu lassen. Jetzt soll die letztere Aufgabe in Angriff genommen werden,

das Sonderfunktionieren der Augen näher zu analysieren. Folgende Grundfrage läßt sich da nun stellen: Bilden die sämtlichen Augen von *Asterias rubens* eine Einheit, ein physiologisches Ganze, als dessen Teile die einzelnen Augen aufzufassen sind; sind sie in irgendeiner Weise verknüpft, oder ist davon nichts zu bemerken?

Um darüber ins klare zu kommen, setzten wir folgenden Versuch an. In mäßiger Entfernung von der Reizquelle bringt man

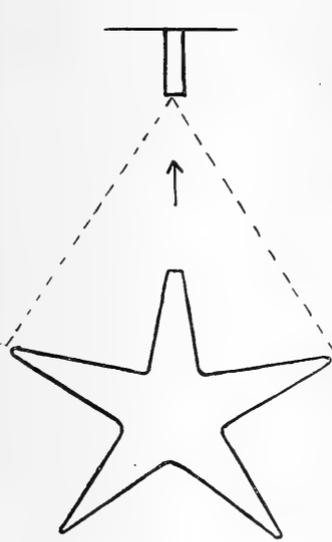


Fig. C.

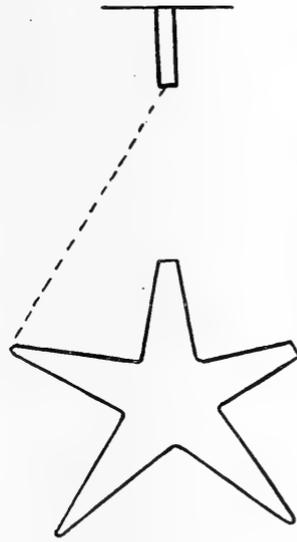


Fig. D.

Fig. C. Die beiden gestrichelten Linien bedeuten die Richtungen der reizenden Lichtstrahlen, der Pfeil die resultierende Bewegung des Tieres auf die Reizquelle.

Fig. D. Wie in Fig. C bedeutet die gestrichelte Linie die Richtung der reizenden Lichtstrahlen. Es erfolgt, wie im Text näher erläutert, eine Drehung des Körpers in solchem Sinne, daß der normale Arm in die Richtung der Reizquelle gebracht wird; gleichzeitig erfolgt eine Weiterbewegung des Tieres auf den beleuchteten Ort.

einen *Asterias*, dem ein Auge entfernt ist, mit seinem operierten Arm in die Richtung der Lichtquelle (Fig. C). Dann bemerken wir, daß das Tier mit dem operierten Strahle auf die Lichtquelle zukriecht. Daraus allein darf man nun für unsere Grundfrage noch keinen Schluß ziehen. Verändert man nämlich die Anordnung dahin, wie das die nächste Figur zeigt, daß ein Tier mit zwei operierten

Strahlen¹⁾ so der Lichtquelle oder dem Schatten gegenübergelegt wird, daß derjenige operierte Strahl auf sie zeigt, der dem einzigen normalen der drei vorderen Strahle des Tieres am nächsten ist, so zeigt sich gewöhnlich eine Drehung, die den normalen Arm in die Richtung der Lichtquelle bringt (Fig. D); in dieser Haltung erreicht das Tier sein Ziel. Gewöhnlich, habe ich gesagt, verläuft die Reaktion so, doch ließen sich in manchen Fällen Abweichungen von dem Typus konstatieren. Besonders war das der Fall, wenn ich das Tier so legte, daß die Reizquelle in den Interradius eines normalen und operierten Strahles zeigte; dann schob sich nämlich der Seestern in dieser Haltung, allerdings nicht über größere Entfernung, bis zu dem Ziel seiner Bewegung hin. Den Grund der Abweichung möchte ich darin sehen, daß oft der Zwischenraum zwischen dem Armende und der Beleuchtungsquelle zu kurz war, als daß die von dem Tier begonnene Drehung und gleichzeitige Bewegung auf das Ziel miteinander Schritt halten konnten, wenn man so sagen darf. Es ist ja leicht, sich das an den vorherigen Figuren zu veranschaulichen. Erfolgte die Drehung zu spät, dann muß das Tier eben mit seinem Interradius an dem Ziel ankommen. Es läßt sich also dieser Fall von dem vorher erwähnten prinzipiell wohl nicht trennen. Die Analyse der Erscheinungen ergibt bei allem Vorbehalt ihres provisorischen, neutralen Charakters folgende Zusammenfassung. Die Bewegung, die wir in Fig. C sehen, erklärt sich als eine aus zwei voneinander getrennten Erregungen hervorgerufene resultierende motorische Reaktion. Der operierte Strahl bewegt sich nicht eigentlich in dieser Richtung, sondern er wird bewegt. Die Drehung in Fig. D läßt sich aus einer einseitigen Erregung verstehen, die eine über die nichtgereizte Seite des Tieres überwiegende motorische Wirkung hat. Daraus darf man wohl schließen, daß ein Auge nicht eine Erregung veranlassen kann, die auf die benachbarten Strahlen übergreift, sondern daß die Erregungen im allgemeinen lokalisiert bleiben. Ich gebe allerdings zu, daß man die eigentümliche Bewegung im Interradius, die wir vorhin als einen Sonderfall von der in Fig. D dargestellten Drehung auffassen wollten, als Dokument einer solchen übergreifenden Erregung ansehen könnte. Die Entscheidung muß ich späteren Versuchen vorbehalten.²⁾ Unsere

1) Wie Kontrollversuche lehrten, sind die vom Licht ganz abgekehrten Strahlen für die Bewegung völlig gleichgültig.

2) Sie wäre folgendermaßen zu treffen: in gleicher Interradiushaltung wie oben legt man den Seestern vor die Reizquelle und, nachdem seine

Frage können wir vorläufig also nur dahin beantworten, daß die Augen nicht ein physiologisches Ganze bilden und keine Funktionsübernahme eines Auges für andere zu bemerken ist. Die Erscheinung aber, die abweichend davon auftrat, fassen wir als einen Sonderfall von dem vorherigen Phänomen der Drehung auf. Dieser letzte Versuch bewies uns positiv, daß die beiden Bewegungsphasen, die Drehung und die Bewegung des ganzen Körpers auf die Reizquelle, durchaus unabhängig voneinander verlaufen und nicht miteinander fest koordiniert sind.

Der Lichtsinn des dorsalen Hautgebietes.

Wir sahen ja bereits, daß MANGOLD bei gewissen Seesternen eine Hautlichtsinnesfunktion festgestellt, dagegen ihre Analyse nicht unternommen hatte. Für uns bestand das Problem: ist ebenfalls bei unseren Formen eine solche dermatoptische Funktion vorhanden, wie äußert sich eine solche näher, und welche physiologische Beziehung besitzt sie zu der von uns aufgefundenen Funktion der Augenpunkte?

Es war durch einen ganz einfachen Versuch festzustellen, daß *Asterias rubens*, wie übrigens auch *Solaster papposus*, einen deutlichen, ganz überraschend feinen Hautlichtsinn besitzen. Zu allen diesen wie den folgenden Versuchen dienten blinde Tiere, nur hier und da überzeugten mich Kontrollversuche an normalen, daß durch den operativen Eingriff nichts in dem physiologischen Bestande geändert war.

Es äußerte sich dieser Hautlichtsinn in meinen Versuchen nun in einer ganz eindeutig fixierten Bewegung, die eine Unterscheidung

positive Bewegung begonnen hat, schiebt man in möglichst gleichmäßiger Entfernung die Reizquelle vor ihm her; wie wir später noch erfahren, ist es eine Eigentümlichkeit der Seesterne, im allgemeinen die Bewegungsrichtung beizubehalten, in der die Bewegung begonnen hatte. Folglich muß es sich dann zeigen, ob das Tier sich wirklich drehen oder im Interradius die Reizquelle erreichen wollte; die Drehung muß sicher zustande kommen, da ja niemals die Reizquelle erreicht wird. Um ferner einen tieferen Einblick zu gewinnen in die speziellen Erregungsvorgänge, auch im normalen Leben, ist es angebracht, den Ringnerven, besonders in den interradianalen Partien, zu durchschneiden; es wird sich ja dann zeigen, ob stets von einem Arm auf die benachbarten ein Übergreifen der Erregung vorhanden ist oder ob die gleichmäßig koordinierte Bewegung der einzelnen Arme durch gesonderte Erregungen zustande kommt.

von „positiver“ und „negativer“ Helligkeit erkennen ließ, also etwas ganz Neues gegenüber den Resultaten über die Funktion der Augen bedeutete. Mit dem Ausdruck Unterscheidung will ich in diesem Zusammenhang betonen, daß in den Reaktionen, die allein durch die Augen veranlaßt waren, niemals ein Unterschied zwischen der Bewegung auf positive und der auf negative Lichtreize zu konstatieren war. Nun sind aber die Bestimmungen „positiv“ und „negativ“ im Grunde relativ zu verstehen, und deshalb offenbart sich in der unterscheidbaren Reaktion deutlich die Abhängigkeit von einer bestimmten Zone der Lichtintensität, dem Optimum; darauf gehen wir gleich nachher ein. Beschattete man das in normaler Haltung ruhende Tier zu einem Teile, so bewegt es sich unverzüglich aus diesem Schattengebiet heraus, bis es sich vollkommen in dem helleren Teile des Versuchsfeldes befand, niemals dagegen war die umgekehrte Reaktion, die Bewegung in den Schatten, bei meinen Tieren zu bemerken. Es sei hinzugefügt, daß bei ausgesprochen negativ phototactischen Formen, wie z. B. bei dem von JENNINGS näher untersuchten *Asterias forreri*, der Sinn der Reaktion in der Tat umgekehrt ist, daß aber stets diese Bewegungen deutlich und unter allen Umständen nach einer Richtung fixiert sind. Man darf auch sagen, wenn man dem Ausdruck keine psychologische Bedeutung unterschiebt, die Haut besitze eben ein ausgesprochenes Unterscheidungsvermögen zwischen hell und dunkel, zwischen den Intensitäten der Beleuchtung, eine Fähigkeit, die wir, wie wir das vorhin näher ausgeführt haben, bei den Augen ja völlig vermissen mußten. Das Unterscheidungsvermögen besitzt einen recht hohen Grad, denn man kann die Beleuchtungsdifferenzen in der angegebenen Anordnung recht klein für unser Auge machen, um doch noch prompt die für das Tier kennzeichnende Bewegung zu erhalten. Es besteht aber noch gegenüber den Augen ein hervorstechender Unterschied, der für das Verständnis des Zusammenarbeitens von Auge und Haut, wie später zu erörtern ist, von hoher biologischer Bedeutung erscheint: die Haut reagiert niemals auf ferne Beleuchtung oder Schatten, vielmehr muß sie stets direkt beleuchtet oder beschattet sein, um ihre Funktion zu erfüllen. Man kann das sehr gut veranschaulichen, wenn man in einem genügend großen Versuchsfelde drei direkt aneinanderstoßende Beleuchtungsbezirke schafft: einen sehr hellen, einen mäßig beleuchteten und einen ganz schattigen Bezirk. Setzt man das Tier, das, wie erinnerlich sein wird, geblendet ist, in das dunkle oder in eins der beiden anderen Felder

unter sorgfältiger Vermeidung jeder anderen Beleuchtung, so ruht es für jeden besonderen Fall in einem dieser Felder. Bringt man aber einen solchen *Asterias* auf die Grenze, sei es von hell in mittel oder von mittel in dunkel, so geht er im ersten Falle (wenn hell sehr intensiv war) in mittel, unter jeden Umständen aber im zweiten Falle ebenfalls in mittel. Das illustriert einmal evident unsere oben geäußerten Darlegungen, enthält aber noch folgendes: wenn das Tier auch in jeder Beleuchtung längere Zeit auf jeden Fall bleiben kann, doch wenigstens nach einer halben bis einer Minute zur Ruhe gekommen ist und nicht die mindesten Störungen in seinem Verhalten zeigt, so besitzt es docheine absolute Optimumzone, welche bei *Asterias* von mäßiger Lichtintensität ist. Selbstverständlich war es mir ohne die Anwendung exakter Hilfsmittel nicht möglich, genauere quantitative Messungen über die Grenzen jener Optimumzone anzustellen; dabei müßte dann noch ermittelt werden, ob die Intensitäten oder die Lichtmengen das maßgebende für die Reaktion darstellen.

Zur näheren Physiologie des Hautsinns untersuchte ich dann noch, ob die Erregbarkeit in besonderen Hautgebieten unterschieden ist und ob der Hautlichtsinn „lokalisieren“ kann, d. h. ob auf bestimmte gereizte Hautpartien entsprechend gerichtete Bewegungen erfolgen. Die erste Frage kann ich ruhig verneinen, denn die Empfindlichkeit konnte über die ganze Hautfläche hin als eine die Bewegungen gleichmäßig beeinflussende beobachtet werden. Die zweite Frage aber gibt das immerhin biologisch nicht so einleuchtende Resultat, daß von einer Lokalisation nicht im mindesten die Rede ist. Ich konnte über dem Ende eines Armes oder über dem Gebiet der Madreporenplatte einen Licht- oder Schattenfleck entwerfen, die Bewegung, die allerdings darauf prompt einsetzte, war niemals typisch, sondern erfolgte bald nach dieser, bald nach jener Richtung hin, unabhängig von der Stärke und dem Ort der Reizung.

Es ist jetzt noch der verbindende Abschluß zu geben, nachzuforschen, wie Augen- und Hautlichtsinn physiologisch ineinanderspielen. Von der biologischen Betrachtung sehen wir hier noch völlig ab. Wir können diese Frage auch so formulieren: sind die beiden Lichtsinnesfunktionen voneinander physiologisch gesondert, oder besteht zwischen ihnen eine besondere Abhängigkeit? Nun, ein ganz einfacher Versuch wird uns zeigen, daß eine Abhängigkeit tatsächlich existiert, wenn auch jede Funktion

im gewissen Sinne ein Erregungsgebiet für sich darstellt. Ich entwerfe in dem völlig dunklen Versuchsfelde zwei Lichtspalte, von denen der eine wesentlich heller als der andere ist (Fig. E). Wie wir schon wissen, kriecht das völlig normale Tier nach der stärker erregten Seite seines Körpers, in diesem Falle also auf den helleren Spalt zu; es schiebt sich über diesen relativ schnell hinweg, gelangt zu dem anderen, dunkleren Spalte und kommt dort zur Ruhe. Kontrollversuche bewiesen mir, daß in der Tat die Lichtstärken des ersten Spaltes für *Asterias* zu groß waren; er entfernte sich stets aus seinem Bereich, der zweite Spalt hingegen fiel in die Optimumzone. Dieses Experiment macht einmal deutlich, daß

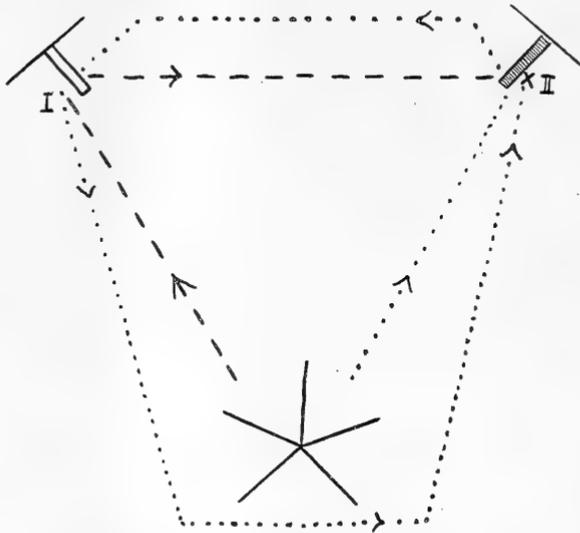


Fig. E.

Fig. E.

Die gestrichelte Linie bedeutete den Weg des Seesternes über den nichtoptimalen (I) zum optimalen (II) Spalt; das Kreuz dort bezeichnet seinen Ruheort. Die gepunktete Linie stellt den Weg über den optimalen zum nichtoptimalen Spalt bis zum Ausgangspunkt dar. Der Seestern vermag also im Optimum von nichtoptimalen Reizlichtern erregt zu werden, was umgekehrt für eine zeitweilige Hemmung im ersten Falle spricht.

die Augenflecke ohne „Rücksicht“ auf den Hautlichtsinn funktionieren, dieser aber die Funktion der Augen zeitweise hemmen kann: denn war das Tier einmal in seinem Optimumgebiet zur Ruhe gekommen, so kroch es nicht während kürzerer Zeit auf einen helleren Lichtspalt oder einen entsprechenden Schatten hin. Auf Grund der anderen Experimente (ein solches findet sich in Fig. E in dem zweiten Wege dargestellt) jedoch müssen wir wohl annehmen, daß ein im Optimum befindliches Tier von solchen nicht optimalen

Helligkeitsbezirken gereizt werden kann¹⁾, entweder wenn eine hemmende Erregung nicht vorhergeht oder wenn sie, wie man es z. B. in unserem Falle sicherlich annehmen darf, abgeklungen ist. Wie solche Erregungen tatsächlich physiologisch die Augen beeinflussen, ist eine zweite Frage; das Verhalten des Seesternes macht es wahrscheinlich, daß entweder für die Zeit bis zum völligen Abklingen der Erregung durch den Hautlichtsinn für die Augen ein Optimum existiert oder aber die Augen ausgeschaltet werden. Die experimentelle Entscheidung darüber, die den letzteren Fall auch nur durch Ausbleiben jeglicher Bewegungsreaktionen auf Licht beliebiger Intensität entscheiden könnte, habe ich noch nicht getroffen.

Wenn es demnach auch anzunehmen ist, daß der Hautlichtsinn den Augenlichtsinn beeinflussen kann, so wird ein Experiment völliger Ausschaltung der Haut bei Erhalten der Augen doch wenig Neues gegenüber den bisherigen Resultaten bringen können. Daß die Augen auf jeden Fall reagieren in dem oben beschriebenen Sinne, lassen unsere Versuche nicht zweifelhaft erscheinen; eine andere Frage, wie sich der Seestern dann an der Reizquelle selbst verhielte, ist durch unsere Versuche eigentlich ebenfalls klar, da ihm auf jeden Fall die Entscheidung über Optimum oder Nichtoptimum geraubt wäre. Wie ich aus eigener Erfahrung weiß, begegnet dieses Experiment technischen Schwierigkeiten in recht hohem Maße, da die Hautausschaltung mit Stanniolblättchen das Tier mechanisch alteriert.

Den rein physiologischen Teil unserer Untersuchungen soll die Analyse zweier Experimente zum Abschluß bringen, die das Interferieren mehrerer Reize und ihren Einfluß auf die Bewegung zum Ziel hatten. Das eine Mal prüfte ich die Reaktion, die durch gleichzeitige optische und mechanische Reizung hervorgerufen war. Der zweite Versuch gab Aufschluß über die gleichzeitige Wirkung von Licht und Schwerkraft.

Brachten wir einen normalen *Asterias* mit einem Arm in die Richtung der Lichtquelle und war einer der beiden Nachbararme mit einem Seidenfaden umschnürt oder mit einer Stanniolmanschette versehen, so führte der Seestern stets eine Drehung aus (Fig. F u. G),

1) Unsere Figur bestätigt das für die Kriechspur 2 ebenfalls, da das Tier in seinem optimalen Spalt von dem stärkeren Lichtreiz getroffen und erregt wurde.

die den mechanisch gereizten Arm direkt entgegengesetzt der Lichtquelle brachte; mit demjenigen Strahl, welcher von dem mechanischen Reizort am entferntesten liegt und welcher der Lichtquelle am nächsten ist, gelangt das Tier an sein Ziel. Der Kontrollversuch, bei dem ich *Asterias* nur mechanisch reizte, zeigte mir, daß stets bei einer darauf einsetzenden Fluchtbewegung einer der beiden entferntesten Strahlen zum Leitstrahl, wie wir ihn nennen können, wurde.¹⁾ Zu dieser mechanischen Reizung genügt auch ein einmaliges



Fig. F.



Fig. G.

Fig. F. Der mechanische Reiz treibt das Tier, wie der Kontrollversuch ohne Lichtreizung lehrt, direkt von der Reizstelle fort; gleichzeitig werden die beiden anderen der Lichtquelle zugewendeten Arme optisch gereizt.

Fig. G. Die hier abgebildete vollendete Drehung erklärt sich daraus, daß der mechanische Reiz eine optische Reizung an dem betreffenden Arme hemmte, die an den beiden anderen deshalb überwog. So kam eine gewisse Drehung zuerst zustande; dann, darf man annehmen, wirkte der mechanische Reiz scheinbar stärker, und das Tier kam mit dem entfernt liegenden Arm an der Lichtquelle an. Der Seestern brachte mithin diejenige Bewegung zur Ausführung, die unter den gegebenen Reizbedingungen die „konsequenteste“ war: er folgte sowohl dem mechanischen wie dem optischem Reize, und zwar auf dem kürzesten Wege. Rein physiologisch gesprochen kann man sagen, daß hier ein Reiz den anderen in seiner Wirkung unterstützte. Dadurch, daß der optische und der mechanische Reiz gleiche Richtungsbewegung hervorrufen mußten, wirkte jeder einzelne für sich betrachtet scheinbar stärker.

1) Ein Gleiches gibt bereits PREYER an.

genügend starkes Kneifen mit der Pinzette z. B., was dagegen spricht, daß durch den Seidenfaden die Bewegung des Armes direkt unmöglich gemacht war. Eine Neigung zu einer gleichen Drehung wie in diesem Fall zeigt auch das Tier, wenn (bei gleicher Orientierung zur Reizquelle) der hier mechanisch gereizte Arm seines Auges beraubt ist. Die Erregung ist dann eben etwas unsymmetrisch. In unserem Hauptversuche erscheint es deshalb interessant, wie das Tier diesen Leitstrahl gleichzeitig für die phototactische Bewegung benutzt; einer vorläufigen mechanischen Verständlichkeit stellen sich hierbei keine weiteren Schwierigkeiten entgegen, wie ein Blick auf die entsprechende Figur klar macht. Man kann sich denken, daß durch die mechanische Reizung des einen Armes eine optische Reizung an dieser Stelle unmöglich gemacht ist; es werden dann der benachbarte und der gegenüberliegende Strahl in gleichem Sinne optisch gereizt und dadurch ein Überwiegen der Erregung in der einen Körperpartie hervorgerufen; dadurch erfolgt dann die Drehung, die, biologisch betrachtet, einen äußerst zweckmäßigen Effekt darstellt. Darum ist es ganz etwas anderes, ob das Tier von 2 qualitativ gleichen oder ungleichen Reizen getroffen wird. Im ersten Falle lassen sie, wie wir sahen, eine mechanische Deutung wenigstens vorläufig zu, im zweiten stößt das noch auf Schwierigkeiten.¹⁾ Das andere Experiment, das uns über die Wirkung der Kombination von Licht und Schwerkraft Auskunft geben soll, wurde in dem größeren Aquarium mit dem besonderen, oben (S. 368) beschriebenen Beleuchtungsapparat an gestellt. Ursprünglich waren sie angesetzt, um die Deutlichkeit der Ergebnisse auch in einer Umgebung zu zeigen, die den gewöhnlichen Verhältnissen der Tiere mehr entspricht als die flachen Versuchsschalen; in diesem Sinne erhielt ich nur eine Bestätigung meiner früheren Resultate. Für unsere letzte Frage kam neu hinzu, daß die negative Geotaxis von der positiven Phototaxis überwunden wird. (Hierzu verwendete ich die Bodenbeleuchtung.) Brachte man nämlich die Tiere auf den Boden des Aquariums, so krochen sie in kurzer Zeit an den Wänden hoch; erst dann schaltete ich die Beleuchtung ein; nach 4—5 Stunden fanden sich die normalen Tiere wieder am Boden des Aquariums vor, diesmal im Gebiete des beleuchteten Spaltes, dessen Helligkeit übrigens schwach genug war,

1) Dieselben Resultate wie die photische gibt auch die mechanische Reizung.

um sie nicht wieder von dort zu vertreiben, während die blinden Tiere stets an den Aquariumswänden sich vorfanden. Insofern müssen wir unseren vorhin geäußerten Satz dahin abändern, daß qualitativ gleiche Reize, gleichzeitig appliziert, in einem mechanisch echt deutbaren Sinne in bezug auf die Bewegungsrichtung interferieren; daß qualitativ ungleiche gleichzeitige Reizung, wenn sie zu beiden Teilen lokalisiert ist, eine mechanisch ebenfalls begreifliche Wirkung hat, während bei gleichzeitiger lokalisierter und totaler Reizung des Organismus der Erfolg der totalen Reizung zugunsten der Wirkung der lokalisierten unterdrückt wird. In diesem letzten Falle ist es durchaus erlaubt, die totale Reizung des Körpers nicht als echte Reizung aufzufassen, da die Schwerkraft einen dauernden Bestandteil der äußeren elementarenergetischen Situation im Sinne SEMON's¹⁾ bildet.

Diese Sätze sollen nur unsere Fälle allgemeiner formulieren, dürfen jedoch noch nicht den Anspruch vollständiger Geltung erheben, da andere Reizwirkungen chemischer oder thermischer Natur z. B. daraufhin nicht untersucht wurden.

Als Anhang zu diesen physiologischen Kapiteln möchte ich kurz etwas anmerken, was nach meinen Erfahrungen schon für die allgemeine Reizphysiologie der Seesterne Geltung behält. Eine ähnliche Beobachtung von JENNINGS in seiner erwähnten Arbeit konnte diese Ansicht bestätigen. Einmal nämlich hat jeglicher Reiz nur dann einen in Bewegungen sich äußernden Erfolg, wenn er längere Zeit wirkt; eine größere Stärke konnte diese Latenzzeit nicht merkbar verkürzen, wengleich hier genauere Messungen doch eine solche Zurückführung auf Reizmenge möglich machen könnten. Zum anderen ist eine weiter andauernde Reizwirkung für Stärke und Richtung der Bewegungsreaktionen unnötig, wenn diese einmal eingesetzt hat. Anders ausgedrückt: ist die Reizschwelle einmal überschritten, so wird die Bewegungsreaktion in dem Sinne und nur in diesem zu Ende geführt, in dem sie begonnen war. Ich will diese Erscheinung festhalten als „Phänomen des Beibehaltens der Startrichtung“.

Die biologische Deutung der beiden Leichtsinnesfunktionen von *Asterias rubens* und *Solaster papposus*.

Um ein einigermaßen abgeschlossenes Bild aus unseren Untersuchungen zu gewinnen, wollen wir versuchen, in den Funktionsplan

1) R. SEMON, Der Reizbegriff, in: Biol. Ctrbl., Vol. 30, 1910.

dieser beiden verschiedenen Photoreceptoren einzudringen. Eins können wir mit aller Bestimmtheit sagen: eine solche Augenfunktion hätte allein ebensowenig eine Bedeutung für das Tier wie ein solcher Hautlichtsinn ohne die Augenfunktion. Die Augen veranlassen auf jede Helligkeit hin, sofern sie überhaupt für das Tier recipierbar wird, eine Bewegung: es würde den größten Gefahren selbst ausgesetzt sein, wenn es über die Gebiete, in die es so hineingeraten ist, keine Kontrolle besäße. Einer solchen dient nun der Hautlichtsinn, der in dieser Ausgestaltung aber ohne Augen wiederum Torso bleiben müßte. Hilflos sind solche Tiere, wie unsere Versuche bewiesen, wenn sie, ihrer Augen beraubt, gleichzeitig von jeder Kunde bestimmter Veränderungen abgeschnitten sind, die sie nicht unmittelbar an sich selbst erfahren können. So muß eben ein blindes Tier in einem Gebiet verharren oder planlos umherirren, dessen optische Qualitäten für seine normalen Lebensprozesse auf die Dauer schädlich sind. Mit diesen Erörterungen wollte ich natürlich nur sagen, daß für *Asterias* und *Solaster* eine Lichtsinnesfunktion so notwendig ist wie die andere, weil eben nur beide zusammen eine harmonische Leistung vollbringen können; denn beide haben sich so spezialisiert, daß eine ohne die andere nicht auskommen kann. Nichts aber ist darüber ausgemacht, ob nicht bei gewissen Formen wohl die Augen allein oder die Haut allein zu Trägern des Lichtsinnes werden können; in jedem Falle müßten sie den ganzen Lichtsinn tragen. Inwieweit man die Besonderheit des Lichtsinnes der Augen, das Reagieren auf hell wie dunkel selbst wieder zu anderen Lebenserscheinungen, z. B. der Nahrungssuche, in Beziehung bringen könnte, ist in allen Punkten nicht ganz klar, da über die eigentliche Öcologie des Seesternes zu wenig Beobachtungen vorliegen. Zwei Angelegenheiten kann man aber mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit deuten; einmal wird das eigentümliche optimumlose Reagieren der Augen deshalb für die Tiere nicht sehr störend werden, weil in der Natur solche krassen Beleuchtungsgegensätze wie in unseren Versuchen zu den großen Seltenheiten gehören. Meistens hat die Umgebung eines sehr hellen oder dunklen Bezirkes doch eine merklich gemäßigte Helligkeit durch den allmählichen Abfall der Intensitäten, und das Tier kommt auf seiner Wanderung zu den Reizquellen auf diese Weise meistens in optimale Bezirke. Zweitens aber darf das Reagieren auf große Dunkelheiten deshalb nicht wundernehmen, weil ja viele Schalen der Muscheln, die der Seestern hauptsächlich frißt, eine dunkle, z. T. schwarze Färbung

besitzen; daß Dunkelheit und dunkle Färbung den gleichen Reiz für die Augen darstellen, bewiesen unsere Versuche. Hier löst sich also die Paradoxie auf, das nicht optimale Reagieren der Augen nach der „negativen“ Seite hin, steht offensichtlich im Dienst der Nahrungssuche.

Den Schluß unserer Ausführungen sollen einige vergleichende Hinweise auf physiologische Erscheinungen bei anderen Formen bilden, die vielleicht den gleichen Regeln unterliegen, wie wir sie hier beim Seestern aufstellen konnten. Ich erinnere da zuerst an die Ergebnisse von ROMANES u. EWART an Echiniden, die auf einen schmalen Lichtspalt zukrochen, wenn die Ocellarplatte oder wenigstens Teile von ihr erhalten waren; ja selbst noch die einzelnen Fünftel des Tieres wiesen diese Bewegungen unter den gleichen Bedingungen auf. Obwohl man heute stark die optische Bedeutung dieser Ocellarpunkte bei den Echiniden auf Grund ihrer schwachen histologischen Ausbildung in Frage gezogen hat, scheinen doch die Resultate dieser gewissenhaften Forscher sehr dafür zu sprechen. Durch die Untersuchungen v. ÜXKÜLL'S¹⁾ sind wir andererseits in hohem Maße über die Natur und die Grundlage des Hautlichtsinnes bei diesen Formen unterrichtet; wenn dieser auch sich stark in seinem Gepräge von dem der Seesterne unterscheidet, so ist es doch wahrscheinlich, daß sich ähnliche Beziehungen zwischen den beiden optischen Funktionen finden lassen wie in unseren Fällen. Ebenfalls ist noch Nachdruck auf die Resultate HESSE'S²⁾ zu legen, der bei Planarien einen von den Augen unabhängigen Hautlichtsinn feststellte, ihre Funktion dagegen nicht ermitteln konnte. Bei Lumbriciden entdeckte derselbe Forscher einen ebenfalls ziemlich differenzierten photischen Sinn der Haut, den er mit gewissen Zellformen der Epidermis zu verknüpfen sucht; auch hier kann man für die Seesterne an die Epidermiszellen von HAMANN erinnert werden, die sich leicht als Substrat des Lichtsinns auffassen ließen. Alles in allem erscheint hier für eine vergleichende Untersuchung dieser von uns aufgefundenen Erscheinungen ein großes, wenig durchforschtes Gebiet vorzuliegen.

1) v. ÜXKÜLL, Vergleichende sinnesphysiologische Untersuchungen. II. Der Schatten als Reiz für *Centrostephanus longispinus*, in: *Ztschr. Biol.*, Vol. 34; ferner *ibid.*, Vol. 40 (N. F., Vol. 22).

2) R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 61 u. 62.

Zusammenfassung.

1. Bei *Asterias rubens* und *Solaster papposus* besteht die Funktion der Augen darin, jede ferne Helligkeit von beliebiger Intensität positiver wie negativer Art gegenüber der jeweiligen Beleuchtungsstärke des Umgebungsfeldes des Tieres, also Lichter wie Schatten, zu recipieren; eine Icono- oder Motoreception ist nicht vorhanden. Wichtig ist, daß für die Augen ein Optimum nicht existiert.

2. Die genannten Formen besitzen einen zweiten Lichtsinn in der Funktion der Haut. Die Haut vermag nur auf direkte Beleuchtung wie Beschattung zu reagieren, dagegen nicht auf ferne Helligkeiten. Die Haut besitzt im Gegensatz zu den Augen eine absolute Optimumzone. Sie ist nicht imstande, auf bestimmt lokalisierte Reize Bewegungen in einem fest darauf bezogenen Sinne zu veranlassen.

3. Die beiden Lichtsinnesfunktionen der betreffenden Formen sind funktionell voneinander getrennt. Vielleicht besteht zwischen beiden insofern eine Abhängigkeit, als nach stärkerer Reizung der Haut für kleine Zeiträume eine Hemmung derjenigen Bewegungen zu bemerken ist, die durch die Augen normaliter veranlaßt werden, und zwar nur dann, wenn sich das Tier in seinem Optimum befindet. Umgekehrt besteht eine Hemmung des Hautlichtsinnes durch stärkere Reizung der Augen in demselben Sinne nicht.

4. Die Augen bilden untereinander keine physiologische Einheit.

5. Gleichzeitige lokalisierte Reize haben (ohne Rücksicht auf ihre Qualität) wohl stets eine mechanisch verständliche Wirkung; bei gleichzeitiger lokaler und totaler Reizung (durch Schwerkraft) wird der Erfolg der letzteren zugunsten der Wirkung der lokalen Reizung überwunden; total wirkende Reize, die nicht zu der normalen äußeren elementarenergetischen Situation des Tieres gehören, sind darauf nicht untersucht.

6. Hat bei den genannten Seesternen ein Reiz seine Schwelle überschritten, so wird die Bewegungsreaktion ohne Rücksicht auf Reizänderungen in dem Sinne zu Ende geführt, in dem sie von dem Tier begonnen war. Dies ist das „Prinzip des Beibehaltens der Startrichtung“.

Diese Untersuchungen werden, wie ich hoffe, in nicht zu ferner Zeit fortgesetzt und vor allen Dingen durch vergleichende Studien an anderen Formen erweitert werden.

Herrn Dr. v. BUDDENBROCK in Heidelberg danke ich herzlich für das lebhafteste tätige Interesse, das er dieser Arbeit entgegengebracht hat. Ebenfalls sage ich Herrn Dr. HAGMEIER in Helgoland für sein freundliches Entgegenkommen meinen besten Dank.

Heidelberg, Zoologisches Institut, im November 1912.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Neue Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes.

Von

C. Hess (München).

Mit 9 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Untersuchungen über das sogenannte Hochzeitskleid bei Süßwasserfischen	387
II. Über einen angeblichen Nachweis von Farbensinn bei der Ellritze	401
III. Beobachtungen an jungen Aalen	418
IV. Untersuchungen über den Lichtsinn der Larven von <i>Culex nemorosus</i>	422
V. Beobachtungen über den Lichtsinn bei Cölenteraten	436
VI. Zusammenfassung	439

I. Untersuchungen über das sogenannte Hochzeitskleid bei Süßwasserfischen.

Von einem Teile der Zoologen und von vielen Laien wird bekanntlich angenommen, daß die bunte Färbung, die manche Fische zeigen, als eine „auf das Auge berechnete“ Schmuckfarbe aufzufassen sei. Ich habe früher wiederholt ¹⁾ darauf hingewiesen, daß bei

1) C. HESS, Untersuchungen zur Frage nach dem Vorkommen von Farbensinn bei Fischen, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Physiol., p. 644 und Vergl. Physiologie des Gesichtssinnes, Jena 1912, p. 65.

einer derartigen Annahme wesentlichen physikalischen und physiologischen Umständen nicht genügend Rechnung getragen ist, und hob hervor, von wie großem Interesse es sein dürfte, die Frage nach der Färbung der Fische aus den von mir entwickelten Gesichtspunkten systematisch in Angriff zu nehmen. Dieser Anregung hat v. FRISCH Folge gegeben; seine Darstellung bringt aber schon durch zahlreiche fehlerhafte Angaben ein so unzutreffendes Bild von den tatsächlichen Verhältnissen, daß eine eingehendere Erörterung der Frage an Hand der von mir in neuen Beobachtungsreihen erhobenen Befunde geboten erscheint.

Die Annahme, daß die gelbroten und roten Färbungen, welche bei manchen Süßwasserfischen zur Laichzeit am Bauche auftreten, ein auf das Auge berechnetes „Hochzeitskleid“ darstellen, gründet sich auf drei Voraussetzungen, die wir im Folgenden kurz als psychologische, die physikalische und die physiologische unterscheiden wollen. Wenn auch nur eine von diesen nicht erfüllt ist, verliert jene Annahme ihre Berechtigung. Bisher ist allein die psychologische Voraussetzung von einigen wenigen Zoologen in den Kreis der Betrachtung gezogen worden, zuerst von DARWIN selbst, der schrieb: „Wenn wir annehmen dürfen, daß die Weibchen die Fähigkeit haben, eine Wahl auszuüben und die schöner verzierten Männchen zu wählen“ usw. Die Berechtigung zu einer solcher Annahme wird von den Zoologen durchaus nicht allgemein anerkannt; schrieb doch z. B. noch kürzlich R. HESSE (1910), es sei „sehr zweifelhaft“, ob bei den Fischen das Weibchen eine Wahl ausübt. In weniger wissenschaftlichen Darstellungen wird dagegen diese Annahme einer Wahl von seiten der Weibchen ohne weitere Prüfung als selbstverständlich hingestellt. v. FRISCH schreibt: „Wozu der Aufwand vor einer farbenblinden Geliebten?“ und meint, das Hochzeitskleid habe „keinen Sinn“, wenn die Fische farbenblind seien.

Die beiden anderen oben erwähnten Voraussetzungen sind früher überhaupt nicht Gegenstand der Erörterung gewesen.

Als die physiologische bezeichne ich die Annahme, daß die Fische einen dem unserigen vergleichbaren Farbensinn haben müßten; man hat bisher als selbstverständlich betrachtet, daß dem so sei. Daß alle früheren Versuche, einen Farbensinn bei Fischen nachzuweisen, der wissenschaftlichen Grundlage entbehren, habe ich schon in meinen ersten einschlägigen Arbeiten eingehend dargetan.

Die dritte Voraussetzung ist vorwiegend physikalischer Natur und nimmt an, daß die Farben, die wir an den Fischen bei Be-

trachtung in Luft wahrnehmen, in ähnlicher oder gleicher Weise von einem farbentüchtigen Auge auch dann wahrgenommen werden, wenn die Fische sich im Wasser in jenen Tiefen befinden, in welchen sie zu laichen pflegen. Obschon jedermann weiß, daß das Wasser nicht farblos ist, wurde merkwürdigerweise noch nie versucht, zu ermitteln, wie das sogenannte Hochzeitskleid der Fische in verschiedenen Tiefen unter der Wasseroberfläche erscheint.

Die zahlreichen irrigen Angaben, die von Laien in der Farbenlehre über unsere Frage auch in den letzten Jahren veröffentlicht wurden, veranlassen mich, etwas eingehender, als ich es bisher für nötig gehalten hatte, zu erörtern, in welchen Farben bzw. Helligkeiten verschieden gefärbte Fische in verschiedenen Tiefen unter der Wasseroberfläche von einem farbentüchtigen Menschenauge gesehen werden können.

Es befinde sich die mattweiße Kugel *K* (Fig. A) etwa an einer 4 m tiefen Stelle eines Sees ca. 2 m unter der Oberfläche.

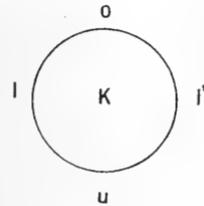


Fig. A.

Das Element *o* der Kugel erhält die größten Lichtmengen gerade von oben, die Färbung dieser Stelle wird also verhältnismäßig am wenigsten von jener der Kugel in Luft verschieden sein, denn die von oben einfallenden Strahlen haben nur eine Wasserschicht von 2 m zu durchsetzen, und die Lichtmengen, die, in der seitlichen Umgebung an den Wasserteilchen diffus zurückgeworfen, zu dem Element *o* gelangen, sind den von oben einfallenden Lichtmengen gegenüber verhältnismäßig klein. Auf das Element *l* können senkrecht von oben keine Strahlen fallen; von den schräg oben aus der Luft auf die Wasseroberfläche treffenden Strahlen gelangt, da sie an letzterer zum Teile zurückgeworfen werden, nur ein Bruchteil nach *l*. So wird z. B. von Strahlen, die unter einem Winkel von 80° auf die Wasseroberfläche gelangen, $\frac{1}{3}$ zurückgeworfen, und nur $\frac{2}{3}$ derselben gelangen, durch die entsprechende Wasserschicht etwas gefärbt, nach *l*. Dagegen ist die Menge des von den näheren und entfernteren Wasserteilchen in der Umgebung der Kugel diffus zurückgeworfenen Lichtes, die nach *l* gelangt, für diesen Teil der Kugeloberfläche entsprechend größer. Da dieses Licht im allgemeinen durch größere Wasserschichten gegangen ist, bevor es nach *l* gelangt, ist es entsprechend stärker gefärbt. Von den beträchtlichen Helligkeits- und Färbungsunterschieden zwischen *o* und *l* unter

solchen Verhältnissen kann man sich schon eine gewisse Vorstellung machen, indem man in einem klaren See z. B. eine mattweiße Fläche abwechselnd horizontal und vertikal ca. $\frac{1}{2}$ —1 m unter den Wasserspiegel hält: die horizontal gehaltene Fläche erscheint verhältnismäßig schwach gefärbt und hell, die vertikal gehaltene deutlich weniger hell und, je nach dem Grade der Wasserfarbe, mehr oder weniger stark blau bis blaugrün gefärbt.

Das Element *u* der Kugel erhält gar kein Licht von oben und verhältnismäßig wenig Licht aus der seitlichen Umgebung. Es wird hauptsächlich nur von jenem verhältnismäßig kleinen Bruchteile des Tageslichtes getroffen, das vom Grunde des Sees und von den unteren Wasserschichten diffus nach oben zurückgeworfen wird. Besteht der Boden des Sees aus angenähert farblos grauem Grunde, so wird von den auffallenden Strahlen ein ansehnlicher Teil absorbiert, um so mehr, je dunkler grau der Grund ist. Die Stelle *u* der Kugel wird also stets die verhältnismäßig am schwächsten beleuchtete sein, und da in unserem Beispiele die vom Boden zurückgeworfenen Strahlen des Tageslichtes, bevor sie nach *u* gelangen, eine Wasserschicht von mindestens 6 m Dicke durchsetzen müssen, wird das dorthin gelangende Licht schon ziemlich ausgesprochen blau bis blaugrün gefärbt sein. Ein in der Umgebung von *u* befindliches farbentüchtiges Auge wird wegen der verhältnismäßig geringen hier herrschenden Beleuchtungsstärke entsprechend dunkeladaptiert sein und sieht also die nach unten gerichteten Partien der in Luft weißen Kugel in einem entsprechend mit Grau verhüllten, mehr oder weniger dunklen Blaugrün.¹⁾

1) Selbst in einer gewöhnlichen, weiß emaillierten, etwa 1 m hoch mit klarem Leitungswasser gefüllten Badewanne kann man wenigstens einen Teil der hier erörterten Erscheinungen schon bis zu einem gewissen Grade zur Anschauung bringen. Die große Verschiedenheit der Färbung einer in Wasser von oben bzw. unten her bestrahlten Fläche zeigt z. B. der folgende Versuch: Man halte seine Hand etwa einige cm unter der Wasseroberfläche horizontal so, daß der Rücken nach oben, die Fläche nach unten sieht; in einem in passender Weise schräg ins Wasser gehaltenen Spiegel kann man nun leicht Rücken und Fläche der Hand nebeneinander sehen; ersterer erscheint angenähert in seiner „normalen“ rötlichen Farbe, letztere graugrün und wesentlich weniger hell. Stellt man den gleichen Versuch in einem See an, wo von unten viel geringere Lichtmengen kommen, die aber viel stärker gefärbt sind, so ist der Unterschied in der Färbung von Handrücken und Handfläche natürlich ein viel größerer. Sehr belehrend ist es auch, statt der Hand einen weißen Karton wagrecht

Nehmen wir statt der weißen eine frei rote Kugel, so wird diese in der Umgebung von o für ein in der Nachbarschaft befindliches Auge relativ am hellsten und am freiesten („gesättigtesten“) rot erscheinen. In der Umgebung von l erscheint das Rot schon deutlich dunkler und mehr mit Grau verhüllt; für ein in der Umgebung von u befindliches normales Auge werden die Partien um u in einem noch dunkleren und noch viel weniger gesättigten, d. h. mehr mit Grau verhüllten Rot oder aber farblos grau erscheinen.

Die hier zu besprechenden Süßwasserfische zeigen in der Regel vorwiegend an der dem Punkte u entsprechenden Stelle, nämlich an den Wurzeln der Bauchflossen bzw. am Bauche, die Rotfärbung, also gerade an jenen Körperstellen, wo die physikalischen Bedingungen für die Wahrnehmung des Rot im Wasser die allerungünstigsten sind.

Wenn man eine Rückenflosse rot gefärbt findet, so ließe sich vom physikalischen Standpunkte wenigstens dann das Rot als Schmuckfarbe ansehen, wenn es sich um Fische handelt, die in weniger als etwa 6—8 m Tiefe laichen. Dagegen muß die Deutung des Rot an den Bauchflossen als einer Schmuckfarbe schon aus den eben besprochenen Gründen schwerwiegenden Bedenken begegnen, und es ist nicht einzusehen, welche Umstände zur Entstehung einer so ausnehmend unzweckmäßigen Bildung geführt haben sollten.

Nach dem bisher Dargelegten bestand immer noch die Möglichkeit, daß die fragliche rote oder gelbrote Färbung von Bauch und Bauchflossen wenigstens innerhalb gewisser Grenzen bei nahe an der Oberfläche laichenden Fischen von einem farbentüchtigen Menschenauge noch als Farbe wahrgenommen werden könnte, wenn diese auch mehr oder weniger stark mit Grau verhüllt erscheinen müßte; in welchem Umfange hier das Rot noch als Farbe gesehen werden kann, läßt sich nur auf dem Wege der direkten Beobachtung genügend entscheiden. Zur Untersuchung dieser Frage stellte ich mir u. a. folgende Vorrichtungen her.

Eine rechteckige, ca. 12 cm breite, 25 cm hohe Metallfläche R (vgl. Schema Fig. B) ist an ihrer Vorderseite mit leuchtend roter, an der

dicht unter die Wasseroberfläche zu halten; die nach oben gerichtete Kartonfläche erscheint angenähert weiß, die nach unten gerichtete schön blaugrün und wesentlich weniger hell als die obere.

Rückseite mit schwarzer Farbe gestrichen, das Rot ist wesentlich freier („gesättigter“) als das gesättigteste Rot in den von GROTE, VOGT u. HOFER (s. u.) gegebenen Abbildungen der Hochzeitskleider der Süßwasserfische. Mittels eines Gelenkes (G) ist die Scheibe an zwei horizontalen Stäben (H) befestigt und kann zu diesen angenähert senkrecht oder, wie in der Figur gezeichnet, unter mehr oder weniger

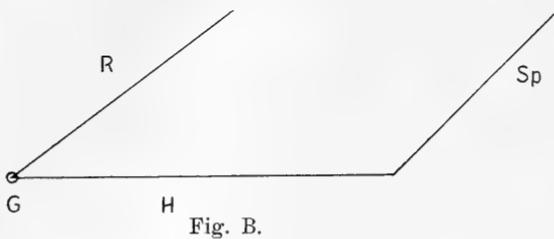


Fig. B.

spitzem Winkel zu ihnen gestellt werden. Bei anderen Versuchen benutzte ich statt der ebenen Fläche R eine mehr oder weniger stark (konvex oder konkav) gewölbte Fläche. Am anderen Ende der Stäbe H , ca. 20 bis 30 cm von R entfernt, ist unter einem Winkel von 45° zur Horizontalen der aus farblosem Glase hergestellte Spiegel Sp angebracht. Am oberen Rande des Spiegels und der roten Fläche befindet sich je eine kleine Öse zur Aufnahme eines dünnen Drahtes; die beiden Drähte laufen nach oben in einen zusammen, dessen Länge ca. 5 m beträgt. Versenkt man die Vorrichtung in einen See, so kann der von oben in den Spiegel sehende Beobachter die Farbe der Fläche R bei verschiedenen Neigungen derselben zur Vertikalen und bei verschiedenen Stellungen zum einfallenden Sonnenlichte leicht beobachten.

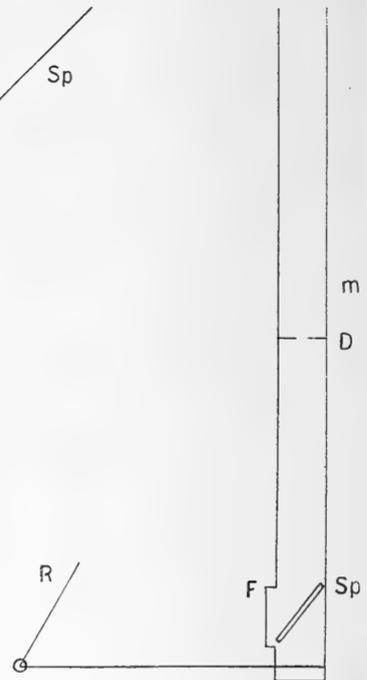


Fig. C.

Da bei dieser Vorrichtung die von Sp zurückgeworfenen Strahlen nochmals die über diesem befindlichen Wasserschichten durchsetzen müssen, bevor sie zum Auge des Beobachters gelangen, was ich für gewisse Fälle zu vermeiden wünschte, konstruierte ich noch den in Fig. C schematisch wiedergegebenen Apparat. Am unteren Ende

eines 4 m langen Messingrohres¹⁾ *M* ist seitlich ein mit einer Glasplatte verschlossenes rundes Fenster *F* von ca. 4 cm Durchmesser angebracht. Diesem gegenüber befindet sich im Innern des Rohres unter einem Winkel von 45° der Spiegel *Sp*, über ihm ein kleines Diaphragma *D*. Mittels eines am unteren Rohrende senkrecht zu dessen Achse befestigten Stabes ist, ca. 20 cm von ihm entfernt, die frei rot gestrichene Fläche *R* angebracht, deren Neigungswinkel wieder innerhalb gewisser Grenzen variiert werden kann. Hielt ich das Rohr *M* senkrecht nach unten ins Wasser und blickte von oben durch ein passendes Diaphragma am oberen Rohrende, so war wieder im Spiegel die Fläche *R* sichtbar, und es war leicht, deren Färbung in verschiedenen Tiefen und bei verschiedener Neigung zum einfallenden Lichte zu verfolgen; war z. B. die Fläche etwas stärker geneigt, als in der Abbildung gezeichnet ist, und hielt ich das Rohr *M* nicht vertikal, sondern schräg ins Wasser, so war die Fläche annähernd gerade nach unten gerichtet usw.

Da v. FRISCH²⁾ u. a. das Verhalten der Saiblinge am Südufer des Schliersees erörtert, die hier Ende November und bis in den Dezember hinein laichen³⁾, nahm ich einen Teil meiner Untersuchungen eben dort an einem sonnigen Dezembertage zwischen 11 und 12 Uhr vormittags vor; die Apparate wurden vom Kahne aus zunächst bis in Tiefen von 3 und 4 m versenkt, meist an solchen Stellen, wo der See nicht viel tiefer war, so daß also das von dem vorwiegend aus grauen Steinen gebildeten Grunde zurückgeworfene Licht noch zur Beleuchtung der nach unten gerichteten roten Flächen beitragen konnte. Die Versuchsanordnung war also in jeder Hinsicht der Wahrnehmung einer etwaigen roten Färbung besonders günstig.

Die Ergebnisse waren kurz folgende: Befand sich die erste oben beschriebene Vorrichtung ca. 3 m unter der Oberfläche und war die

1) Das Rohr bestand aus 4 je 1 m langen Teilen, die wie ein Fernrohr ineinandergeschoben werden konnten.

2) v. FRISCH, Über farbige Anpassung bei Fischen, in: Zool. Jahrb., Vol. 32, Physiol., p. 171.

3) Über die Schlierseesaiblinge erfuhr ich von dortigen Fachleuten, daß eine erst vor einiger Zeit angesiedelte Art dicht am Ufer in einer Tiefe von nur 1 m laiche, eine andere, länger dort ansässige Art in mindestens 7—8 m Tiefe. Bei dieser letzteren, uns hier in erster Linie beschäftigenden Art färben sich etwa im September die Bauchflossen der Männchen rot, das Laichen erfolgt bis in den Dezember hinein; noch im April findet man Männchen mit roten Bauchflossen.

rote Fläche unter einem Winkel von etwa 45° schräg nach unten gerichtet, so war im Spiegel nur ein schmutziges Braungrau sichtbar, das sich kaum merklich vom Grunde abhob; stand die Fläche so, daß sie voll von den am hell beleuchteten, schräg abfallenden Seeboden zurückgeworfenen Sonnenstrahlen getroffen wurde, so erschien sie heller und mehr gelbgrau, in den anderen Stellungen mehr bräunlichgrau. Bei Versuchen mit der zweiten Vorrichtung war in 3—4 m Tiefe von der schräg nach unten gerichteten Fläche *R* in dem Rohrspiegel meist nur ein bräunliches bis gelbliches Grau zu sehen; wenn die farbige Fläche besonders günstig zum einfallenden Sonnenlichte stand, so konnte ein schwach rötliches Graugelb wahrnehmbar werden. Hat man längere Zeit in der angegebenen Weise beobachtet, so ist man beim Aufziehen des Apparats immer aufs neue überrascht, die Fläche, die eben noch matt gelbgrau oder braungrau erschienen war, in Luft leuchtend rot zu sehen.

Entsprechende Versuche stellte ich mit ähnlichen Ergebnissen u. a. im Tegernsee und Starnbergersee an. Von verschiedenen einschlägigen Beobachtungen waren insbesondere folgende von Interesse. Bei allmählichem Versenken der ersten Vorrichtung wurde für mich und andere Beobachter regelmäßig die im Spiegel gesehene Fläche unsichtbar bei einer Tiefe von etwas weniger als 4 m. Wurde nun der Apparat langsam heraufgezogen, so war bei ca. 3 m Tiefe für mich und andere Beobachter im Spiegel ein bräunliches bis gelbliches Grau sichtbar. Da für Beobachter, die wußten, daß es sich um eine in Luft rot erscheinende Fläche handelte, es schwierig sein konnte, anzugeben, ob das Braungrau bzw. Gelbgrau noch etwas ins Rötliche spielte oder nicht, zog ich verschiedentlich Personen zu, die nicht wußten, um was es sich handelte und den Apparat nicht gesehen hatten; nachdem ich diesen wieder so weit versenkt hatte, daß er unsichtbar war, wurden die Beobachter aufgefordert, anzugeben, wann sie bei allmählichem Heben des ersteren zuerst eine Farbe wahrnahmen. Sie gaben übereinstimmend bei einer Tiefe von etwa 3 m an, Braungrau oder Gelbgrau zu sehen, auf die Frage, ob das Gelb ins Rötliche gehe, antworteten sie mit Nein.

Aus allen diesen mannigfach variierten Versuchen ergibt sich Folgendes: Es ist ausgeschlossen, daß bei Fischen, die in Tiefen von mehr als 6—8 m laichen, eine an Bauch und Bauchflossen auftretende rote Färbung von den Artgenossen als Rot wahrgenommen werden kann. Bereits in Tiefen von nur 3—4 m erscheint eine in Luft leuchtend rote

Fläche, auch wenn sie nur schräg, nicht senkrecht, nach unten gerichtet ist, nicht mehr rot, sondern im allgemeinen nur braungrau bis gelbgrau, bei günstigster Beleuchtung schwach rötlich graugelb. Die in Luft gelblich-rot und viel weniger „gesättigt“ erscheinenden, fast gerade nach unten gerichteten Bauchflossen der Saiblinge usw. können daher in solchen Tiefen einem farbentüchtigen Auge unmöglich rot erscheinen.

Der Darstellung von GROTE, VOGT u. HOFER¹⁾ entnehme ich folgende Angabe: „Zu den Laichplätzen wählen die Saiblinge Stellen mit steinigem oder kiesigem Grunde in einer Tiefe von 20—80 m.“²⁾ Nach dem vorher Mitgeteilten brauche ich nicht zu wiederholen, daß von einer Wahrnehmung des Rot oder Gelb, das die Saiblinge besonders in der Laichzeit am Bauche zeigen, auch in Tiefen von nur 20 m nicht die Rede sein kann. Dieser Umstand allein beweist, daß diese Färbung keinesfalls als ein „auf das Auge berechnetes“ Hochzeitskleid aufzufassen ist.

Von besonderem Interesse ist Folgendes: v. FRISCH selbst gibt an, daß die Königsseesaiblinge in Tiefen von 60 m laichen; in dem VOGT-HOFER'schen Buche, das die Färbungen der Süßwasserfische Mitteleuropas in möglichster Naturtreue wiedergibt, ist der Königsseesaibling derjenige, der von allen Saiblingen weitaus die stärkste und ausgedehnteste Rötung am Bauche zeigt. Ja, es ist in dem ganzen Werke kein Fisch mit gleich starker Rotfärbung des Bauches zu finden wie der Königsseesaibling, der in einer Tiefe laicht, wo die Wahrnehmung von Rot, Orange oder Gelb völlig ausgeschlossen ist.

Als ich den Einfluß der Wasserfärbung auf das Aussehen der Fische zum ersten Male erörterte, schrieb ich unter anderem: „Wenn diese Tiere sich aber auch nur einige Meter unter der Wasseroberfläche befinden, müssen sie einem in der Nähe befindlichen farbentüchtigen Menschenauge in zum Teile wesentlich anderen Farben erscheinen, als an der Oberfläche.“ v. FRISCH meint nun, daß, wenn das Rot und Orange in 20 m Tiefe schon vollständig absorbiert sei, doch dort das Gelb noch zur Geltung kommen könne, das im Orange

1) GROTE, VOGT u. HOFER, Die Süßwasserfische von Mitteleuropa, Leipzig 1909.

2) v. FRISCH, der sich sonst vielfach auf das HOFER'sche Werk bezieht, gibt hier nach einer ihm mündlich gemachten Mitteilung an, die Saiblinge laichten in der Regel in einer Tiefe von 20—30 m.

des Saiblingbauches¹⁾ enthalten sei. Nach meinen oben mitgeteilten Versuchen bedarf diese Annahme keiner erneuten Widerlegung; wir wissen jetzt, daß schon in wesentlich geringeren Tiefen von der Wahrnehmung des in einem gelblichen Rot in Luft erkennbaren Gelb nicht mehr die Rede sein kann. v. FRISCH übersieht aber auch, daß er mit seiner Annahme sich den von mir entwickelten Anschauungen in dem wesentlichsten Punkte bereits anschließt. Denn selbst wenn das gelbliche Rot des Saiblingbauches in den fraglichen Tiefen noch als Gelb wahrgenommen werden könnte (was, wie wir sahen, nicht der Fall ist), so ließe sich doch dieses Rot nicht mehr als eine „auf das Auge berechnete“ Schmuckfarbe auffassen. Nach v. FRISCH würden unsere Fische sich rot färben, um gelb auszusehen.

v. FRISCH meint weiter, da die Saiblinge zum Laichen in 20—30 m aus sehr beträchtlich größeren Tiefen aufstiegen, seien ihre Augen „für rotes und gelbes Licht enorm ausgeruht und enorm empfindlich“. Danach müßten die Fische zum Laichen aus den großen Tiefen binnen wenigen Sekunden in jene mittleren Tiefen heraufeilen und die Weibchen dann hier ebenso in wenigen Sekunden die für sie am schönsten gefärbten Männchen auswählen. Denn es ist für das Menschenauge bekannt, daß die Adaptation an eine neue Lichtstärke und Belichtungsfarbe sich in der Hauptsache in den ersten Sekunden der Belichtungsänderung vollzieht und jedenfalls innerhalb weniger Minuten bereits in großem Umfange erfolgt ist. Nach meinen messenden Untersuchungen zeigen die adaptativen Änderungen im Fischauge im wesentlichen ähnliche Verhältnisse wie im menschlichen. Wenn also zwischen dem Aufsteigen der Fische aus den größeren Tiefen und dem Laichen in 20—30 m auch nur eine Zeit von wenigen Minuten liegt, so erledigen sich schon damit v. FRISCH'S Betrachtungen, ganz abgesehen davon, daß ihnen ein physikalischer Irrtum zugrunde liegt. Tatsächlich aber beträgt die Zeit zwischen dem Aufsteigen der Saiblinge und dem Laichen etwa zwei Monate. Nach v. FRISCH müßte ein Saiblingweibchen, das im Dezember laicht, für Gelb „enorm empfindlich“ sein, weil es im Oktober oder November sich in größeren Tiefen aufgehalten hatte.²⁾

1) v. FRISCH spricht hier immer nur von einem „Orange“ des Saiblingbauches. In dem HOFER'schen Werke heißt es, daß der Saiblingbauch besonders in der Laichzeit „orangegelb oder tief rot“ wird, und auch der dort abgebildete Königsseesaibling zeigt nicht orangefarbigen, sondern (nur schwach gelblich) roten Bauch.

2) Solange die Fische sich in größeren Tiefen befinden, sind sie, wie ich schon früher auseinandersetzte, infolge der hier schon beträchtlich geringeren Lichtstärke entsprechend dunkeladaptiert, und auch aus diesem Grunde wären, wenn der jenen größeren Tiefen entsprechende Adaptationszustand nach dem Aufsteigen so lange vorhielte, wie v. FRISCH irrtümlich

Seine irrige Meinung, daß in 20 m Tiefe das Rot des Saiblingbauches noch als Gelb wahrgenommen werden könne, glaubt der Autor durch die Angabe stützen zu können, es sei von BERTEL neuerdings „die Absorption der Farben in verschiedenen Meerestiefen mit einer exakten Methode bestimmt worden“. Auch dies ist unrichtig. Über eine Absorption von Farben erfahren wir aus BERTEL'S Arbeit überhaupt nichts, denn es wird in ihr lediglich die photographische Wirksamkeit von Strahlen verschiedener Wellenlängen in verschiedenen Tiefen ermittelt. Die vorläufige Mitteilung BERTEL'S (1911), auf die v. FRISCH sich bezieht, bringt einige Angaben über die Ausdehnung, in welcher bei gewissen Spaltbreiten seines Spektrographen und gewissen Expositionszeiten die von ihm benutzten, ins Meer versenkten photographischen Platten Schwärzung zeigten. Es ergab sich u. a., daß die dem Rot entsprechenden Strahlen des Spektrums „sehr rasch, schon in der Tiefe von 5 oder 10 m“ absorbiert sind, die dem Orange entsprechenden Strahlen riefen bei 20 m Tiefe nicht mehr eine merkliche Schwärzung der benutzten Platten hervor usw. Für uns handelt es sich aber allein um die Frage, innerhalb welcher Tiefen die in Betracht kommenden Strahlungen in einem normalen Menschaugenauge noch ähnliche farbige Wahrnehmungen zu vermitteln vermögen wie unter den gewöhnlichen Verhältnissen in Luft. Über diese Frage geben BERTEL'S Untersuchungen keinen Aufschluß. Wir begegnen hier wieder dem alten, oft erörterten Fehler nicht genügender Unterscheidung zwischen photographischer und physiologischer Strahlenwirkung. Weiter übersieht v. FRISCH, daß für die vorliegende Frage die Richtung des einfallenden Lichtes von einschneidender Bedeutung sein muß: Ist die Öffnung des photographischen Apparats gerade nach unten gerichtet, so kann das zur Platte gelangende Licht aus wesentlich anderen Strahlengruppen zusammengesetzt sein als bei aufwärts gerichtetem Apparate. In wie großem Umfange solches oft der Fall ist, geht schon aus meinen oben (S. 390) mitgeteilten Beobachtungen hervor.

v. FRISCH schreibt u. a., daß alle jene Fischarten, die in größerer Tiefe laichen, wo rote und gelbe Farben wegen der starken Absorption nicht mehr zur Geltung kommen könnten, eines bunten Hochzeitskleides entbehren und daß die fragliche Farbenpracht gerade

annimmt, die Bedingungen für die Wahrnehmung von Farben entsprechend ungünstiger, da letztere mit zunehmender Dunkeladaptation immer mehr mit Weiß oder Grau verhüllt erscheinen.

für jene Fische charakteristisch sei, die im Seichten laichen, wo die Bedingungen dafür gegeben seien, daß die Farbenpracht auch wahrgenommen werde.

Auch diese These erledigt sich durch den Nachweis (s. o.), daß unter allen in dem HOFER'schen Werke abgebildeten Süßwasserfischen Mitteleuropas die lebhafteste Rotfärbung bei einer Art gefunden wird, die in 60 m Tiefe laicht, wo Rot und Gelb gar nicht gesehen werden kann. Damit entfällt aber auch die Berechtigung, eine bei anderen Fischarten zur Laichzeit auftretende Färbung ohne weiteres als Schmuckfarbe zu bezeichnen und gar die übliche Annahme eines Farbensinnes bei Fischen durch den Hinweis auf eine solche zu stützen.

Bei Besprechung der bekannten Tatsache, daß manche Tiefseefische farbig sind, schreibt v. FRISCH, „dass ein einheitliches farbiges Kleid für die Natur nicht kostspieliger herzustellen ist als ein einheitliches schwarzes, dass man also im Dunkeln beide mit gleicher Wahrscheinlichkeit erwarten könnte“. Der Autor hat wohl übersehen, daß er mit dieser Heranziehung der „Kostspieligkeit“ seinen ganzen Betrachtungen den Boden entzieht: denn wenn die fragliche Herstellung roter Pigmente am ganzen Körper der Tiefseefische für die Natur nicht „kostspieliger“ ist als die schwarzer, so dürfte doch wohl auch das Pigment an Bauch und Flossenwurzeln der Saiblinge in Rot nicht „kostspieliger“ herzustellen sein als in Schwarz; dann aber muß man nach v. FRISCH auch hier beide Farben „mit gleicher Wahrscheinlichkeit erwarten“ können, und es läßt sich nicht mehr von einer auf das Auge berechneten Schmuckfarbe sprechen.

Auch das Verhalten exotischer Zierfische in Aquarien glaubt v. FRISCH zur Stütze seiner Meinung heranziehen zu können. Er schreibt: „Ganz kurz sei hier auch auf die zahlreichen exotischen Süßwasserfische hingewiesen, die heutzutage wegen ihrer Schönheit und wegen der Leichtigkeit, mit der sie in der Gefangenschaft zur Fortpflanzung zu bringen sind, von so vielen Liebhabern in Aquarien gehalten werden. Sie laichen bei Tage und entfalten dabei in auffälliger Weise ihre Farbenpracht vor den Augen des Weibchens“. Es genügt, diesen Angaben die folgenden Worte von HESSE (1910) gegenüberzustellen: im Anschluß an seine Angabe, daß es sehr zweifelhaft sei, ob bei den Fischen eine Wahl von seiten des Weibchens stattfinde, schreibt er: „Im Gegenteil wurde bei den prächtig gefärbten und mit verlängerten Flossen ausgestatteten Männchen von *Polyacanthus* im Aquarium beobachtet, dass er das Weibchen aussucht und ihm nicht genehme Weibchen jagt, beisst und selbst tötet.“

KAEMMERER hatte (1907) bei Flußbarschen in einem großen Zuchtbecken, das „beinahe den natürlichen Verhältnissen gleich kam“, die in-

interessante Beobachtung gemacht, daß diese Fische trotz ihres prachtvollen Hochzeitskleides nur bei Nacht laichen; er schloß daraus, daß die bunten Farben nicht als Lockmittel für die Weibchen angesehen werden können. v. FRISCH bemühte sich bei Erörterung dieses Falles, auch etwas über das Verhalten der Barsche unter natürlichen Verhältnissen zu ermitteln, und erfuhr von einem Fischermeister, daß die Chiemseebarsche in 3—4 m Tiefe sowohl bei Tage wie bei Nacht laichen. Bei den Zierfischen trägt er aber kein Bedenken, ihr angebliches Verhalten in den Aquarien als Stütze für seine Ansicht anzuführen, ohne zu prüfen, ob auch unter den natürlichen Bedingungen die Annahme einer Schmuckfarbe genügend gerechtfertigt ist. (HESSE selbst betont, daß es immerhin die Frage sei, ob die Verhältnisse in der Gefangenschaft jenen in der Natur entsprechen.)

Seine Annahme, daß die intensiven Farben, die manche Fische zur Laichzeit zeigen, „auf das Auge berechnet“ seien, sucht v. FRISCH überraschenderweise auch durch Hinweis auf den Aal zu stützen; er bezeichnet die einschlägigen Verhältnisse als „besonders lehrreich“. Er zitiert zunächst die Angaben der Ichthyologen, daß der Aal, wenn er sich zur Hochzeitsreise in die Tiefe des Ozeans anschickt, „ein Hochzeitskleid“ anlege. „Sein Rücken und seine Brustflossen färben sich tiefdunkel, und die bis dahin gelbe Bauchseite verfärbt sich in intensives Weiß.“ An anderer Stelle schreibt er, das Hochzeitskleid des Aales bestehe darin, „dass sein Rücken tief-schwarz, sein Bauch und seine Flanken rein weiss werden, so wird der Contrast zwischen Rücken und Flanken gewaltig gesteigert, während doch gelbe Flanken in der Tiefe des Meeres nicht anders als grau erscheinen könnten“.

v. FRISCH hätte wohl kein ungeeigneteres Beispiel zur Stütze seiner Ansicht von der Bedeutung der bunten Farben anderer Fische anführen können.

Die Laichplätze für die Aale liegen nach übereinstimmenden Untersuchungen, die in der Meerenge von Messina und an der westlichen Mündung des Ärmelkanals angestellt sind, in Tiefen von ca. 1000 m. Nach allen einschlägigen Beobachtungen, von welchen ich die wichtigeren in meiner vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes zusammengestellt habe¹⁾, ist ausgeschlossen, daß die sicht-

1) Hier genüge die Angabe, daß SORET bei Benutzung einer elektrischen Lampe, die er bei Nacht in die Rhone am Ausflusse aus dem Genfer See versenkte, in 67—83 m noch einen verwaschenen blassen Schein sehen konnte. Aus photographischen Aufnahmen mit 10 Minuten dauernder Exposition schlossen FOL u. SARASIN, daß das Tageslicht 170 m in das Wasser des Genfer Sees eindringe; spätere Versuche im mittelländischen Meere ergaben ihnen, daß das Tageslicht bis zu 350 m eindringe; HELLAND

baren Strahlen des Tageslichtes bis zu einer Tiefe von 1000 m dringen; ein „auf das Auge berechnetes“ „Hochzeitskleid“ an solchen Laichplätzen hätte also „keinen Sinn“. Aber selbst wenn geringe Mengen von den dem Blau oder Violett entsprechenden Strahlen bis zu den Laichplätzen der Aale gelangten, würden sie stets vorwiegend die schwarzen Rücken der letzteren treffen, hier absorbiert werden und somit für das Sehen nicht in Betracht kommen können. Die pigmentfreie Bauchseite der Aale aber ist vorwiegend nach unten gerichtet und somit der Erhellung durch von oben einfallende Strahlen entzogen. Schon der Umstand allein, daß die weißen Partien der Aalkörper sich an den am meisten vor Licht geschützten Stellen finden, zeigt eindringlich, daß sie nicht ein „auf das Auge berechneter“ Schmuck sein können.

Der mit den biologischen Verhältnissen der Pigmentverteilung in der Tierreihe Vertraute weiß, daß Pigmentierungen der Körperoberfläche, die, wie jene am Aalrücken, in erster Linie wohl als Schutzfärbungen aufzufassen sind, sich vorwiegend an den von Tageslicht getroffenen Stellen entwickeln, während der Belichtung entzogene Körperstellen vielfach wenig oder gar nicht pigmentiert sind. Die jugendlichen Aale zeigen (s. u. S. 421) an Bauch und Flanken schön hellgelbe Streifen, ein lehrreiches Beispiel dafür, daß lebhaftere Färbungen auch bei Fischen, die nahe der Oberfläche leben, aus anderen als sexuellen Ursachen vorkommen; denn die fraglichen jungen Aale lassen in den ersten Jahren ihres Lebens noch keinerlei geschlechtliche Differenzierung erkennen. Auch dieser Umstand muß, wie ich meine, eindringlich davor warnen, in dem Abblässen jener gelben Färbung beim Übergange in größere Tiefen ein auf das Auge berechnetes Hochzeitskleid zu sehen, auch wenn eine solche Auffassung nicht schon aus rein physikalischen Gründen unmöglich wäre. Unverständlich ist auch v. FRISCH'S Angabe, man sehe auch aus diesem Farbloswerden der früher gelb gewesenen Teile des Aalkörpers, „dass die intensiven Farben anderer Fische zur Laichzeit keine zufällige Begleiterscheinung, sondern auf das Auge berechnet sind“. —

HANSEN berichtet über Versuche mit photographischen Apparaten, die mit Farbfiltern versehen waren: „Nach den Versuchen ist wahrscheinlich, dass grosse Mengen von Strahlen von dem violetten Teile des Spektrums in 500 m Tiefe vorkommen, aber sehr wenige oder vielleicht beinahe keine Strahlen vom roten Teile. . . . Es konnte festgestellt werden, daß die chemisch aktiven Strahlen in der Sargasso See zu einer größeren Tiefe als 1000 m reichen.“

Schon diese wenigen Beispiele zeigen, zu welchen Fehlern es führt, wenn man die Frage nach der Färbung der Fische nicht nur ohne Rücksicht auf die tatsächlichen biologischen Verhältnisse, sondern auch ohne Kenntnis der Physik und Physiologie der Farben in Angriff nimmt.

Zur Widerlegung der Irrtümer v. FRISCH's wären meine hier mitgeteilten neuen Untersuchungen über die Färbung des Wassers nicht erforderlich gewesen. Aber es schien mir aus allgemein biologischen Gesichtspunkten nicht ohne Interesse, zu zeigen, wie sich verschiedene einschlägige Aufgaben ganz unabhängig von der Frage nach einem etwaigen Farbensinne der Fische lösen lassen, und auf rein physikalischem Wege den Nachweis zu führen, daß das sog. Hochzeitskleid der Süßwasserfische in den hier behandelten Fällen unmöglich als ein auf das Auge berechneter Schmuck aufgefaßt werden kann.

II. Über einen angeblichen Nachweis von Farbensinn bei der Ellritze.

Daß verschiedene Fische die Eigentümlichkeit haben, auf hellem Grunde hell, auf dunklem dunkel zu werden, und daß diese Veränderungen durch das Sehorgan vermittelt werden, ist seit den Versuchen von POUCHET (1871) allgemein bekannt. In den letzten Jahren machte ŠEĆEROV (1909) die Angabe, daß manche Fische sich auch in ihrer Farbe der Farbe des Grundes in ansehnlichem Umfange anzupassen vermöchten; eine derartige Anschauung wird heute insbesondere auch durch v. FRISCH vertreten und als Stütze für seine Annahme eines Farbensinnes bei Fischen aufgeführt.

ŠEĆEROV stellte (1909) Versuche über Farbenwechsel bei der Bartgrundel an, indem er solche durch mehrere Monate in „monochromatischem“ Lichte (farbige Glaslichter) hielt. Er fand unter anderem, daß die Tiere auf weißem Grunde hell, auf schwarzem dunkel, auf orange-farbigem allgemein orange getärbt wurden und sich an das Rot, Orange, Grün, Blau und Violett des Spektrums anzupassen vermögen.

v. FRISCH wiederholte (1911) die Versuche ŠEĆEROV's mit *Crenilabrus*, indem auch er die Fische wochenlang unter farbigen Gläsern hielt. Über das Verhalten der Tiere unter solchen Umständen liegen drei Mitteilungen von dem Autor vor; jede von ihnen bringt andere Angaben. In der ersten heißt es ganz allgemein, *Crenilabrus* (ohne Einschränkung auf eine oder einige Arten) werde in rotem Licht rötlich, in grünem grünlich. Diese Angabe wies ich als unrichtig nach. Im zweiten Aufsätze v. FRISCH's wird denn auch mitgeteilt, daß die meisten Arten von *Creni-*

labrus nicht das im ersten angegebene Verhalten zeigen; vielmehr zeigten sie entweder gar keine Farbänderung (*Crenilabrus massa*), oder aber die Mehrzahl von den Tieren zeigte keine Farbänderung oder wurde in grünem Lichte rötlich (*Crenilabrus ocellatus*); eine solche zur Belichtungsfarbe komplementäre Färbung gibt auch GAMBLE für *Crenilabrus melops* an. Nur für eine einzige von den Arten, die er untersuchte (*Crenilabrus roissali*) gibt v. FRISCH jetzt an, sie werde in rotem Lichte rötlich, in grünem grünlich, aber auch von den blinden Tieren dieser Art schienen unter je 5 Exemplaren 2 sich an Rot und Grün anzupassen, jedoch in weit geringerem Maße als die sehenden Tiere. Im dritten Aufsätze wieder wird angegeben, die im zweiten beschriebene scheinbar komplementäre Färbung von *Crenilabrus ocellatus* habe sich nicht bestätigt, vielmehr habe auch diese Art die Neigung, sich in ihrer Färbung der Beleuchtungsfarbe anzupassen, doch sei die Anpassung weniger vollkommen als bei *Crenilabrus roissali*. Während in der zweiten Mitteilung gesagt war, daß auch ein Teil der blinden *Crenilabrus roissali* Anpassung an die Farbe des Grundes zeige, heißt es in der dritten, bei geblendeten Tieren bleibe jede Spur einer Farbanpassung aus. *Crenilabrus roissali* passe sich in seiner Färbung nicht nur an rotes und grünes, sondern auch an gelbes und blaues Licht an, aber nur, wenn das Tier allseitig von farbigem Lichte bestrahlt werde; auf farbigen Grund reagiere es nicht.

Wenn zu den Fischen nur rotes Licht von mehr als 580μ kommt, wie es in v. FRISCH's Versuchen der Fall war, so können von ihrer Körperoberfläche natürlich auch nur diese langwelligen Strahlen zurückgeworfen werden, einerlei, welche Farbe diese Oberfläche bei Tageslicht zeigt. Ein Tier, das sich in rotem Lichte rot färbt, hat hiervon keinen besonderen Vorteil, denn ein farblos graues Tier kann in dem gleichen roten Lichte ebenso aussehen wie das stark rot gefärbte. Unter ihren natürlichen Verhältnissen leben die Fische selbstverständlich nie in solchem „monochromatischen“ Lichte (s. u.). Nach v. FRISCH käme also dem *Crenilabrus roissali* die Fähigkeit zu, unter Verhältnissen, die er nie kennen gelernt hat, eine Farbänderung einzugehen, deren er gar nicht bedarf.

Ähnliches gilt mutatis mutandis hinsichtlich des von v. FRISCH benutzten grünen Lichtes von $565-505 \mu$. In einem von solchem Lichte durchstrahlten Raume werden die verschiedenen Stellen der Körperoberfläche der Fische wiederum nur grün oder grau erscheinen können, einerlei, welche Farbe sie bei Betrachtung in Luft am Tageslichte zeigen, und es wäre wiederum ganz unnötig, daß die Fische sich in ihrer Farbe an dieses Grün anpassen, da ja auch bei Tageslicht grau erscheinende Stellen in diesem grünen Lichte genau so aussehen können wie die bei Tageslicht grün erscheinenden.

v. FRISCH betont selbst, er habe die Fische in „monochromatischem Lichte“ gehalten; schon der Name besagt ja, daß alles in einer Farbe erscheint. Eine Anpassung wäre also höchstens in der Helligkeit erforderlich, in der Farbe dagegen überflüssig.

Ob unter ihren natürlichen Lebensbedingungen die *Crenilabrus* sich an die Farbe ihrer Umgebung anpassen, hat v. FRISCH nicht untersucht.

Er begnügt sich mit der Äußerung, man könne sich gut vorstellen, wie dieser Fisch „sich im Freien in die Falten der grünen und roten Algen drückt und daselbst durch die grosse Vollkommenheit seiner Farbenanpassung trefflich geschützt ist“.

Wären die Belichtungsbedingungen hier jenen in seinen grünen und roten Bassins genügend ähnlich, so wäre nach dem Gesagten die Farbenanpassung für die Fische auch hier überflüssig. Tatsächlich sind aber die Belichtungsbedingungen unter natürlichen Verhältnissen wesentlich andere als in seinen Versuchen, und es wäre wohl vor allem festzustellen, ob auch unter so ganz anderen Umständen eine Farbenanpassung seiner Fische erfolgt; hat er doch selbst angegeben, daß bei *Crenilabrus*, die mehrere Tage bis Wochen auf gefärbtem monochromatischen Untergrund gehalten wurden, eine Farbenanpassung ausblieb, „wahrscheinlich, weil die verwendeten Strahlenfilter zu lichtschwach waren“. Das Rot der „roten“ Algen ist schon bei Betrachtung in Luft bekanntlich wenig „gesättigt“, ziemlich stark mit Grau verhüllt. In Wasser wird das Rot schon in geringer Entfernung von der Oberfläche infolge der Absorption der langwelligen Strahlen noch viel mehr mit Grau verhüllt, weiterhin ganz grau erscheinen. Von den langwelligen Strahlen, die etwa bis zur Oberfläche solcher Algenwälder gelangen, wird ein ansehnlicher Teil in den Algen selbst absorbiert, und also nur ein Teil durch letztere hindurchgelangen; zwischen ihnen wird somit nicht, wie es in den mit roten Gläsern umgebenen Behältern v. FRISCH's der Fall war, für ein farbentüchtiges Auge eine intensiv rote Beleuchtung herrschen; unter allen Umständen wird die Lichtstärke dort verhältnismäßig sehr gering sein. Ob das Licht überhaupt noch nennenswert rötlich erscheint, wäre erst durch geeignete Versuche festzustellen.

Da somit v. FRISCH auch hier seine Hypothesen über Fischfärbungen ohne Rücksicht auf die tatsächlichen biologischen Verhältnisse aufstellt, erscheint es zunächst noch nicht erforderlich, auf die voneinander so vielfach abweichenden Ergebnisse seiner verschiedenen Versuchsreihen weiter einzugehen; doch behalte ich mir erforderlichen Falles eine eingehendere Besprechung derselben vor.

Für seine Meinung, „die Farbenanpassung der *Crenilabren* ist ohne die Annahme eines Farbensinnes dieser Fische nicht verständlich“, bringt v. FRISCH keinen Beweis. Er meint, man könne diesen

Fischen einen Farbensinn zuerkennen, da er einen solchen für *Phoxinus* nachgewiesen habe; daher müssen wir auch seine Versuche über Farbensinn bei *Phoxinus* hier kurz besprechen. Von den Fehlern dieser Arbeit ist ein großer Teil auch für den mit den einschlägigen Verhältnissen nicht Vertrauten ohne weiteres ersichtlich; ich kann mich daher auf Erörterung einiger weniger Punkte von allgemeinerem Interesse beschränken.

Über die angebliche Anpassung der Pfrillen an die Farbe des Grundes macht der Autor verschiedene, einander vielfach widersprechende Angaben, von welchen ich hier nur die für die Farbensinnfrage wichtigeren kurz zusammenstelle.

In seiner ersten Mitteilung (1911) betonte der Autor, daß eine Expansion der gelben und roten Zellen auf gelbem Grunde auftrete, je nach der Übung des Tieres verschieden rasch, „aber früher oder später trat beim Gelbtier die Reaktion ein, während sie beim Grautier völlig ausbleibt“.

Als ich diese Versuche (zuerst im Herbst 1911) wiederholte, kam ich, wie bereits früher mitgeteilt, zu durchaus anderen Ergebnissen; ich fand niemals, daß Pfrillen, auch wenn sie 8 Stunden lang auf gelbem oder rotem Grunde gestanden hatten, eine deutlich mehr ins Gelbliche oder Rötliche gehende Färbung zeigten als jene, die ich auf grauem Grunde gehalten hatte. v. FRISCH macht denn auch in seiner zweiten Mitteilung wesentlich andere Angaben als in der ersten (s. u.). In seiner letzten Abhandlung aber heißt es wieder: „Weder der Anblick eines hell weißen noch eines tief schwarzen, noch eines grauen Untergrundes von jeder beliebigen Helligkeit veranlaßt den Fisch zur Expansion seiner gelben und roten Pigmentzellen; der Anblick eines gelben oder roten Untergrundes aber veranlaßt stets die Expansion der gelben und roten Pigmentzellen.“¹⁾ Die Unrichtigkeit dieser Angabe ergibt sich unter anderem schon aus der vorletzten Abhandlung des Autors selbst, in der er mitgeteilt hatte, daß Pfrillen auf rotem und auf gelbem Untergrund „jedemal durch Expansion der roten und gelben Pigmentzellen reagieren, oder nur der gelben, je nach der individuellen Veranlagung des Fisches“, und weiter „bei manchen Pfrillen unterbleibt die Rotfärbung, weil manchen Individuen die roten Pigmentzellen fehlen, anderen die Fähigkeit abgeht, sie zu expandieren. Im allgemeinen neigen die Weibchen weniger zur Expansion der roten Pigmentzellen als die Männchen, und sie fehlen bei ihnen häufiger“. Wieder an einer anderen Stelle heißt es, die Rotfärbung, von der er angab, das sie „stets“ erfolge, könne auch „ganz ausbleiben“.

Während angeblich weder der Anblick eines weißen, noch eines grauen, noch eines schwarzen Untergrundes den Fisch zur Expansion seiner roten

1) Der Autor meint, „unbefangene und vorurteilsfreie“ Leser würden nicht an einem Farbensinne der Pfrillen zweifeln, wenn er diese Angabe mache, deren Unrichtigkeit er selbst eingehend dargetan hat.

Pigmentzellen veranlassen soll, hat der Autor selbst Versuche beschrieben, in welchen Pfrillen „rote Bänche“ bekamen, wenn er sie auf schwarzes Papier setzte; ein Gleiches erfolgte auf violetterm und auf gelbgrünem, einmal auch auf grünem Grunde. Die Rotfärbung auf schwarzem, auf violetterm wie auf grünem Grunde wird als Folge „psychischer Erregung“ hingestellt, denn „bei der Pfrille genügt es, wenn man an den ihr gewohnten Verhältnissen ganz geringfügige Veränderungen vornimmt, um bei blinden Tieren ziemlich regelmässig, bei sehenden unter gewissen Umständen Expansion der roten Pigmentzellen hervorzurufen. Die Fische färben sich dann an gewissen, sonst weissen Stellen blutrot“.

In einer Arbeit schreibt v. FRISCH, daß die Anpassung an die Farbe der Umgebung „ausschliesslich durch den Gesichtssinn vermittelt wird“. In einer anderen Arbeit aus dem gleichen Jahre heisst es dagegen, daß die Pfrille auf das Versetzen in ungewohnte Verhältnisse in gleicher Weise reagiert wie auf gelben oder roten Untergrund. Wenn man die Tiere in Glasschalen auf die verschiedenen Unterlagen bringt, so ist dies doch wohl immer bis zu einem gewissen Grade ein „Versetzen in ungewohnte Verhältnisse“, und es ist nicht ersichtlich, wie auch nur einigermaßen zuverlässig entschieden werden kann, ob die nun etwa eintretende Expansion der roten Pigmentzellen Folge der „Anpassung“ an den Grund oder des „Versetzens in ungewohnte Verhältnisse“ ist. Zwar gibt v. FRISCH an, er habe „stets zunächst geprüft, ob die beiden ausgewählten Pfrillen auf psychische Erregung sowie auf Helligkeitsänderungen des Grundes in gleicher Weise reagierten, also auf dunklem Grunde untereinander gleich dunkel, auf hellem Grunde gleich hell wurden“. Er gibt aber nicht an, wie man prüfen kann, ob die Tiere auf „psychische Erregung“ allemal in gleicher Weise reagieren, da doch bei den gleichen Fischen psychische Erregung sowohl Kontraktion wie Expansion der Pigmentzellen soll auslösen können.

In seiner ersten einschlägigen Mitteilung gibt der Autor an, er möchte den Farbenwechsel, „soweit er eine Folge psychischer Erregung ist, aus dem Spiele lassen“. Aber in allen seinen Arbeiten spielt eben der durch „psychische Erregung“ bedingte Farbwechsel eine große, vielfach die ausschlaggebende Rolle. Wenn die Rotfärbung seiner Pfrillen auf rotem oder gelbem Grunde erfolgt, so soll dies „Anpassung“ und Folge einer Wahrnehmung des Grundes sein; wenn die gleiche Rotfärbung auf anderem als rotem oder gelbem Grunde erfolgt, so soll dies „psychische Erregung“ sein; in einer Versuchsreihe wird sogar das Rotwerden auf gelbem Grunde auf psychische Erregung zurückgeführt. Es ist somit ganz der Willkür des Beobachters überlassen, ob er eine jeweils eintretende Rotfärbung als durch die Augen vermittelte „Anpassung“ oder als „psychische Erregung“ auffassen will. In dem Augenblicke, in dem v. FRISCH den Farbenwechsel, „soweit er eine Folge psychischer Erregung ist“, aus dem Spiele läßt, wird seine ganze Hypothese über Farbensinn bei Pfrillen hinfällig, denn dann haben wir eben nur die Tatsache, daß eine Rotfärbung der Pfrillen nicht nur auf rotem und gelbem, sondern auch auf violetterm, schwarzem oder grünem Grunde erfolgen kann, und es läßt sich dann natürlich nicht mehr von einer durch die Augen vermittelten Anpassung an die rote oder gelbe Farbe des Grundes sprechen.

Solange man die „psychische Erregung“ eine so wesentliche Rolle beim Auftreten der Rotfärbung der Pfrille spielen lassen muß, ist von einer wissenschaftlichen Behandlung der einschlägigen Fragen in dem von dem Autor gewollten Sinne nicht die Rede.

Früher schrieb v. FRISCH, daß die Pfrille mit Hilfe ihrer Gesichtswahrnehmungen „sich der Farbe des Grundes sehr gut anzupassen versteht“, später dagegen heißt es: „die Pfrille besitzt in beschränktem Maße die Fähigkeit, sich an farbigen Grund in ihrer Färbung anzupassen, indem sie sich sowohl auf gelbem wie auf rotem Grunde an gewissen Körperstellen blutrot und am ganzen Rücken und den Flanken gelblich färbt . . ., an grünen, blauen und violetten Grund passen sich die Pfrillen nur in ihrer Helligkeit an“. In der gleichen Abhandlung, in der v. FRISCH die Expansion der roten Pigmentzellen auf gelbgrünem Grunde bei der Pfrille beschreibt, begegnen wir der Angabe, daß hier die Anpassung auf farbigem Grund an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig lasse! Im Juni 1912 schreibt er, daß die Ellritzen sich mit ihren gelben und roten Pigmentzellen an die Farbe von gelbem oder rotem Untergrund anpassen. Ende 1912, nachdem ich einen Teil der gegen seine Auffassung zu erhebenden Bedenken angedeutet hatte, sucht er die Bedeutung dieser roten Zellen „lediglich darin, dass sie sich zur Laichzeit infolge der geschlechtlichen Erregung expandieren und so am Hochzeitskleid der Pfrille wesentlich beteiligt sind. Dass sie auch im übrigen die Expansionen und Kontraktionen der gelben Pigmentzellen mitmachen, erklärt sich wohl aus der physiologischen Verwandtschaft zwischen gelben und roten Zellen; sie werden im Hirn ein gemeinsames Zentrum haben; für die Schutzanpassung ist dieser Umstand nicht störend, da es für die Betrachtung von oben gleichgültig ist, ob der Fisch einen weissen oder einen roten Bauch hat“.

Während also früher die Expansion der roten Zellen als Anpassung an die Farbe des Grundes, d. h. als Schutzfärbung, gedeutet worden war, wird sie jetzt in direktem Gegensatze zu früher als Schmuckfärbung hingestellt.

Die Geschwindigkeit, mit der die Expansion der roten Pigmentzellen auf gelbem Grunde erfolge, soll wesentlich von der „Übung“ des Tieres abhängen; bei einem Fische, der zum ersten Male auf gelben Grund gesetzt wird, sollen die „roten Stellen“ nach 1—5 Stunden zum Vorschein kommen, „bei Wiederholung des Versuches oft schon nach 7—10 Minuten“. Auf der gleichen Seite begegnen wir der Angabe, daß bei Pfrillen, die man mehrere Tage kontinuierlich auf gelbem Grunde hält, die Rotfärbung allabendlich abblaßt und verschwindet, „um am nächsten Morgen erst einige Stunden nach Tagesanbruch wiederzukehren“.

Schon diese wenigen Beispiele, die leicht vermehrt werden können, zeigen, daß es unmöglich ist, aus so widersprechenden Angaben über die wichtigsten Erscheinungen, die der Annahme eines Farbensinnes bei Pfrillen zugrunde gelegt werden, eine Vorstellung

darüber zu gewinnen, wie sich unsere Fische denn nun wirklich verhalten. Ich habe daher im Laufe der letzten $1\frac{1}{2}$ Jahre mit Ellritzen verschiedener Herkunft zu allen Jahreszeiten systematisch Versuche angestellt, die sich jetzt auf mehrere hundert Tiere erstrecken. Ich berichte über meine Ergebnisse zunächst nur in aller Kürze und nur insoweit es erforderlich ist, um einzelne der hauptsächlichsten Fehler v. FRISCH's klarzustellen.

Die für die Frage nach einem Farbensinne bei Pfrillen wichtigste unter den Angaben v. FRISCH's ist die, daß sich auf gelbem Untergrunde „alle normalen Pfrillen gelb färben“ sollen. Demgegenüber ergaben meine Untersuchungen übereinstimmend, daß gelber Untergrund auf die Färbung der Pfrillen keinerlei nachweislichen Einfluß hat. Es ist wohl nicht erforderlich, daß ich die mannigfachen Modifikationen meiner Versuchsanordnungen alle aufzähle, durch die ich dieses Ergebnis immer aufs neue erhärten konnte; ich beschränke mich auf einige Hauptversuche, die vielleicht allgemeineres Interesse haben können.

v. FRISCH gibt farbige Abbildungen von 2 Pfrillen, von welchen eine auf grauem Grunde, die andere mehrere Stunden auf gelbem Grunde gehalten worden war.¹⁾ Bei der ersten erscheint neben dem Rücken auch die Rückenflosse und die ganze Schwanzflosse blaugrün, ebenso der Kiemendeckel und die ganze untere Hälfte der Iris; die auf Gelb gehaltene Pfrille zeigt in der Abbildung außer der Rötung der Flossenwurzeln die ganze Rückenflosse bis nahe an den freien Rand rötlich-gelb, desgleichen den Kiemendeckel und den größten Teil der Schwanzflosse, sogar die ganze Iris zeigt in dieser Abbildung eine braungelbliche Farbe. Ich selbst habe eine große Zahl von Pfrillen daraufhin untersucht, aber niemals blaugrüne Rückenflossen und Schwanzflossen gefunden, wie sie dort abgebildet sind. Ich habe ferner, wiewohl ich wiederholt das Auftreten von rotem Pigment auch an der Wurzel der Rückenflosse beobachtete, niemals eine solche Änderung in der Gesamtfärbung

1) Bei den großen individuellen Verschiedenheiten im gesamten Aussehen verschiedener Pfrillen wäre es wohl zweckmäßiger gewesen, wenn dieselbe Pfrille nach mehrstündigem Aufenthalte auf grauem bzw. gelbem Grunde abgebildet worden wäre. Da verschiedene Tiere abgebildet sind, läßt sich nicht gut entnehmen, was im einzelnen angeblicher Einfluß des gelben bzw. grauen Grundes und was lediglich individuelle Verschiedenheit ist. Schon dieser Umstand nimmt den Abbildungen einen großen Teil ihres Wertes für unsere Frage.

der Rückenflosse bei Versetzen der Tiere von grauem auf gelben Grund gesehen, ebensowenig die abgebildeten Farbänderungen der Kiemendeckel und Iris wahrnehmen können. Die normale Pfrilleniris stellt sich in ihrer unteren Hälfte bei mittlerer Vergrößerung als silberglänzendes Häutchen dar, das in den oberen und etwas spärlicher in den seitlichen Teilen von schwarzen sternförmigen Pigmentzellen durchsetzt ist. Ich kann mir danach nicht recht vorstellen, wie sie an den angeblichen Farbänderungen auf gelbem Grunde in der abgebildeten Weise soll teilnehmen können.

Bei fortgesetzter Beobachtung genügend vieler Pfrillen fiel mir immer wieder die große Veränderlichkeit des Aussehens jedes einzelnen Tieres auch unter gleichbleibenden äußeren Verhältnissen auf. Hält man einige Ellritzen auf einem genügend großen, z. B. gleichmäßig grauen Grunde, ohne sie zu stören, so erscheinen sie zu einer Zeit alle ähnlich oder fast gleich in der Farbe, wenige Minuten später erscheint eines von den Tieren auffallend gelb, während die anderen dunkelbraun oder olivengrün aussehen, kurz darauf können sie untereinander wieder ähnlicher geworden oder nur in der Helligkeit verschieden, aber in der Farbe gleich sein usw. Schon dieser Umstand macht es unwahrscheinlich, daß Tiere, deren Aussehen ohne nachweislichen äußeren Anlaß so rasch und ausgiebig wechselt, zu genaueren wissenschaftlichen Farbensinn-Untersuchungen verwertbar sein können. v. FRISCH gibt zwar an, er habe immer nur Tiere benutzt, die auf hellem Grunde gleich hell, auf dunklem Grunde gleich dunkel geworden seien; aber es gibt keine Pfrillen, die ein solches Verhalten auch nur einigermaßen konstant zeigen. Wohl kann man Tiere finden, die vorübergehend auf dem gleichen Grunde ähnlich oder gleich erscheinen; aber dieselben Fische können ein andermal auf demselben Grunde wesentlich verschieden aussehen.

Hielt ich einige Tiere auf hell grauem, andere auf wesentlich dunkler grauem Grunde¹⁾, so waren zeitweise die auf dem dunkler grauen Grunde alle ein wenig dunkler als die auf dem helleren,

1) Ich bestimmte das Lichtremissionsvermögen der beiden hier benutzten grauen Papiere in der üblichen Weise, indem ich am Farbkreis das Grau der Papiere mit einem aus Schwarz und Weiß gemischten Grau verglich; in dem vorliegenden Versuche entsprach das hellere Grau einem Kreiselmerte von ca. 100°, das dunklere Grau einem Kreiselmerte von ca. 35°; die Helligkeit der beiden grauen Papiere war also, wenn sie in gleicher Weise von Tageslicht belichtet waren, bei diesen Versuchen recht verschieden groß.

zu anderen Zeiten aber waren einige von den Tieren auf dem dunkleren Grau beträchtlich heller als die Mehrzahl von jenen auf dem helleren Grau. Bringt man einzelne Ellritzen oder Gruppen von solchen auf frei roten Grund, andere auf frei blauen, so sind nach mehrstündiger Einwirkung beider farbigen Lichter die Pfrillen allgemein in ihrer Helligkeit wenig oder gar nicht voneinander verschieden, obschon sich mit anderen von mir entwickelten Methoden leicht zeigen läßt, daß das rote Licht für sie einen verschwindend geringen Helligkeitswert hat, also neben jenem für sie verhältnismäßig hellen Blau tief dunkel erscheint. Auch dieser Versuch zeigt, ebenso wie meine früheren Beobachtungen, daß die Anpassung der Pfrillen an die Helligkeit des Grundes nur eine äußerst mangelhafte und zu wissenschaftlichen Untersuchungen durchaus ungenügende ist.

Nur wenn man neben den Einzelversuchen immer wieder auch solche Gruppenversuche anstellt, kann man sich einigermaßen vor Täuschungen schützen, wie sie bei Beschränkung auf die Beobachtung einzelner Tiere leicht vorkommen können. Damit erledigt sich die Äußerung v. FRISCH's, er könne sich meine Ergebnisse nur daraus erklären, daß ich mit Gruppen von Fischen gearbeitet hätte, die ich offenbar vorher nicht auf ihre Reaktionsfähigkeit geprüft hätte.

Bei einem solchen Gruppenversuche hielt ich in zwei großen rechteckigen Glasgefäßen je 12 Pfrillen und brachte das eine Gefäß auf eine ausgedehnte hellgraue, das andere auf eine ebensolche leuchtend gelbe Fläche. Nachdem die Tiere $3\frac{1}{2}$ Stunden in gleicher Weise belichtet gestanden hatten, wurden beide Gefäße rasch vorsichtig auf gleichmäßig dunklen Grund geschoben und die Färbungen der beiden Gruppen miteinander verglichen; auch bat ich Kollegen, die ich über unsere Fragen nicht orientiert hatte, um ihr Urteil über die Färbung der Tiere; keines von den 12 auf Gelb gehaltenen Tieren zeigte eine merklich gelbere Farbe als die auf Grau gehaltenen, ja, einer der zugezogenen Kollegen bezeichnete sogar als etwas gelblicher die Gruppe, die auf Grau gestanden hatte; auch hier zeigte sich während der Beobachtung selbst der beständige Wechsel in Helligkeit und Farbe der einzelnen Tiere.

Zu entsprechenden Ergebnissen führten zahlreiche Versuche, in welchen ich wochenlang je 1—2 Tiere 6—8 Stunden täglich in verschiedenen Behältern *auf grauem bzw. farbigem Grunde hielt und über die Färbung jedes einzelnen Tieres fortgesetzt Buch führte

Wohl fand ich manchmal, daß nach mehrstündigem Aufenthalte auf gelbem, rotem oder orangefarbigem Grunde einzelne der Tiere etwas gelber erschienen als die auf Grau gehaltenen; aber sehr häufig kam auch das Umgekehrte vor: als ich einige Tiere auf rotem, andere auf blauem Grunde hielt, erschienen nach mehreren Stunden die auf Blau gewesenen Tiere deutlich gelber als die auf Rot gewesenen. Von zwei Gruppen von Fischen, deren eine 5 bis 6 Stunden unter einem roten, die andere ebenso lange unter einem blauen Glassturze gestanden hatte, zeigten letztere beträchtliche Rotfärbung der Bauchflossen, nicht aber die unter Rot gehaltenen; ein Tier, das nach zweistündigem Aufenthalte auf gelbem Grunde rote Bauchflossen bekommen hatte, war nach Versetzen auf leuchtend roten Grund nach 1 Stunde wieder farblos geworden, ein anderer Fisch hatte auf dunkelgrauem Grunde sich am Bauche rot gefärbt und war nach Versetzen auf Gelb wieder farblos geworden usw.

Vielfach wurden auch diese Versuche so angestellt, daß verschiedene Tiere, nachdem sie stundenlang auf gelbem bzw. rotem oder auf grauem Grunde gestanden hatten, von einem Mitarbeiter nebeneinander auf eine große gleichmäßige Unterlage gebracht wurden; ich oder andere Beobachter beurteilten dann, ohne zu wissen, auf welchem Grunde die Tiere vorher gestanden hatten, deren Färbung. Niemals war es möglich, auf diesem Wege zu einem sicheren Urteile darüber zu kommen, ob die Tiere auf farblosem oder rotem bzw. gelbem Grunde gestanden hatten. In einem Versuche wurde eine Ellritze, die ich eine Woche lang täglich auf blauen Grund stellte, jedesmal am Bauche blutrot und blieb so, auch wenn sie 8 Stunden täglich auf dem Blau stand. Wiederholt sah ich, daß von vielen Fischen, die dauernd ungestört in einem großen Behälter mit Luftzirkulation auf schwarzem Grunde gehalten waren, mehrere stark rote Bäuche bekamen, ein Gleiches sah ich bei Fischen, die wochenlang auf weißem Grunde standen. Einzelne von ihnen zeigten durch fast 14 Tage, obschon sie nicht berührt oder erschreckt wurden, dauernd rote Bäuche. In einem Versuche hatte ich einige Ellritzen auf roten Grund gesetzt, sie blieben am Bauche weiß; nachdem ich sie von dem roten auf schwarzen Grund versetzt hatte, zeigte eine von ihnen bald deutliche Rötung des Bauches.

Ein Protokoll möge, wenn auch stark gekürzt, doch wenigstens in einigen Einzelheiten wiedergegeben werden. Von 12 Fischen, die ich seit Wochen täglich zu Versuchen benutzt hatte und die bei Nacht in ein

größeres Bassin kamen, wurden um 9 Uhr früh je 4 Exemplare in 3 Glasbehältern auf eine große schwarze, eine frei blaue und eine leuchtend orangefarbige Fläche gebracht. Sie standen nebeneinander an einem großen breiten Fenster. Zu Beginn des Versuches war einer von den auf Orange gebrachten Fischen etwas rot am Bauch, ein zweiter eine Spur rot, die anderen farblos.

Um 9,30 ist einer stark, einer eine Spur rot; um 10,35 ebenso, um 12,20 ist einer mäßig stark rot, der zweite eine Spur, die anderen sind farblos.

Von den 4 auf Blau gesetzten Fischen sind zu Beginn des Versuches 2 eine Spur rötlich, 2 farblos; um 9,30 ist einer stark rot, der zweite etwas rot.

Um 10,35 ist einer enorm rot geworden, der zweite ziemlich stark rot, die zwei anderen sind farblos geblieben; 12,20 sind die Fische ebenso.

Von den auf Schwarz gesetzten 4 Fischen war zu Beginn des Versuches einer eine Spur rötlich, die anderen waren farblos. Um 9,30 ist einer ziemlich rot, die anderen sind farblos; um 12,20 ebenso.

Am folgenden Tage sind von den 12 Fischen 2 gestorben, die übrigen werden wieder auf Schwarz, Blau und Orange verteilt. Beginn des Versuches 8,25 Uhr.

Von den auf Orange gestellten ist zu Beginn des Versuches einer schwach rot, die anderen farblos. Die Fische zeigen das gleiche Verhalten bis nachmittags 4 Uhr.

Von den auf Schwarz gestellten ist zu Beginn des Versuches einer stark rot, die anderen sind farblos. Um 9,30 und um 10,40 ebenso. Um 12,10 sind alle so gut wie farblos. Um 4 Uhr ist einer schwach rot, die anderen sind farblos.

Von den auf Blau gesetzten ist zu Beginn des Versuches einer schwach rot, die anderen sind farblos. Um 9,30 ist einer enorm rot, die anderen farblos. Das gleiche Verhalten zeigen die Fische noch am Nachmittag um 4 Uhr.

Nachdem sie $7\frac{1}{2}$ Stunden auf den verschiedenen Unterlagen gestanden hatten, wurden sie nebeneinander auf dem gleichen schwarzen Grunde auf ihre Rücken- und Flankenfärbung untersucht. Sie zeigten keinerlei Verschiedenheiten in dem von v. FRISCH angegebenen Sinne; einer von den Fischen, die auf Schwarz gestanden hatten, war sogar deutlich gelber als die, die auf Orange gestanden hatten.

v. FRISCH macht weiter die Angabe, „die gelben Zellen reagierten, wo auf sie geachtet wurde, in gleichem Sinne wie die roten“. Schon die vorstehend mitgeteilten Protokolle zeigen die Unrichtigkeit auch dieser Angabe. Es ist nicht schwer, durch systematische Untersuchungen festzustellen, daß das mehr oder weniger gelbe Aussehen mancher Pfrillen unabhängig ist von der Ausdehnung der roten Zellen; man findet durchaus nicht selten Pfrillen mit roten Bäuchen, die am Rücken braun und an den Flanken hell, fast weiß, jedenfalls nicht besonders gelblich erscheinen, während man andererseits

leicht auffallend gelbe Pfrillen mit farblosen Bäuchen und Flossenwurzeln findet. Damit sind auch die Schlußfolgerungen hinfällig, die v. FRISCH auf seine irrige Annahme von einer gleichsinnigen Reaktion der gelben und roten Zellen gründet.

Gelegentlich sieht man einmal, daß ein Fisch auf rotem Grunde an den Flossenwurzeln rot wird und daß dieses Rot nach Versetzen auf anderen Grund wieder schwindet. Wie voreilig es aber wäre, hieraus auf eine Wahrnehmung der roten Farbe des Grundes durch die Pfrille zu schließen, möge das folgende Protokoll zeigen.

Früh $\frac{1}{2}$ 9 Uhr werden 2 in Helligkeit und Färbung gleiche Pfrillen mit weißen Bäuchen aus ihrem großen Behälter geholt, die eine wird auf eine große, leuchtend orangefarbige, die andere auf eine ebensolche blaue Fläche gesetzt. Nach $1\frac{1}{2}$ Stunden ist die Pfrille auf Orange am Bauch stark rot geworden, die auf Blau weiß geblieben; die Tiere werden nun vertauscht, d. h. die bisher auf Orange gewesene wird auf Blau gesetzt und umgekehrt; nach 2 Stunden ist die jetzt auf Orange befindliche weiß geblieben, die auf Blau gesetzte, die vorher auf Orange rot geworden war, ist jetzt am Bauche wieder ganz farblos geworden. Bei flüchtiger Beobachtung könnte man also geneigt sein, wenigstens in dem Verhalten dieses letzteren Tieres eine Stütze für die betreffende Angabe v. FRISCH's zu sehen. Wie unrichtig dies wäre, zeigt der Kontrollversuch: Die gleichen beiden Pfrillen werden, nachdem sie über Nacht in ihrem großen Bassin gehalten waren, am nächsten Morgen wieder zu Versuchen benutzt, und zwar so, daß das Tier, das gestern auf Orange rot geworden war, nun früh auf Blau gesetzt wird; nach weniger als 1 Stunde ist es blutrot am Bauche; also kann das Rotwerden beim gestrigen Versuche nicht auf den gelbrotten Untergrund bezogen werden. Das andere Tier blieb auf dem orangefarbigem Grunde dauernd weiß. Nun werden die Tiere wieder vertauscht, das auf blauem Grunde rot gewordene wird auf Orange gesetzt. Nach 2 Stunden ist die rote Färbung des Bauches zum größten Teile geschwunden.

Auch aus diesen Versuchen geht schlagend die Unabhängigkeit der Körperfärbung von dem Ausdehnungszustande der roten Pigmentzellen an den Flossenwurzeln hervor: Die Tiere wurden in kurzen Zwischenräumen immer wieder auf das Aussehen von Rücken und Flanken verglichen, letztere waren bei beiden Tieren dauernd schön gelb, einerlei ob sie frisch aus ihrem Behälter kamen oder stundenlang auf orangefarbigem oder blauem Grunde gestanden hatten. Der Fisch, der einmal auf orangefarbigem, einmal auf blauem Grunde am Bauche blutrot geworden, zu anderen Zeiten am Bauche farblos gewesen war, zeigte jedesmal die gleiche Färbung von Rücken und Flanken wie das Tier, das am Bauche dauernd farblos blieb.

Weitere neue Versuchsreihen stellte ich zur Prüfung der folgenden Angabe v. FRISCH's an.

Er schreibt: „Es ist mir bei meinen früheren Farbwechsel-

versuchen wiederholt aufgefallen, daß es, wenn man eine deutliche Anpassung erhalten will, nötig ist, die Fläche, an die sich der Fisch anpassen soll, möglichst an den Boden seines Gefäßes heranzubringen resp. wenn das Gefäß klein ist, so daß sich der Fisch häufig an seinem Rande aufhält, seitlich über die Ränder des Gefäßes hinausragen zu lassen, so daß sie einen großen Teil des Gesichtsfeldes der Fische ausfüllt.“

Hier wird also eine neue Angabe eingeführt, die von der bisherigen Auffassung des Autors wesentlich abweicht. Denn während in allen seinen früheren Darstellungen angegeben war, daß der Fisch in seinem Aussehen sich der Helligkeit des Grundes anpasse, auf dem er sich befindet, soll nunmehr auf diese Anpassung nicht nur der Grund unter den Fischen, sondern auch dessen Umgebung von wesentlichem Einflusse sein. Solches wäre, wie leicht ersichtlich, für das Tier sehr unzweckmäßig, und war daher schon aus allgemein biologischen Gründen wenig wahrscheinlich. Es ist denn auch leicht, sich durch geeignete Versuchsanordnungen von der Unrichtigkeit auch dieser Angabe zu überzeugen. Ich brachte Ellritzen in kubische Glasgefäße von 10 cm Seitenlänge. Der Boden des einen Gefäßes (es sei im Folgenden mit I bezeichnet) war von einer mattweißen Fläche, der Boden des anderen (II) von einer mattschwarzen Fläche gebildet. Ich stellte zunächst Gefäß No. I auf eine große mattschwarze, Gefäß II auf eine große mattweiße Fläche: die Fische in II wurden durchschnittlich deutlich dunkler als die in I. Wurde Behälter I auf eine große mattschwarze Fläche und neben ihm ein zweites Glasgefäß mit Fischen auf eine große weiße Fläche gestellt, so waren die Fische in I nicht dunkler, sondern ebenso gefärbt wie die Fische auf der großen weißen Fläche. Wenn Behälter II auf eine große weiße Fläche und daneben ein Glasgefäß mit Fischen auf eine große mattschwarze Fläche gebracht war, so wurden die Fische in letzterem nicht dunkler als die in II.

Ich zähle nicht alle die naheliegenden Modifikationen der Versuchsanordnung auf, die in der geschilderten Weise leicht vorgenommen werden können; er ergab sich übereinstimmend, daß für das Aussehen der Fische lediglich die Lichtstärke des Grundes maßgebend ist, auf dem sie sich befinden, nicht aber jene der näheren und ferneren Umgebung. Damit erledigt sich auch diese Angabe v. FRISCH'S, wie auch sein Versuch, mit Hilfe derselben einen Einwand gegen einige meiner früheren Beobachtungen zu erheben, in welchen ich nachgewiesen hatte, daß die Ellritzen sich den ver-

schiedenen Lichtstärken des Grundes nicht entfernt so genau anpassen, wie der Autor annimmt. Übrigens ist diese Tatsache für Jeden leicht ersichtlich, der die häufigen Änderungen des Aussehens der Ellritzen genauer verfolgt.

Das Vorstehende genügt, um zu zeigen, daß v. FRISCH'S Beobachtungen, aus welchen er auf Farbensinn bei Ellritzen schloß, sämtlich unrichtig sind und daß aus dem Verhalten dieser Fische auf verschieden farbigem Grunde sich keinerlei Schlüsse auf ihre Sehqualitäten ziehen lassen.

In früheren Untersuchungen zeigte ich, daß und warum die von verschiedenen Zoologen benutzten Methoden der Untersuchung von Fischen mittels farbiger Köder für die Frage nach einem etwaigen Farbensinne derselben nicht zu verwerten sind. Man ging dabei im allgemeinen in der Weise vor, daß man Fische auf bestimmte Köderfarben „dressierte“ und dann untersuchte, wie sie sich anderen Farben gegenüber verhalten. Durch sachgemäße Modifikationen solcher Versuche (wir wollen sie im Folgenden kurz als die Dressurversuche bezeichnen), konnte ich leicht die Unhaltbarkeit der früher aus ihnen gezogenen Schlüsse dartun. Ich betonte dabei aber nachdrücklich die Unzulänglichkeit der Dressurmethode überhaupt für die Untersuchung des Lichtsinnes bei Fischen und entwickelte neue Methoden, die den Anforderungen der wissenschaftlichen Farbenlehre entsprechen; bei diesen Verfahren wird das Verhalten von Fischen gegenüber solchen farbigen Attrappen geprüft, die auf farbigem oder farblosem Grunde von gleichem farblosem Helligkeitswerte erscheinen.¹⁾ Hier handelt es sich lediglich um die Sichtbarkeit bzw. Unsichtbarkeit der Attrappen für die Fische; letztere werden dabei also nicht dressiert, sondern ohne weitere Vorbereitung zu den Versuchen benutzt. Wir wollen diese Methode kurz als die der Gleichungen bezeichnen.

v. FRISCH meint nun, daß die Fische „ein für uns helles Rot auch farbig, aber dunkel sehen,“ und fährt fort: „Vielleicht ist es daher erlaubt, anzunehmen, dass HESS seine Pfrillen durch Fütterung mit den roten Mückenlarven, deren Rot schon für unser Auge nicht allzu hell ist, nicht an rotes, sondern an dunkl'es Futter gewöhnt hatte“ usw. Der Autor hat also nicht einmal bemerkt, daß alle meine Versuche,

1) in: Arch. ges. Physiol., Vol. 142, p. 424.

auf die er sich hier bezieht, gar keine Dressurversuche sind, daß es sich hier nicht um künstliche Gewöhnung der Fische an bestimmte Farben oder Helligkeiten, sondern lediglich um Sichtbarkeit oder Unsichtbarkeit des Futters handelt. Er hat gar nicht erkannt, was hier Gegenstand meiner Untersuchungen war, und schon damit erledigt sich die von ihm aufgestellte Hypothese, die übrigens zu den von mir mitgeteilten Tatsachen in Widerspruch steht; seine Angabe, es würden so von meinen Befunden die meisten verständlich, ist unrichtig.

v. FRISCH hat nun weiter in Anlehnung an die früher von mir entwickelten Gesichtspunkte einige Dressurversuche vorgenommen und gibt an, wenn er seine Ellritzen auf gelbes Futter dressiert habe, schwämmen sie bei Wahl zwischen grauen und gelben Attrappen verschiedener Helligkeit „stets auf die gelbe Stelle und nur auf diese los“. Ich selbst hatte in früheren Versuchen gezeigt, daß die Fische eine für unser Auge schön gelbe Attrappe auf frei blauem Grunde nicht beachten, wenn beide angenähert gleichen farblosen Helligkeitswert haben, daß dagegen viele von ihnen lebhaft darauf losschwimmen, sobald das Gelb genügend dunkler gemacht wird. Schon hierdurch ist v. FRISCH's Angabe erledigt. Trotzdem habe ich seine Behauptungen in längeren Versuchsreihen unter mannigfachen Modifikationen vielfach durchgeprüft; es genüge hier ein kurzer Überblick über einige meiner neuen Versuche.

Das mit Pfrillen besetzte, durchlüftete Aquarium *a* (Fig. D) ist so zum Fenster aufgestellt, daß die mattgraue Fläche *F* gut und gleichmäßig belichtet ist. (Das Licht fällt in der Richtung des Pfeiles ein.) Die Pfrillen wurden zunächst nur mit frischem, geschabtem Fleische gefüttert, das nach v. FRISCH mit Safran gelb gefärbt war und auf der der grauen Fläche zugekehrten Seite des Aquariums eingeworfen wurde, so daß die Fische stets nur gut beleuchtetes gelbes Futter auf grauem Grunde zu sehen bekamen.¹⁾ Nach-

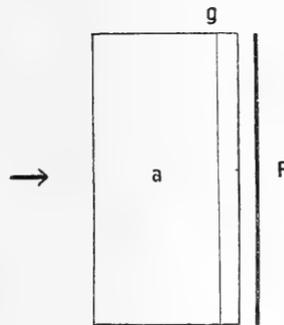


Fig. D.

1) Diese Einzelheiten sind wesentlich, denn wenn das Futter z. B. an der Fensterseite in den Behälter gegeben wird, erscheint es für ein an der Stelle der Fische befindliches Menschenauge viel dunkler und mehr mit Grau verhüllt bzw. fast oder ganz farblos dunkelgrau.

dem die Tiere mindestens eine Woche lang ausschließlich mit gelbem Fleische gefüttert worden waren, begannen die Attrappenversuche. Da nicht ausgeschlossen war, daß die eingewöhnten Pfrillen auch die Form der Attrappe von der des gewöhnlichen Futters zu unterscheiden lernten, machte ich u. a. folgende Versuche: Zwischen zwei farblosen, durchsichtigen Glasplatten wurden an verschiedenen Stellen gelbe Fleischstückchen angebracht, wie sie gewöhnlich zum Füttern benutzt wurden, daneben brachte ich an andere Stellen kleine Bündel verschiedenfarbiger Wolle, die in nassem Zustande in der Form den Fleischstückchen ziemlich ähnlich waren; taucht man diese Vorrichtung in das Wasser ein, so ist das Glas fast oder ganz unsichtbar und die verschiedenfarbigen Gegenstände scheinen frei im Wasser zu schwimmen, in dem sie auch ähnlich wie sinkendes Futter bewegt werden können.

Die eine Woche lang auf gelbes Futter „dressierten“ Fische gingen nun keineswegs vorwiegend auf die gelben Fleischstückchen los, schossen vielmehr sofort wahllos auf die blauen, roten, grünen und die grauen Objekte ganz ebenso wie auf die gelben. Es ist drollig anzusehen, wie sie sich oft mehrere Sekunden lang unausgesetzt an der Glasplatte abarbeiten, um die so dicht vor ihnen sichtbare vermeintliche Nahrung zu fassen. Bei den ersten Versuchen, die ich anstellte, erfolgte solches zufällig sogar viel häufiger an verschiedenen farbigen Attrappen als an dem gelben Fleische.

In anderen Versuchsreihen brachte ich zwischen die Glasplatten außer den safrangelben noch solche Fleischstückchen, die ich mit Eosin, Methylenblau usw. hell und dunkel rot bzw. blau gefärbt hatte, und versenkte solche Scheiben mit verschieden gefärbtem Fleische wieder in den Behälter mit Fischen, die vorher längere Zeit ausschließlich mit gelbem Fleische gefüttert worden waren.

Weiterhin warf ich auch den lange auf Gelb dressierten Pfrillen gleichzeitig mit gelben Fleischstückchen hell rote und blaue vor und beobachtete, ob die gelben häufiger als die andersfarbigen genommen wurden; dies war nicht der Fall.

Damit sind auch die hierher gehörigen Angaben v. FRISCH'S genügend widerlegt. Nach ihm sollen die durch einige Zeit mit gelbem Fleische gefütterten Fische auch alle hell- und dunkelgrauen Attrappen unberücksichtigt lassen, obschon ihnen doch die Erfahrung darüber fehlt, daß solche graue Gegenstände kein Futter für sie sind und daß ihr Futter nur gelb sein könne. Frühere Autoren, die sich der

Attrappenmethode bedienten, waren hier viel zweckmäßiger vorgegangen; so hatten z. B. WASHBURN u. BENTLEY ihren Fischen rote und grüne Stäbchen geboten und immer nur an einem Stäbchen von bestimmter Farbe Futter angebracht, so daß die Tiere, indem sie an die anders gefärbten Stäbchen vergebens heranschwammen, lernen konnten, daß diese ihnen kein Futter boten. (Daß und warum auch mit dieser Methode von W. u. B. kein Aufschluß über einen etwaigen Farbensinn der Fische erhalten werden konnte, habe ich früher eingehend dargetan.)

Ich verfuhr daher u. a. in der folgenden Weise: In den Behälter mit den Fischen wurde etwa 2 cm vor der hinteren Glaswand eine Glasplatte (*g* in Fig. D) so eingelassen, daß ein entsprechend schmaler Teil des Bassins vom übrigen getrennt war. Ließ ich nun vor der Glasplatte Futter sinken, so konnten die Fische es erreichen, während sie vergebens nach solchem Futter schnappten, das hinter der Glasplatte, in dem fraglichen kleinen Zwischenraume sank. Nachdem ich nun Ellritzen 1 Woche lang nur mit gelbem Fleische gefüttert hatte, wurde ihnen während der darauffolgenden 2 Wochen vor der Glasplatte sinkendes gelbes Fleisch geboten, während ich jedesmal gleichzeitig hinter der Glasplatte hellblaue Fleischstückchen sinken ließ; die Tiere hatten somit Gelegenheit, zu lernen, daß nur die gelb gefärbten Gegenstände erreichbares Futter für sie darstellten, nicht aber die blau gefärbten. Nachdem diese Versuche 2 Wochen lang täglich fortgesetzt waren, wurden die früheren Beobachtungen mit den zwischen Glasplatten angebrachten farbigen Attrappen wiederholt. Obschon diese Fische also im ganzen 3 Wochen lang nur mit gelbem Fleische gefüttert waren, schwammen sie wiederum in gleicher Weise wie auf gelbes auch auf blaues Fleisch und auf graue, rote oder grüne Attrappen los; es ließ sich nicht einmal nachweisen, daß sie häufiger auf die gelben Fleischstücke als auf die anderen gingen.

Als ich den während 3 Wochen nur mit hellgelbem Safranfleisch gefütterten Fischen gleichzeitig hellblaues und mit Bismarckbraun dunkelgelb gefärbtes Fleisch bot, schwammen sie wiederholt nach dem Blau und ließen das Gelb zunächst unbeachtet.

Das mit Safran gefärbte Fleisch ist sehr hell gelb; bei Fütterung mit verschiedenfarbigem Fleische ist an die Möglichkeit zu denken, daß die Tiere bis zu einem gewissen Grade sich an eine gewisse Helligkeit des Futters gewöhnen. Für diese Annahme sprechen ja auch manche der früheren Dressurversuche, und auch der hier erwähnte Versuch würde so seine Erklärung finden; inwieweit die Fische an verschieden helles Futter gewöhnt werden können, gedenke ich, da dies mit der vorliegenden

Frage nicht in unmittelbarem Zusammenhange steht, bei anderer Gelegenheit ausführlicher zu erörtern.

Es ist also mit den von mir entwickelten Methoden leicht, zu zeigen, daß auch die Ergebnisse der Attrappenversuche v. FRISCH'S sämtlich unrichtig sind.

III. Beobachtungen an jungen Aalen.

In früheren Untersuchungen¹⁾ (1909, 1911) erbrachte ich den Nachweis, daß für verschiedene von mir untersuchte Fische rote Lichter ebenso wie für den total farbenblinden Menschen einen sehr geringen Helligkeitswert auch dann haben, wenn diese Lichter unserem normalen Auge hell rot erscheinen. Eine besonders eindringliche Methode zum Nachweise dieser Tatsache besteht darin, daß man ein passendes Aquarium mit *Mugil* oder *Phoxinus* im Dunkelzimmer abwechselnd mit rotem und mit blauem Glaslichte bestrahlt, während man das Futter, z. B. Regenwürmer, in den Behälter gibt. Wenn zur Bestrahlung blaues Glaslicht benutzt wird, so schießen die Fische sofort darauf los, auch wenn das Blau sehr dunkel und das Futter für uns entsprechend schwach sichtbar ist; sobald man aber das blaue Licht durch rotes ersetzt, finden die Fische das Futter nicht, auch wenn das Rot für uns viel heller als das Blau und das Futter entsprechend deutlicher sichtbar ist.

Es war von Interesse, zu ermitteln, ob auch andere Fischarten beim Aufsuchen ihrer Nahrung so ausschließlich vom Gesicht geleitet werden wie die eben erwähnten. Ich untersuchte zunächst eine größere Zahl junger, etwa 8—10 cm langer Montééaale, die ich durch die Freundlichkeit von Herrn Kollegen CORI in Triest erhalten hatte. Es zeigte sich, daß die Tiere auch in sehr schwachem roten Lichte der Nahrung nachgehen; als ich weitere Versuche mit gemischtem Lichte von allmählich abnehmender Stärke anstellte, fanden sie ihre Nahrung auch bei so geringen Lichtstärken, bei welchen wir nichts von ihr wahrnahmen, ja, auch wenn ich die Aale im völlig Dunklen hielt und das Bassin nur von Zeit zu Zeit zur Beobachtung für Bruchteile einer Sekunde mit dem Lichte einer Taschenlampe erhellte, fanden die Tiere leicht ihre Nahrung; sie

1) C. HESS, Unters. über den Lichtsinn bei Fischen, in: Arch. Augenheilk. Vol. 64, und: Experiment. Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 142.

konnten dabei also nicht von den Augen geleitet sein wie jene anderen Fische.

In erster Linie mußte an die Möglichkeit gedacht werden, daß das Geruchsorgan hier eine wesentliche Rolle spiele.

NAGEL hatte (1894) noch geschrieben, „Fische und Wasseramphibien haben keinen Geruchssinn“, Durchschneidung der Olfactorii mache bei Teleostern keine merkbare Störung bei der Nahrungsaufnahme, bei der diese Fische sich fast ausschließlich vom Gesichtssinne leiten ließen. Dem stehen aber Angaben von BAGLIONI (1910) gegenüber, der für *Balistes capriscus* fand, daß geblendete, hungrige Tiere Futter, das ihnen ca. 10 cm vor die Schnauze gehalten wurde, merkten und bald auffanden; PARKER (1910) sah, daß Zwergwelse (*Amiurus nebulosus*), in deren Bassin leere und mit zerkleinerten Würmern gefüllte Säckchen gehängt waren, vorwiegend zu den Nahrung enthaltenden Säckchen schwammen; dies war aber nicht mehr der Fall, wenn ihre Olfactorii durchschnitten waren. Analoges ergab sich für den Zahnkarpfen (*Fundulus heteroclitus*), und COPELAND stellte ähnliche Versuche beim Kugelfisch (*Sphaeroides maculatus*) an. Bei Katzenhaien hatte schon früher v. UEXKÜLL (1895) gefunden, daß normale Tiere, welchen Futter (tote Sardinen oder in Säcke gebundene Eledonen) ins Bassin gegeben wurde, bald lebhaft suchend herumzuschwimmen beginnen, während solche Tiere, welchen die Nasenschleimhaut entfernt war, völlig indifferent blieben, auch wenn die Sardinen dicht vor ihrer Schnauze lagen. Seine Ergebnisse wurden neuerdings durch SHELDON (1909, 1911) bestätigt, der bei *Mustelus canis* im normalen Zustande feine Witterung nachweisen konnte, nicht mehr aber nach Verstopfen der Nasenöffnungen mit Baumwolle.

Ich selbst hatte, ohne PARKER's Versuche zu kennen, bei meinen Aalen gleiche Versuche angestellt wie jener bei Welsen: 2 kleine, genau gleiche Leinwandsäckchen, in deren eines ich etwas Fleischbrei getan hatte, wurden nebeneinander in das Bassin mit den Aalen gehängt, die zunächst alle ruhig im Sande staken, so daß nur die Köpfe hervorsahen; wenige Sekunden nach Einbringen des mit Futter gefüllten Säckchens ins Aquarium kamen die Tiere in lebhaftere Aufregung; sie eilten aus dem Sande hervor, und nach kaum einer Minute zeigte sich ein Bild, wie es die photographische Aufnahme (Fig. E) zeigt: fast alle Tiere schwammen lebhaft um das mit Futter gefüllte Säckchen, während das andere von vornherein und dauernd so gut wie ganz unbeachtet gelassen wurde.

Mugil, Ellritzen und Goldfische, die nach langem Hungern gierig auf zerkleinerte Regenwürmer, die sie sehen konnten, losschossen, ließen die mit solchen Würmern gefüllten Säckchen in ihren Behältern ganz unbeachtet oder schwammen zunächst einmal wie neugierig heran, kümmerten sich aber nicht weiter um dieselben.

In anderen Versuchen stellte ich in dem Aquarium eine undurchsichtige Scheidewand so auf, wie es Fig. F zeigt:

Die Fische wurden alle in Abteilung No. 2 gebracht, darauf in No. 1 einige zerkleinerte Regenwürmer gegeben; bei *a* war zwischen der Wand des Aquariums und der Scheidewand nur ein so

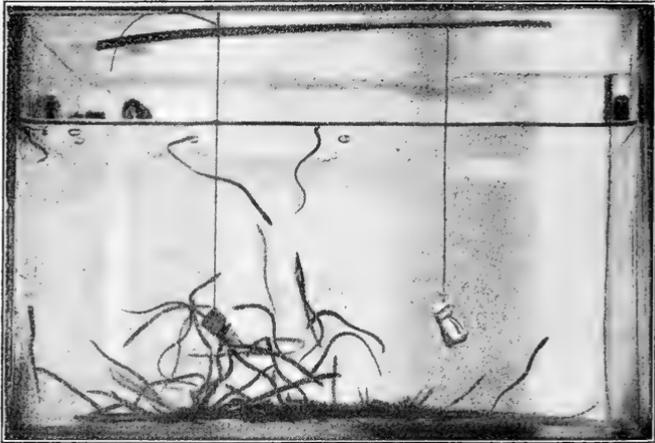


Fig. E.

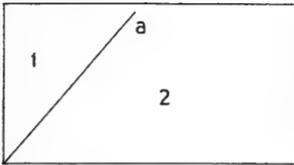


Fig. F.

schmaler Zwischenraum gelassen, daß ein Aal eben durchschwimmen konnte. Regelmäßig waren weniger als eine Minute nach Einbringen des Futters alle oder die meisten Aale durch diesen schmalen Spalt geschwommen und hatten sich bei 1 gesammelt. Wenn ich das Futter nahe an die Wasseroberfläche brachte, schwammen

die Tiere, die sich sonst vorwiegend am Gefäßboden aufhielten, lebhaft nach oben.

Alle diese Versuche zeigen eindringlich, wie groß die Verschiedenheiten in der Art, der Nahrung nachzugehen, bei verschiedenen Fischen sind, und daß die verbreitete, z. B. noch von HESSE (1910) vertretene Meinung, daß „bei den Knochenfischen für die Orientierung die Augen durchaus die Hauptrolle spielen“, in dieser allgemeinen Fassung nicht zutrifft. —

Weiter prüfte ich das Verhalten der jungen Aale zum Lichte. Es ergab sich, daß auch sie eine ausgesprochene, wenn auch nicht

sehr lebhaftes Neigung haben, zum Lichte zu schwimmen; zu feineren messenden Untersuchungen waren die mir zur Verfügung stehenden Exemplare nicht geeignet, da sie auf kleinere Lichtstärkenunterschiede nicht genügend reagierten. Wird eine Seite ihres Bassins

stark belichtet, so ist bald die größere Zahl in dieser Bassinhälfte, und sie schwimmen in ihr lebhaft nach oben, auch wenn das Licht von der Seite her einfällt. Hielt ich eine in lichtdichtem Gehäuse eingeschlossene Nernstlampe so an eine Ecke des Bassins, daß das Licht hier von oben einfiel, so hatten sich nach 1—2 Minuten

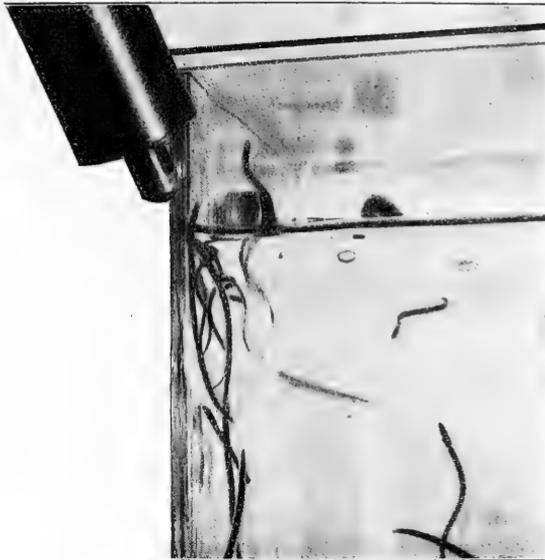


Fig. G.

ziemlich viele Aale in dieser Ecke gesammelt; sie schwammen hier lebhaft nach oben und sprangen sogar zum Teile aus dem Wasser heraus (vgl. Fig. G). —

Bei Untersuchung der jungen Aale in ultraviolettem Lichte fand ich die überraschende Tatsache, daß sie ungemein lebhaftes Fluoreszenz zeigen. Das Fluoreszenzlicht spielt am oberen Körperteile mehr ins Gelbliche, an der Bauchseite mehr ins Bläuliche. Bei Bestrahlung mittels der für Ultraviolett besonders durchlässigen Blauviolettglasplatten erscheinen die Tiere wie helle grünlichgelbe Schlangen; schiebt man eine Schwerstflintplatte, die nahezu farblos ist, aber die ultravioletten Strahlen zu einem großen Teile zurückhält, vor die Lichtquelle, so sind die Aale jetzt nur noch schwach zu sehen, da ihre Fluoreszenz fast völlig aufhört. Genauere Untersuchung ergab, daß insbesondere die feinen hell gelben Streifen, die über den jugendlichen Aalkörper in seiner ganzen Länge hinziehen,

gelblich fluoreszieren; am auffälligsten war die Fluoreszenz an 2 oben hinter dem Kopfe symmetrisch gelegenen Punkten, auch diese wurden bei Ausschalten des Ultraviolett durch ein Schwerstflintglas viel lichtschwächer.

Die Untersuchung eines fast ausgewachsenen, über $\frac{1}{2}$ m langen Aales ergab an dessen Haut keine nennenswerte Fluoreszenz. Auch einige andere von mir untersuchte erwachsene Fische zeigten nichts von einer solchen.

Ob dieser merkwürdigen Erscheinung bei jungen Aalen auch eine biologische Bedeutung zukommt, muß zunächst dahingestellt bleiben.

IV. Untersuchungen über den Lichtsinn der Larven von *Culex nemorosus*.

Die Larven der von mir untersuchten Stechmücke (*Culex pipiens*) zeigen, wie ich früher (1910) nachwies¹⁾, die Eigentümlichkeit, daß die mit ihrem Atemrohre an der Wasseroberfläche haftenden Tiere bei plötzlicher Verdunkelung rasch nach unten fliehen. Auch diese Tiere verhielten sich bei allen Versuchen so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind wie die eines total farbenblinden Menschen. Meine damals geäußerte Vermutung, daß bei weiterer Entwicklung der angedeuteten Methoden sich auch feinere Messungen würden durchführen lassen, hat sich bei neuerdings von mir angestellten Versuchen in einer mich selbst überraschenden Weise bestätigt. Die im Folgenden mitgeteilten Beobachtungen stellte ich in der ersten Hälfte des Mai an den Larven von *Culex nemorosus*²⁾ an.

Ich schildere zunächst einige Versuche, die eindringlich die überraschende Empfindlichkeit unserer Tiere für Lichtstärkenverminderung zeigen: Ich hatte die Gefäße³⁾ mit den Larven in einem hellen Zimmer, das sein Licht von einem hohen Nordfenster erhielt,

1) C. HESS, Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 136.

2) Für die Bestimmung der Art bin ich Herrn Kollegen K. B. LEHMANN zu Dank verpflichtet.

3) Bei allen folgenden Versuchen befanden sich je 100—200 Larven in Gefäßen mit planparallelen Glaswänden, die etwa 20 cm hoch mit Wasser gefüllt waren. Die Dicke der Wasserschicht betrug ca. 3—4 cm. Jede Erschütterung der Gefäße wurde sorgfältig vermieden, da eine solche gleichfalls Flucht der Tiere nach unten zur Folge hat.

in der Nähe des Fensters aufgestellt. Hält man einen mattweißen Karton in einem Abstände von 10—20 cm an die nach dem Zimmer gekehrte Glaswand des Behälters, so daß neben dem direkt einfallenden auch das vom Karton zurückgeworfene Licht zu den Tieren gelangt, und zieht nun den Karton rasch ein wenig zurück, so eilen sofort alle oder fast alle an der Wasseroberfläche hängenden Larven mit stürmischen Bewegungen nach unten.

Man könnte fragen, ob nicht vielleicht nur einzelne von den Tieren nach unten fliehen und dadurch die anderen unruhig werden und mit fliehen (wie solches z. B. bei *Amphioxus* beobachtet wird). Aber eine solche Annahme ist leicht zu widerlegen, indem man den Karton z. B. nur in die Nähe der einen Behälterhälfte bringt; entfernt man ihn jetzt rasch, so fliehen die Tiere, die dem vom Karton zurückgeworfenen Lichte ausgesetzt waren, alle oder fast alle nach unten, von den dicht daneben befindlichen, nicht bestrahlt gewesen aber kein einziges. Diese Flucht nach unten dauert, nachdem sie begonnen hat, auch noch fort, wenn die Belichtung nach der plötzlichen Verminderung konstant bleibt, ja selbst dann, wenn durch erneutes, rasches Nähern des Kartons die Belichtungsstärke wieder auf ihre anfängliche Höhe gebracht wird.

Nähern einer weißen Fläche an den Behälter veranlaßt niemals ein Fliehen der oben hängenden Tiere.

Das Fliehen nach unten erfolgt nicht nur, wenn der Karton vollständig entfernt wird, sondern es genügt, daß man seinen Abstand vom Behälter in der Horizontalen rasch um 10—20 cm vergrößert. Die Fluchtbewegungen erfolgen aber nur bei plötzlicher, rascher Lichtstärkenabnahme, allmähliche Lichtstärkenverminderung löst in der Regel keine oder nur verhältnismäßig unbedeutende Fluchtbewegungen aus.

Hält man den Karton dauernd in einem Abstände von etwa 20 cm vom Bassin und fährt mäßig rasch mit einem etwa 2—3 cm breiten Streifen mattschwarzen Papiers über die mattweiße Fläche, so genügt schon diese geringe und kurzdauernde Lichtstärkenverminderung, um rasches Fliehen der Tiere herbeizuführen.

Diese letztere Beobachtung zeigt, auf wie mannigfache Fehlerquellen bei den einschlägigen Versuchen zu achten ist. Ging ich in einem weißen Mantel in 1—2 m Entfernung vom Behälter auf dessen Zimmerseite vorüber, so daß das von dem Mantel zurückgeworfene Licht kurze Zeit auf die Tiere fiel, so eilten die meisten rasch nach unten, sobald mein Abstand vom Behälter zunahm. Zu den

im Folgenden beschriebenen Versuchen zog ich daher stets einen mattschwarzen Mantel an.

Versuche über die geringsten Größenänderungen einer Reizfläche von konstanter Lichtstärke, die noch zu ausgesprochenen Fluchtbewegungen Anlaß gaben, stellte ich mittels einer mit Mattglas versehenen AUBERT'schen Blende an.

Die Beobachtungen wurden in einem Zimmer mit mattschwarzen Wänden vorgenommen, einmal während dieses vollständig verdunkelt war, dann während es von einer 25kerzigen Birne mäßig erhellt und außerdem die Türe nach einem anstoßenden hellen Raume geöffnet war.

In einer ersten Versuchsreihe war der Parallelwandbehälter 25 cm von der AUBERT'schen Blende entfernt so aufgestellt, daß das Niveau der Wasseroberfläche ungefähr der Mitte der Blendenöffnung entsprach. Das Variieren der Blendenöffnung erfolgte mittels Kurbel in der Weise, daß zwei gegenläufige Ausschnitte sich gleichzeitig gleich viel verschoben, der Mittelpunkt der quadratischen Blende also bei allen Variationen unverändert blieb. Die Änderung der Blendengröße erfolgte möglichst rasch, aber ohne Erschütterung.

Es ergab sich folgendes: Wird die Blende um beliebige Beträge vergrößert, so fliehen die Tiere niemals nach unten. Bei beträchtlicher Zunahme der Blendengröße sieht man, daß die im Dunkeln in tieferen Bassanteilen befindlichen weniger lebhaften Tiere sich lebhafter nach oben bewegen. Dagegen hat Abnahme der Blendengröße, sobald dieselbe einen bestimmten, aus der folgenden Tabelle zu entnehmenden Wert erreicht, deutliches Fliehen der Tiere nach unten zur Folge. Zwischen je zwei Versuchen wurde jedesmal so lange gewartet, bis sich die nach unten geflohenen Tiere wieder oben gesammelt hatten.

Die Zahlen geben die Seitenlängen der quadratischen Öffnung in Millimetern an.

Bei Änderung der Seitenlänge		
von	auf	erfolgt
155 mm	120 mm	deutliches Fliehen nach unten,
120	100	deutliches Fliehen,
100	75	schwaches Fliehen,
75	50	deutliches Fliehen,
50	30	einzelne fliehen nach unten,
30	15	unsicher,
15	70	die Tiere schwimmen lebhaft nach oben,
70	110	Aufwärtsschwimmen noch lebhafter,

von	auf	erfolgt
110 mm	150 mm	keine deutliche Änderung,
150	120	deutliches Fliehen nach unten,
120	100	sehr deutliches Fliehen nach unten,
100	75	deutliches, aber wenig lebhaftes Fliehen,
75	60	deutliches, aber nicht sehr lebhaftes Fliehen nach unten,
60	40	schwaches, aber deutliches Fliehen nach unten,
40	30	kein deutliches Fliehen,
140	110	deutliches Fliehen nach unten,
110	90	deutliches Fliehen,
90	65	deutliches Fliehen,
100	65	sehr lebhaftes Fliehen.

Diese Versuche waren im mäßig hellen Zimmer angestellt; sie werden nach Verdunklung desselben fortgesetzt.

Bei Änderung der Seitenlänge

von	auf	erfolgt
90 mm	50 mm	deutliches Fliehen nach unten,
110	85	deutliches Fliehen,
85	55	deutliches Fliehen,
140	120	deutliches, aber nicht sehr starkes Fliehen,
120	90	deutliches Fliehen.

Eine weitere Reihe von Versuchen wird im mäßig erhellten Zimmer vorgenommen, nachdem der Abstand des Behälters für die Tiere von der Blende auf 70 cm vergrößert ist.

Bei Änderung der Seitenlänge

von	auf	erfolgt
150 mm	130 mm	keine Veränderung,
130	85	schwaches Fliehen,
85	50	nichts,
130	80	deutliches, aber schwaches Fliehen,
80	45	nichts,
136	60	schwaches, aber deutliches Fliehen,
125	70	deutliches, aber nicht starkes Fliehen,
125	60	kein deutliches Fliehen.

Der Behälter mit den Tieren wird jetzt der Blende wieder auf 30 cm genähert; das Zimmer ist schwach erhellt.

Bei Änderung der Seitenlänge

von	auf	erfolgt
130 mm	65 mm	sehr deutliches Fliehen nach unten,
110	95	deutliches, aber weniger starkes Fliehen nach unten,
95	65	starkes Fliehen nach unten.

Das Zimmer wird nun verdunkelt.

Bei Änderung der Seitenlänge

von	auf	erfolgt
130 mm	110 mm	deutliches Fliehen,
110	75	sehr lebhaftes Fliehen.

Die Versuche zeigen, daß schon eine Verkleinerung der Reizfläche im Verhältnis von 1 zu 0,83 genügt, um Fluchtbewegungen der *Culex*-Larven auszulösen.

Versuche über die geringsten Lichtstärkenvermindierungen, die bei unveränderter Größe der Reizfläche noch zu deutlichen Fluchtbewegungen führen, wurden in folgender Weise vorgenommen: Im Innern eines innen mattschwarzen Tunnels ist eine 50kerzige Mattglasbirne meßbar verschieblich, welche eine am Ende des Tunnels unter einem Winkel von 45° angebrachte mattweiße (mit Magnesiumoxyd überzogene) Fläche bestrahlt; das von dieser diffus zurückgeworfene Licht gelangt durch einen Ausschnitt in der gegenüberliegenden Tunnelwand zu den in 20 cm Abstand von letzterer in einem Parallelwandbassin aufgestellten Tieren. Nachdem diese sich in größerer Zahl an der Wasseroberfläche angesammelt haben, wird die Lampe rasch um bestimmte Beträge verschoben. Bei Nähern der Lampe, also Zunahme der Lichtstärke der weißen Fläche, zeigten die Tiere niemals Flucht nach unten; dagegen ergab sich bei Abrücken der Lampe folgendes ¹⁾:

Die Zahlen geben die Abstände der Lampe von der Mitte der mattweißen Fläche in Zentimetern an.

Bei Entfernen der Lampe

von	auf	erfolgt
40 cm	50 cm	deutliches Fliehen
40	45	nichts
40	50	lebhaftes Fliehen
35	40	deutliches Fliehen
40	45	nichts
35	40	deutliches Fliehen

Diese Versuche wurden in mäßig hellem Zimmer angestellt. Nachdem letzteres verdunkelt worden war, ergab sich bei Entfernen der Lampe

1) Die Tiere waren auf einem besonderen Tische aufgestellt, so daß die bei Verschieben der Lampe etwa auftretenden Erschütterungen nicht stören konnten, wie durch zahlreiche Kontrollversuche festgestellt wurde.

von	auf	
40 cm	50 cm	lebhaftes Fliehen
40	45	deutliches Fliehen
45	50	deutliches, aber schwaches Fliehen
40	45	deutliches Fliehen
45	50	deutliches, aber schwaches Fliehen
40	45	deutliches Fliehen
45	50	noch deutliches Fliehen
50	55	unsicher
40	45	deutliches Fliehen.

Die Verschiebung von 45 auf 50 cm entspricht einer Lichtstärkenverminderung von 1 auf 0,81; so geringe Lichtstärkenabnahmen genügen somit schon zur Auslösung leicht wahrnehmbarer Flucht-bewegungen der *Culex*-Larven.

Untersuchungen mit grauen Papieren nahm ich unter anderem in folgender Weise vor:

Bei einer Reihe von Versuchen im hellen Zimmer hielt ich wieder, ähnlich wie bei den oben zuerst geschilderten, zunächst einen weißen oder hellgrauen Karton so in die Nähe des Behälters, daß das von ihm diffus zurückgeworfene Licht zu den Tieren gelangte, und ersetzte dann rasch den ersten durch einen dunkler grauen Karton. Bei einigen solchen Versuchen, bei welchen ich das Lichtremissionsvermögen der tonfreien grauen Papiere mittels der HERING'schen Kreismethode¹⁾ bestimmte, ergab sich z.B. folgendes:

Wurde ein hellgraues Papier vom Kreiselwerte 155° (das also gleich erschien mit einem Grau, welches am Kreisel bei Rotieren eines aus Normalweiß gebildeten Sektors von 155° vor lichtlosem Grunde sichtbar war), rasch durch ein solches vom Kreiselwerte 75° oder 80° ersetzt, so flohen die Tiere lebhaft nach unten. Das Gleiche war der Fall, wenn nach einem Grau vom Kreiselwerte 100° ein solches vom Kreiselwerte 70° wirkte. Doch waren dies noch nicht die geringsten Lichtstärkenunterschiede, die bei dieser Versuchsanordnung zu Flucht-bewegungen Anlaß gaben.

In anderen Versuchen brachte ich eine mattweiße quadratische Fläche von 15 cm Seitenlänge dauernd in die Nähe der Tiere an die Zimmerseite des Behälters. Wenn ich nun eine mattschwarze (aus

1) E. HERING, Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn, in: Handbuch der gesamten Augenheilkunde, Vol. 1, Teil 3, Kap. 12, p. 65.

Tuchpapier gebildete) quadratische Fläche von 5 cm Seitenlänge, die ich an einem langen dünnen Drahte befestigt hatte, rasch nach der Mitte der weißen Fläche vorschob, so daß sie also den neunten Teil der letzteren bedeckte, so eilten die Tiere rasch nach unten usw.

Wie kleine Reizflächen schon zur Auslösung der Flucht-bewegungen bei der geschilderten Anordnung genügen können, geht z. B. daraus hervor, daß eine kreisförmige mattweiße Fläche von nur 4 cm Durchmesser, die zunächst in die Nähe des Behälters gebracht und dann rasch entfernt oder durch Verdecken unsichtbar gemacht wird, lebhaftes Fliehen der Larven bedingt.

Bei weiteren Versuchen suchte ich zu ermitteln, wie lange ein bestimmtes Reizlicht gewirkt haben muß, damit sein Schwinden Flucht der Tiere veranlaßt. Im Innern eines passenden Tunnels befand sich eine 500kerzige Nernstlampe, deren Licht durch eine in Lampenhöhe angebrachte kreisrunde Öffnung an der im übrigen durch eine mattschwarze Fläche verdeckten Stirnseite des Tunnels zu den Larven gelangte, die gleichfalls genau in Lampenhöhe etwa 50 cm von der Lichtquelle entfernt im hellen Zimmer aufgestellt waren. Die Öffnung an der Stirnseite des Tunnels war mit einem photographischen Momentverschluß versehen, der in der üblichen Weise mittels Gummiballons für kürzere oder längere Zeit geöffnet werden konnte. War der Apparat zunächst geschlossen und wurde der Verschluß geöffnet, so daß plötzlich das helle Licht der Nernstlampe auf die Tiere fiel, so floh keines nach unten; wohl aber erfolgte lebhaftere Fluchtbewegung im Moment des Schließens. Hatte ich den Apparat so eingestellt, daß beim Auslösen des Verschlusses die Strahlen nur während etwa $\frac{1}{50}$ — $\frac{1}{100}$ Sekunde auf die Tiere fielen, so erfolgte kein Fliehen; wurde dagegen der Verschluß $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{3}$ Sekunde oder auch etwas kürzer geöffnet, so flohen beim Schließen die meisten Tiere lebhaft nach unten.

Das große Interesse dieser Versuche liegt darin, daß sie wieder eine neue Ähnlichkeit zwischen den Lichtwahrnehmungen der fraglichen Insecten und jenen des Menschen aufdecken: denn auch für unser Auge ist bekanntlich die scheinbare Helligkeit eines Reizlichtes bei sehr kurzer Belichtungsdauer wesentlich geringer als bei längerer. Das sogenannte „Ansteigen der Empfindung“ ist durch diese Versuche auch für das Insectenauge nachgewiesen, und es ergibt sich aus dem Gesagten leicht der Weg, auf dem einschlägige Fragen messend weiter zu verfolgen sind.

Nach allen bisher mitgeteilten Beobachtungen lag es nahe, auch mit farbigen Reizlichtern Beobachtungen anzustellen; das Folgende zeigt, wie geeignet unsere Tiere auch für diese Versuche sind. Ich stellte eine größere Zahl frei farbiger Flächen von gleicher Größe her, indem ich geeignete Kartons mit mattfarbigen Papieren bespannte und an einer Seite mit einem passenden kleinen Griffe versah. Für jedes der farbigen Papiere hatte ich nach den bekannten Methoden HERING's den farblosen Helligkeitswert ermittelt; bei einem Teile meiner Versuche war außerdem noch eine total farbenblinde Dame anwesend, die bei jeder in den folgenden Versuchen benutzten Kombination von farbigen Flächen deren relative Helligkeiten für ihr eigenes Auge angab. Neben den farbigen benutzte ich noch eine Reihe farblos grauer Kartons von gleicher Größe wie jene.

Die Versuche nahm ich wieder im hellen Zimmer vor, indem ich die Kartons etwa 10 cm vom Behälter entfernt so auf die Zimmerseite des letzteren hielt, daß das von ihnen zurückgeworfene Licht zu den Tieren gelangte. Danach wurde der betreffende farbige Karton durch einen andersfarbigen oder farblosen ersetzt, der rasch vor den ersten geschoben wurde.

Wenn man einen dunkelgrauen Karton rasch durch einen hellgrauen ersetzt, fliehen die Tiere nie, im umgekehrten Falle dagegen lebhaft. Ließ ich abwechselnd eine frei blaue und eine frei rote Fläche auf die Tiere wirken, so flohen die Tiere regelmäßig bei Erscheinen des für uns viel helleren Rot, nie aber bei Erscheinen des für uns viel dunkleren Blau. Der total farbenblinden Dame erschien das Rot tief dunkelgrau, das Blau viel heller grau. Auch wenn ich zuerst eine frei grüne, danach eine für mich beträchtlich hellere rötlich-gelbe Fläche wirken ließ, flohen die Tiere, so wie sie es bei beträchtlicher Lichtstärkenabnahme tun. Auch der total Farbenblinden erschien das rötliche Gelb beträchtlich dunkler grau als das Grün.

Um dem mit den einschlägigen Verhältnissen nicht Vertrauten eine Vorstellung von den hier in Betracht kommenden Werten zu geben, stelle ich die Zahlen zusammen, die HERING (1891) bei Kreiselgleichungen für einen total farbenblinden Menschen mit verschiedenen Pigmentpapieren (zum Teile den gleichen, die ich für meine Tiere benutzte) ermittelte.¹⁾ HERING fand:

1) E. HERING, Untersuchung eines total Farbenblinden, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 49.

360° Farbe	für den total Farbenblinden gleich dem Gemisch aus			
1. Bläulich-Rot (Purpur)	13 ⁰	Weiß	+	347 ⁰ Schwarz
2. Gelblich-Rot (Spektralrot)	5,5	"	+	354,5 "
3. Rotgelb (Orange)	37	"	+	323 "
4. Gelb (Chromgelb)	136,5	"	+	223,5 "
5. Gelblich-Grün (Arsengrün)	228	"	+	132 "
6. Grün	152	"	+	208 "
7. Grünblau	109,5	"	+	150,5 "
8. Blau	88,3	"	+	271,7 "
9. Rotblau (Violett)	47,5	"	+	312,5 "

Wenn also auf die Tiere nach einem Blau, dessen Wert = 88,3⁰ Weiß ist, ein Rot wirkt, dessen Wert nur = 5,5⁰ Weiß ist, und wenn dieselben sich in den hier in Betracht kommenden Beziehungen wie total farbenblinde Menschen verhalten, so ist zu erwarten, daß sie lebhaft nach unten fliehen; denn die vorher mitgeteilten Versuche mit verschiedenen grauen Flächen haben gezeigt, daß diese Fluchtbewegungen auch schon bei wesentlich geringeren Lichtstärkenverminderungen erfolgen.

Die hier nur kurz angedeuteten Versuche mit Pigmentpapieren lassen sich in der mannigfachsten Weise variieren; einige wenige Beispiele mögen genügen. Hielt ich ein für mich sehr helles Rot an den Behälter und ersetzte es dann rasch durch ein für mich sehr viel dunkleres, fast schwarzes Grau, so regten sich die Tiere nicht (der total Farbenblinden erschien das Grau gleich dunkel wie das Rot). Wurde umgekehrt ein mittleres Grau durch ein für uns viel helleres Rot ersetzt, so erfolgte rasche Flucht der Tiere. Hält man dauernd eine bestimmte graue oder eine frei blaue Fläche an den Behälter und bewegt über diese mäßig rasch einen ca. 2—3 cm breiten Streifen eines für uns viel heller erscheinenden Rot, so fliehen viele Tiere nach unten. Ein gleiches geschieht bei Bewegungen eines für uns leicht rötlich gelben Streifens über eine blaue oder grüne Fläche. Hält man eine rote Fläche an den Behälter und zieht sie dann rasch weg, so bewegen die Tiere sich nicht; eine in gleicher Weise vorgehaltene und dann weggezogene blaue Fläche veranlaßt lebhaft Flucht der Tiere.

Bei allen diesen, von mir lange fortgesetzten Versuchen verhielten sich die *Culex*-Larven also wieder so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten ähnliche oder die gleichen sind wie die eines total farbenblinden Menschen. Die Ergebnisse wären völlig

unverständlich, wenn man den Tieren einen wie immer gearteten Farbensinn zuschreiben wollte; sie sind ohne weiteres verständlich, ja vorauszusagen, wenn man ihnen die Sehqualitäten des total farbenblinden Menschen zuschreibt. Das besondere Interesse dieser Beobachtungen liegt darin, daß es auf dem hier eingeschlagenen Wege zum ersten Male möglich geworden ist, den Lichtsinn bei niederen Wirbellosen auch ohne besondere instrumentelle Hilfsmittel und ohne Dunkelzimmer, lediglich mittels Pigmentpapieren, nach den Methoden der wissenschaftlichen Farbenlehre zu untersuchen; es ist damit auch dem Laien in der Farbenphysiologie die Möglichkeit gegeben, eine Vorstellung von den merkwürdigen Erscheinungen zu gewinnen, die uns so wertvolle Aufschlüsse über den Lichtsinn der fraglichen Insekten geben.

Die biologische Bedeutung der Flucht der *Culex*-Larven bei Belichtungsabnahme ist jedenfalls darin zu suchen, daß den an der Wasseroberfläche hängenden Larven die Annäherung eines Feindes, z. B. Vogels, sich im allgemeinen durch Beschattung verrät, und daß die Tiere in tieferen Wasserschichten vor ihren Feinden sicherer sind. Nun habe ich aber schon früher eine ganz andere, der ersten scheinbar bis zu einem gewissen Grade entgegengesetzte Reaktion unserer Tiere nachgewiesen: ich fand, daß *Culex*-Larven, die infolge der Beschattung (oder auch infolge von Erschütterung) auf den Boden geflohen waren, hier lebhaft vom Lichte wegfliehen. Diese, nach der üblichen Bezeichnungsweise als „negativer Phototropismus“, nach der von mir vorgeschlagenen¹⁾, wie mir scheint zweckmäßigeren, als Skototropismus zu bezeichnenden Fluchtbewegungen sind bei gleichem Adaptationszustande um so lebhafter, je größer die Lichtstärke des Reizlichtes, und für eine und dieselbe Lichtstärke um so lebhafter, je weiter vorgeschritten die Dunkeladaptation der Tiere ist; so zeigten z. B. Tiere, die im hellen Zimmer gestanden hatten, bei Nähern einer kleinen elektrischen Taschenlampe nur unbedeutende Bewegungen vom Lichte weg, während die gleichen Tiere, nachdem sie 10—12 Minuten im Dunkeln gestanden hatten, bei Nähern der gleichen Lampe aufs lebhafteste nach der dunkelsten Ecke ihres Behälters flohen und sich hier zusammendrängten. Offenbar sind auch diese Fluchtbewegungen dadurch ver-

1) Vergleich. Physiologie des Gesichtssinnes, p. 155.

anlaßt, daß unsere Larven in der Natur im allgemeinen da am besten vor ihren Feinden geschützt sind, wo es am dunkelsten ist.

Diese eigentümliche Doppelreaktion: einerseits bei Lichtstärkenabnahme Flucht von der Oberfläche in die Tiefe, andererseits für die am Boden befindlichen Tiere bei Lichtstärkenzunahme Flucht vom Lichte weg, ist ohne Beispiel unter den bisher bekannten Lichtreaktionen im Tierreiche und für das Verständnis der fraglichen Vorgänge sowie für die ganze Lehre vom Phototropismus von besonderer Wichtigkeit (s. u.).

Nachdem die Larven 8 Tage im Zimmer gestanden hatten, ging ein großer Teil derselben innerhalb eines Tages in die bekannte, kommaförmige Puppenform über; am 1. und 2. Tage nach der Umwandlung flohen die Puppen bei abnehmender Belichtung noch ebenso wie die Larven lebhaft nach unten, diese Flucht erfolgte aber jetzt durch ganz andere Bewegungen (insbesondere lebhaftes Schnellen des Schwanzes) als vorher jene der Larven. 2—3 Tage alte Puppen reagierten nur noch träge oder nicht mehr auf Belichtungsabnahme.

In weiteren Versuchen wurden *Culex*-Larven im Spektrum in einem kubischen Glasgefäße mit drei Abteilungen so aufgestellt, daß das eine Fach von Rot und Orange, das zweite von Gelb und Grün, das dritte Fach von Blau und Violett durchstrahlt war.¹⁾ Die Tiere flüchteten, wenn an den Behälter geklopft wurde, vor dem Lichte nach der von der farbigen Lichtquelle abgekehrten Wand, der gegenüber nun eine von einem wagerechten Glühfaden gebildete Lichtquelle angezündet wurde. Bei passender Steigerung der Lichtstärke dieser zweiten Lichtquelle flüchteten die Tiere im grün bestrahlten Fache von der spektralen Lichtquelle weg, dagegen die Tiere in dem rot und in dem blau bzw. violett bestrahlten Fache von der kompensatorischen Lichtquelle weg. Die Versuche führen leicht zu gleich eindringlichen Ergebnissen wie meine früheren analogen Versuche bei *Artemia*. —

Die hier mitgeteilten neuen Befunde können auch dem Fernstehenden eine gute Vorstellung von der Bestimmtheit geben, mit der die von mir vertretenen Anschauungen über den Lichtsinn der fraglichen Tiere als zutreffend zu bezeichnen sind. Als Maßstab für die Brauchbarkeit einer Theorie gilt mit Recht, daß sie nicht

1) Die Anordnung war im wesentlichen die gleiche, wie die von mir zur Untersuchung von *Artemia salina* benutzte (in: Arch. ges. Physiol., Vol. 142, p. 440).

nur die ermittelten Tatsachen genügend erklärt, sondern daß sie auch die unter beliebig gewählten experimentellen Bedingungen zu erwartenden Erscheinungen mit Sicherheit voraussagen gestattet. In welchem Umfange solches für meine Auffassung vom Sehen der Tiere zutrifft, habe ich früher für Fische und eine große Zahl von Wirbellosen dargetan. Daß ein gleiches auch für unsere *Culex*-Larven gilt, zeigen die hier mitgeteilten Beobachtungen: Wirken zwei beliebig gewählte farbige Lichter nacheinander auf diese Tiere, so läßt sich das Verhalten der letzteren mit Sicherheit voraussagen, sobald der Helligkeitswert der beiden farbigen Lichter für das total farbenblinde Menschenauge bekannt ist. Auch aus solchen Gesichtspunkten ergibt sich die Unzulänglichkeit einiger neueren Versuche zur Verteidigung der üblichen Annahme eines Farbensinnes bei Fischen und gewissen Insecten.

In früheren Darstellungen habe ich wiederholt die Unvereinbarkeit der LOEB'schen Tropismenhypothese mit zahlreichen von mir gefundenen und leicht nachzuprüfenden Tatsachen dargetan. LOEB hat nun kürzlich (1911) abermals einen Versuch gemacht, seine Anschauungen durch folgende, an eine frühere Darstellung von mir anknüpfende Betrachtung besser mit den Tatsachen in Einklang zu bringen; er schreibt (in: Handbuch der vergleichenden Physiologie von WINTERSTEIN): „... Der Raum enthält reflektirende Partikel, in der Luft und im Wasser. So kommt es, dass ein im gelben Teile des Spektrums befindlicher Organismus ausser von gelben auch von roten, grünen und blauen Strahlen getroffen wird, welche von den Staubpartikelchen oder den im Wasser suspendirten Teilchen reflektirt werden. Wenn nun die grünen Strahlen wirksamer sind als die roten, so wird ein solcher Organismus nicht geradeaus zur Lichtquelle schwimmen, sondern etwas gegen das grüne Ende des Spektrums aus der Geraden abweichen. Infolge dieser optischen Unvollkommenheit können diese Versuche benützt werden, um die relative heliotropische Wirksamkeit der Strahlen verschiedener Wellenlängen zu ermitteln.“ Die Unhaltbarkeit auch dieser, mit bekannten physikalischen Tatsachen in auffälligem Widerspruche stehenden Betrachtung ist so einleuchtend, daß ich gehofft hatte, letztere mit Stillschweigen übergehen zu können; da sie aber neuerdings von EWALD (1912), einem Schüler von LOEB, aufs neue vorgebracht und zu ungerechtfertigten Angriffen gegen mich¹⁾ benutzt wird, muß ich

1) EWALD schreibt u. a., LOEB sei völlig im Recht mit seiner An-

wenigstens mit einigen Worten auf die fragliche Hypothese eingehen.

Bereits in meiner ersten Mitteilung über den Lichtsinn bei Fischen (1909) hatte ich bei Erörterung der Frage, durch was die Fische im Parallelwandbehälter bestimmt werden, im Spektrum nach der Stelle des Gelbgrün bis Grün zu schwimmen, auf die Notwendigkeit hingewiesen, „an das in den Glaswänden und im Wasser selbst zerstreute Licht zu denken“. Ich gab ferner schon damals durch einen einfachen Versuch eine anschauliche Vorstellung davon, wie verschwindend klein selbst in nicht ganz klarem Wasser diese reflektierten Lichtmengen gegenüber jenen sind, welche direkt von der Lichtquelle kommend die Tiere treffen; ich schrieb: „Blickt man von oben in ein solches von der Seite bestrahltes Bassin, so nimmt man im allgemeinen am Wasser keine Farbe wahr, sondern, wenn dasselbe nicht sehr klar ist, ein äusserst schwaches Grau, das entsprechend der Gegend des Gelbgrün bis Grün am hellsten erscheint.“ „Bei sehr lichtstarken Spektren und nicht sehr klarem Wasser kann entsprechend dem Rot das Wasser einen schwach roten Ton zeigen.“ Es sind also unter den hier in Betracht kommenden Verhältnissen die an Glas und Wasser zurückgeworfenen Lichtmengen so gering, daß sie im allgemeinen bei nicht sehr lichtstarken Spektren auch von einem farbentüchtigen Auge nicht als Farbe, sondern nur als farbloses Grau wahrgenommen werden.

EWALD schreibt: „ein Tier, das auf einer Seite eines Troges schwimmt, auf dem ein Spektrum entworfen ist, z. B. im Violett, wird sowohl von den violetten Strahlen der Lichtquelle selbst getroffen als auch von dem blauen, grünen und gelbgrünen Licht, das an der Stirnwand des Troges zerstreut wird, wie man mit blossem Auge sehen kann“. Der Autor meint nun, daß

nahme, daß die phototactischen Tiere sich in der Richtung der Lichtstrahlen bewegten, und gegenteilige Feststellungen, wie die meinigen, beruhten entweder auf ungenügender Beobachtung oder ungenauer Überlegung (inaccurate reasoning). Ich hätte die von ihm erwähnten Tatsachen übersehen und die Tropismentheorie falsch interpretiert. Demgegenüber genüge der Hinweis, daß LOEB und EWALD sich selbst von der Genauigkeit meiner Beobachtungen durch Nachprüfung und Bestätigung derselben überzeugt haben und daß LOEB's ganze Tropismenhypothese sich auf ungenügender Beobachtung mit seinen Glaslichtmethoden aufbaut, deren Unzulänglichkeit er selbst nach Kenntnisnahme meiner Arbeiten anerkannt hat.

die Tiere, indem sie durch das Licht gerichtet werden, einer Linie folgen, die genau durch das Parallelogramm der Kräfte bestimmt sei. Diese Angabe erledigt sich schon durch die Tatsache, daß der Autor nur die verschiedenen Wellenlängen, nicht aber die enorm verschiedenen Intensitäten der von ihm in Betracht gezogenen Strahlen berücksichtigt. Er hat nicht einmal den Versuch gemacht, die für die Konstruktion seines Parallelogramms unentbehrlichen relativen Größen der beiden Kräfte zu schätzen, die von ihm hier allein als wirksam angesehen werden. Er berücksichtigt nur jene Strahlen, von welchen die Tiere eben direkt getroffen werden, von den im Wasser etc. reflektierten nur solche von der dem Grün entsprechenden mittleren Wellenlänge und unter diesen nur solche von einer einzigen Richtung. Aber daneben werden die Augen der Tiere doch auch von den reflektierten Strahlen des Blau und Violett getroffen, und zwar treffen die nur einmal reflektierten, wenn die Tiere sich z. B. im Blaugrün oder grünlichen Blau befinden, in entgegengesetzter Richtung auf die Augen wie die einmal reflektierten grünen. Da auch die kurzwelligen Strahlen eine ansehnliche „richtende“ Wirkung haben — nahm doch LOEB selbst, bevor ihm meine Untersuchungen bekannt wurden, an, daß die stärker brechbaren Strahlen ausschließlich oder doch stärker wirksam sein sollten als die schwächer brechbaren —, so ist nicht angängig, sie bei Konstruktion jenes Kräfteparallelogramms zu übergehen. Die reflektierten Strahlen gelangen außerdem aus ganz verschiedenen Richtungen des Raumes zu den Augen, während LOEB und EWALD nur die in einer bestimmten Ebene einfallenden berücksichtigen. Über die Wirkungsgröße der Summe aller dieser Strahlen im LOEB'schen Sinne fehlen alle Kenntnisse.

EWALD wählt also auf Grund von LOEB's unhaltbarer Annahme einfach von zahllosen, aus zahllosen Punkten des Raumes auf die Augen wirkenden Kräften zwei einer Ebene angehörende aus und glaubt mit ihnen ein Parallelogramm konstruieren zu können, ohne das Größenverhältnis beider auch nur schätzungsweise zu kennen.

Dafür, daß die „phototactischen“ Bewegungen der Tiere nicht entfernt nach dem Parallelogramm der Kräfte erfolgen, finden sich unter den von mir früher mitgeteilten Versuchen zahlreiche Beispiele; ein gleiches lehren aufs neue und besonders schlagend die hier mitgeteilten Beobachtungen an *Culex*-Larven.

Nach EWALD sollte ich die Ansicht geäußert haben, die phototactischen Tiere wählten ihren Weg nach der Stelle stärkster Belichtung (to the field of strongest illumination). Auch mit diesem unrichtigen Zitat zeigt EWALD, daß er das Wesentliche der einschlägigen Untersuchungen noch nicht erkannt hat. Eines der wichtigsten unter meinen Ergebnissen ist ja der Nachweis, daß für die Bewegungsrichtung der Tiere wesentlich die Helligkeit, nicht aber die Lichtstärke bestimmend ist. Die Tiere sammeln sich im Gelbgrün und Grün des Spektrums, nicht, weil es hier für sie am lichtstärksten, sondern weil es hier für sie am hellsten ist. Da insbesondere bei Benutzung von nicht spektral zerlegtem Lichte im allgemeinen die lichtstärksten Stellen auch die hellsten sind, wurde von früheren Autoren vielfach nicht zwischen Helligkeit und Lichtstärke unterschieden, wiewohl die Notwendigkeit einer solchen Unterscheidung seit HERING'S klassischen Untersuchungen wohl ziemlich allgemein anerkannt ist.

EWALD schreibt mir hier also eine Anschauung zu, deren Widerlegung eine der Hauptaufgaben meiner einschlägigen Untersuchungen gewesen ist.

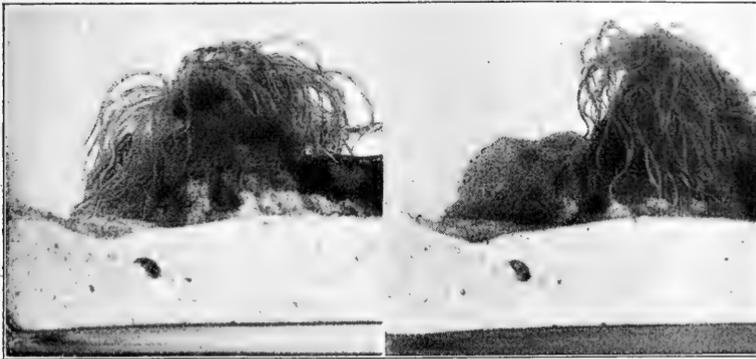
V. Beobachtungen über den Lichtsinn bei Cölenteraten.

Die Angaben über Lichtempfindlichkeit bei Actinien und bei *Cereanthus* sind so spärlich und einander zum Teile so widersprechend (s. u.), daß die folgenden neuen Beobachtungen, die ich an solchen gelegentlich machen konnte, trotz ihrer Unvollständigkeit einiges Interesse haben dürften.

Ein *Cereanthus*, den ich durch die Freundlichkeit von Herrn Kollegen CORI erhielt, lag eine Reihe von Tagen in meinem Aquarium, ohne sich in den Sand einzugraben; wurde in dem mäßig belichteten Raume eine gewöhnliche elektrische Taschenlampe neben dem Tiere an die Aquariumwand gehalten, so begann regelmäßig 10—12 Sekunden später der Körper mit den Tentakeln sich dem Lichte zuzukehren; etwas rascher und ausgiebiger wirkte eine in gleicher Weise vorgehaltene, in lichtdichter Hülse eingeschlossene Nernstlampe, deren Licht durch eine am vorderen Ende der Hülse angebrachte Konvexlinse gesammelt wurde. Die bei dem Tiere ausgelösten Bewegungen waren am ausgesprochensten, wenn die Gegend der Tentakelbasis bestrahlt wurde.

Hatte sich, infolge von Bestrahlung von links her, der *Cereanthus* ganz nach dieser Seite gewendet und wurde nun die Lampe so gehalten, daß ihre Strahlen von rechts her auf die Tentakelbasis fielen, so hatte sich nach einer bis höchstens 2 Minuten der ganze

Tentakelkranz um nahezu 180° nach der rechten Seite gekehrt (vgl. Fig. H).



Belichtung von links.

Belichtung von rechts.

Fig. H. *Cereanthus*.



Belichtung von links.

Belichtung von rechts.

Fig. J. *Bunodes*.

Versuche mit farbigen Lichtern, die ich in verschiedenen Modifikationen oft wiederholte, waren bisher ohne Ergebnis; selbst wenn ich eine lichtstarke Nernstlampe dicht an das Aquarium hielt, waren nach Zwischenschalten roter oder blauer Gläser keine Bewegungen mehr auszulösen.

Daß bei diesen Versuchen nicht etwa eine thermische Wirkung in Betracht kommen konnte (s. u.), war leicht durch direkte Messung nachzuweisen; brachte ich ein Thermometer an die Stelle des Tentakelkranzes ins Bassin, so stieg bei gleicher Bestrahlung das Quecksilber nicht merklich, auch wenn ich die Kugel mit schwarzem Tuche umwickelt hatte.

Verschiedene Arten von Actinien, bei welchen ich häufig Bestrahlungsversuche vornahm, zeigten bei Belichtung keine merkliche Veränderung. Bisher fand ich allein für *Bunodes gemmaceus* bei gleicher Belichtungsweise, wie sie vorher beschrieben wurde, regelmäßig eine zum Teile sehr ausgesprochene Neigung, sich zur Lichtquelle zu kehren. Auch hier verflossen zwischen dem Beginne der Belichtung und der ersten sichtbaren Bewegung der Tentakel ca. 10—12 Sekunden, und auch hier war wesentlich die Belichtung der Tentakelbasis wirksam. Wurde nur ein Teil der letzteren ausgiebig bestrahlt, so führte die Wendung zum Lichte nicht selten zu einer ausgesprochenen Knickung, wie sie insbesondere die linke Abbildung in Fig. J zeigt.

Auch hier gelang es mir bei Benutzung farbiger Lichter bisher nicht, Bewegungen hervorzurufen. Hier wie dort sind verhältnismäßig hohe Intensitäten zur Auslösung der Bewegungen erforderlich.

Von früheren Untersuchungen über Lichtreaktionen bei Actinien und *Cereanthus* sind mir folgende bekannt geworden:

BRONN (1859) erwähnt die Lichtempfindlichkeit verschiedener Cölenteraten. „Ein greller Lichtstrahl, plötzlich auf *Edwardsia* oder *Cereanthus* fallend, erschreckt sie so, dass sie ihre Tentakel rasch einziehen, welche erstere nur langsam wieder entfaltet, während letzterer im hellen Sonnenlicht immer halb zusammengezogen bleibt und seine Tentakel nur im Schatten entfaltet.“ FISCHER (1888) erwähnt eine Form von *Edwardsia* (*E. lucifuga*), die, nach Angabe von QUATREFAGES, im Schatten sich ausbreiten soll; der schwächste Lichtstrahl bedinge rasches Einziehen der Tentakel und des Kopfes (*capitule*); ebenso soll ein Pfiff oder sonst ein Geräusch die Einziehung herbeiführen. (Eine Bestätigung dieser Angaben ist mir nicht bekannt geworden.) Für *Edwardsia callimorpha* gibt er an, sie scheine lichtscheu, da sie gewöhnlich ihre Scheibe vom Lichte abkehre.

Über Lichtempfindlichkeit bei Actinien habe ich folgende Angaben gefunden:

NAGEL (1894) schreibt: „Lichtempfindlichkeit fehlte bei den meisten Arten durchaus. Besonders *Adamsia* habe ich mehrfach geprüft, fand aber selbst bei plötzlicher Sonnenbestrahlung nach vorheriger tiefer Beschattung keine augenblicklich eintretende Reaction. . . Öfters beobachtete ich, dass Adamsien unter dem Einflusse direkten Sonnenlichtes nach 10 bis 20 Sekunden unruhig wurden, auch wohl nach noch längerer Zeit sich contrahirten; dies war aber offenbar nur Äusserung von Temperatursinn, welcher, wie früher mitgeteilt, wohl entwickelt ist.“ Weiter macht NAGEL (1896) folgende Angaben: „Bei *Actinia*, *Anemonia*, *Adamsia* suchte ich vergeblich nach Äusserungen von Lichtempfindlichkeit, selbst direkte Sonnen-

bestrahlung erzeugte entweder keine Reaction oder doch erst ganz spät, indem sich dann das Thier bewegte, bzw. zusammenzog. Da inzwischen eine Minute oder mehr vergangen war, ist der ursächliche Zusammenhang sehr zweifelhaft. Was BRONN von *Cereanthus* berichtet, kann ich bestätigen und hinzufügen, daß nicht nur direktes Sonnenlicht, sondern auch ein plötzlich auf das vorher dunkel gehaltene Thier auffallendes helles Tageslicht die Tentakeln zur Contraction bringt. Beschattungsreaction konnte ich bei keiner Actinie erzielen.“ Die Retraction der Tentakel von *Cereanthus* erfolgte $\frac{1}{2}$ —1 Sekunde nach der Belichtung.

B. SCHMID (1911) fand bei *Cereactis aurantiaca* nach völliger Verdunklung den Körper langgestreckt, die Tentakel eingezogen. Bei plötzlicher Einwirkung vollen Tageslichtes zog sich der Körper zusammen, die Tentakel breiteten sich rosettenartig aus, vielfach so, daß der ganze Leib davon bedeckt war; die Rosette stellt sich in der Richtung der Sonne ein. Bei gedämpftem Lichte bewegte sich das Tier der belichteten Stelle zu. Gelb und Rot (Farbfilter) sollen anders wirken als Grün und Blau, doch gibt der Autor nicht an, worin die Verschiedenheit bestand. Der Übergang von der Dunkel- zur Hellstellung erfolgte „in kurzer Zeit“, das Umgekehrte in 5—7 Minuten.

VI. Zusammenfassung.

1. Untersuchungen über die Färbungen der Gewässer mit Hilfe der von mir entwickelten Methoden lehren, daß die bei verschiedenen Fischen als „Hochzeitskleid“, d. h. als „auf das Auge berechneter“ Schmuck, aufgefaßten Farben unter den biologischen Verhältnissen, unter welchen sie zur Wirkung kommen sollen, selbst von einem farbentüchtigen Auge nicht als Farben wahrgenommen werden können. So kann z. B. das als besonders starke Rotfärbung des Bauches auftretende „Hochzeitskleid“ des Königssee-Saiblings nicht eine zur Anlockung der Weibchen bestimmte Schmuckfarbe sein, da diese Fische in 60 m Tiefe laichen, rote und gelbe Färbungen an der Unterseite der Fische aber schon in 8—10 m Tiefe nicht mehr als Farbe wahrgenommen werden können. Damit entfällt die Berechtigung, bei anderen Fischen auftretende Färbungen ohne weiteres als „Schmuckfarben“ zu deuten.

2. v. FRISCH's Angaben über die Farbenanpassung der Pfrille sind sämtlich unrichtig. Die Farbe des Grundes hat keinen Einfluß auf die Färbung der Pfrille, und auch die Helligkeitsanpassung der letzteren an die Helligkeit des Grundes ist eine so mangelhafte, daß von einer Verwertung derselben zu wissenschaftlichen Lichtsinn- oder gar Farbsinn-Untersuchungen nicht die Rede sein kann.

Auch v. FRISCH's Angaben über das Verhalten der Pfrillen gegenüber farbigen und farblosen Attrappen sind sämtlich unrichtig.

3. Die von mir untersuchten jungen Aale werden, zum Unterschiede von anderen Süßwasserfischen, beim Aufsuchen ihrer Nahrung vorwiegend vom Geruche geleitet. Dabei sind sie ausgesprochen, aber nicht sehr stark lamprotrop (= „positiv phototropisch“). Im ultravioletten Lichte zeigen die jungen Aale (nicht aber erwachsene Tiere) lebhaftige Fluoreszenz an einem großen Teile ihrer Körperoberfläche.

4. Zur Untersuchung der *Culex*-Larven werden neue Methoden beschrieben; sie gestatten, ohne besondere instrumentelle Hilfsmittel und ohne besondere Kenntnis der Farbenlehre eine Vorstellung von den feinen und merkwürdigen Lichtreaktionen zu gewinnen, die uns so wertvolle Aufschlüsse über den Lichtsinn bei niederen Insecten geben.

Die mit diesen neuen Methoden erhaltenen Befunde entsprechen in allen Punkten den früher von mir auf anderen Wegen erhaltenen; die *Culex*-Larven verhielten sich stets so, wie es der Fall sein muß, wenn ihre Sehqualitäten jenen des total farbenblinden Menschen ähnlich oder gleich sind.

Die fraglichen Tiere zeigen zwei voneinander grundverschiedene Lichtreaktionen, indem sie einmal bei Beschattung nach unten fliehen, außerdem aber, wenn sie nach unten geflohen sind, bei Belichtung vom Lichte wegflehen.

Diese Versuche tun in besonders schlagender Weise die Unhaltbarkeit der LOEB'schen Tropismenhypothese dar.

5. Von den untersuchten Cölenteraten zeigen *Cereanthus* und *Bunodes gemmaceus* bisher nicht bekannte Lichtreaktionen, und zwar ausgesprochene Neigung, sich zum Lichte zu wenden.

C. W. Kreidels Verlag in Wiesbaden.

Über die

Richtung der Haare bei den Affenembryonen

nebst

allgemeinen Erörterungen über die Ursachen der Haarrichtungen.

Von

G. Schwalbe.

Mit 42 Textabbildungen und 13 Lichtdrucktafeln.

Preis 48 Mark.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Seit Januar 1913 erscheint:

Handbuch der Entomologie.

Bearbeitet von

Dr. C. Börner (St. Julien bei Metz), Prof. Dr. P. Deegener (Berlin), Prof. Dr. K. Eckstein (Eberswalde), Dr. J. Gross (Neapel), Dr. A. Handlirsch (Wien), Prof. Dr. O. Heineck (Alzey), Dr. K. Holdhaus (Wien), Dr. O. Prochnow (Berlin-Gr. Lichterfelde), Dr. L. Reh (Hamburg), Ew. Rübsaamen (Berlin), Prof. Dr. Chr. Schröder (Berlin-Schöneberg).

Herausgegeben von

Prof. Dr. Chr. Schröder,

Berlin-Schöneberg.

Es liegen vor:

Lieferung 1—3, enthaltend Band I, Bogen 1 bis 30.

Inhalt: Kap. 1. **Haut und Hautorgane.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin; nebst Anhang: **Die Organe zur Lautäußerung.** Von Dr. O. Prochnow, Gr. Lichterfelde-Berlin. S. 1—75, Abb. 1—38 und 1—12.) — Kap. 2. **Nervensystem.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. (S. 76—139, Abb. 39—78.) — Kap. 3. **Sinnesorgane.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. S. 140—233, Abb. 79—152.) — Kap. 4. **Der Darmtraktus und seine Anhänge.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. (S. 234—315, Abb. 153—211.) — Kap. 5. **Respirationsorgane.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. (S. 316—382, Abb. 212—274.) — Kap. 6. **Zirkulationsorgane und Leibeshöhle.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. S. 383—437, Abb. 275—319.) — Kap. 7 (zum Teil). **Muskulatur und Endoskelett.** Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. (S. 438—480, Abb. 320—345.)

Das hier beginnende Werk darf als ein Fundament für das Studium der Insekten angesprochen werden. Seit Kolbes „Einführung in die Kenntnis der Insekten“ gibt es kein deutschsprachiges Handbuch der Entomologie. Auch gibt es in der außerdeutschen Literatur kein Werk, das so reichhaltig wie dieses das Gebiet behandelt und die neuesten Ergebnisse der in letzter Zeit erheblich fortgeschrittenen Forschung erörtert. Dies wird erreicht durch die Heranziehung einer Anzahl der hervorragendsten Fachleute, die ihr Wissen und ihre Arbeitskraft in den Dienst dieses Werk gestellt haben.

Das Handbuch erscheint in etwa 14 Lieferungen im Umfang von je 10 Druckbogen und wird in 3 Bänden vollständig werden.

Preis jeder Lieferung 5 Mark.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Seit Januar 1912 erscheint:

HANDWÖRTERBUCH DER NATUR- WISSENSCHAFTEN

Herausgegeben von

Prof. Dr. E. Korschelt-Marburg (Zoologie), Prof. Dr. G. Linck-Jena (Mineralogie und Geologie), Prof. Dr. F. Oltmanns-Freiburg (Botanik), Prof. Dr. K. Schaum-Leipzig (Chemie), Prof. Dr. H. Th. Simon-Göttingen (Physik), Prof. Dr. M. Verworn-Bonn (Physiologie) und Dr. E. Teichmann-Frankfurt a. M. (Hauptredaktion).

Vollständig liegen vor:

- Band I. „Abbau — Black“.** Mit 631 Abbildungen im Text. (IX und 1163 Seiten.) Lex.-Form. 1912. Preis: 20 Mark, in Halbfranz geb. 23 Mark.
- Band II. „Blatt — Ehrenberg“.** Mit 1101 Abbildungen i. Text. (VIII und 1212 Seiten.) Lex.-Form. 1912. Preis: 20 Mark, in Halbfranz geb. 23 Mark.
- Band III. „Ei — Fluoreszenz“.** Mit 921 Abbildungen im Text. (VIII und 1236 Seiten.) Lex.-Form. 1913. Preis: 20 Mark, in Halbfranz geb. 23 Mark.
- Band VI. „Lacaze-Duthiers — Myriapoda“.** Mit 1048 Abbildungen im Text. (VIII und 1151 Seiten.) Lex.-Form. 1912. Preis: 20 Mark, in Halbfranz geb. 23 Mark.
- Band VII. „Nagelfluë — Pyridingruppe“.** Mit 744 Abbildungen im Text. (VII und 1172 Seiten.) Lex.-Form. 1912. Preis: 20 Mark, in Halbfranz geb. 23 Mark.

Im Laufe des Jahres 1913 erscheinen noch drei Bände und bereits in der ersten Hälfte des Jahres 1914 wird das ganze Werk fertig vorliegen.

Die Namen der Herausgeber bürgen für die vorzügliche Durchführung der großen Aufgabe.

Deutsche mitteilungs. Wochenschrift:

Also schon mehrfach betrachtet ein monumentales Werk, wie es deren wenige gibt. Durch die ganze Art der Anlage und der Durchföhrung des Planes wird das Werk auch seinem Inhalte nach einzig dastehen. Es handelt sich um nicht weniger als um eine enzyklopädische Darstellung des gesamten naturwissenschaftlichen Erkenntnisschatzes in einer Form, daß alle Kreise die im Naturwissenschaftlichen Interesse haben, Nutzen daraus ziehen können. Bei einem so verschiedenartigen Leserkreise ist es natürlich nicht leicht, die richtige Grenze hinsichtlich Umfang und Art der Darstellung zu finden. Aus den vorliegenden Lieferungen geht aber zur Genüge hervor, daß diese schwierige Aufgabe fast durchweg glänzend gelöst ist. Der Stoff ist in der Weise gruppiert, daß bei einem Hauptbegriff eine monographische Darstellung aller zusammengehörigen Begriffe gegeben wird (statt „Handwörterbuch“ wäre daher die Bezeichnung „Enzyklopädie“ richtiger). Durch die jedem Artikel vorangesetzte nummerierte Inhaltsangabe wird die Uebersichtlichkeit sehr erhöht. Kurze, gut gewählte Literaturangaben erleichtern ein weiteres Eindringen in die Materie. Von namhaften Gelehrten bearbeitet, die meist selbstständig auf dem betreffenden Gebiete tätig sind, geben die einzelnen Artikel eine genügend ausführliche, zuverlässige und bequeme Uebersicht über den gegenwärtigen Stand der Erkenntnis und sind bei aller Wissenschaftlichkeit doch so verständlich gehalten, daß auch Nichtspezialisten daraus Nutzen ziehen können. Von der Gedrucktbarkeit und Gediegenheit des Inhalts kann natürlich nur die direkte Anschauung überzeugen. Probehefte sind in jeder Buchhandlung erhältlich.) Um aber einen ungefähren Begriff zu geben, sei nur erwähnt, daß z. B. der Artikel „Abbildungslehre“ 30 „Algen“ 34 „Atmung“ 37 Seiten umfaßt. Die Ausstattung ist glänzend; insbesondere sind die zahlreichen, instruktiven Abbildungen hervorgehoben im ersten Bande allein 631). Sehr schätzenswert sind auch die biographischen Notizen über die bedeutendsten Forscher, die bei aller Kürze doch einen ganz hervorragenden Ueberblick über Leben und Wirken derselben geben. . . . Alles in allem handelt es sich um ein außergewöhnliches Werk, das, wie mit Recht im Prospekt gesagt wird, in der ganzen gelehrten Welt auf das größte Interesse rechnen darf und für jede große Bibliothek ein höchst wertvolles Buch ist. Insbesondere kann auch wissenschaftlich arbeitenden Ärzten die Anschaffung auf das warmste empfohlen werden. Moge die Summe von Arbeit, die in dem Werke steckt, und der Wagnis des Verlages, dessen Aufwendungen eine ungewöhnliche Höhe erreichen, auch durch einen vollen materiellen Erfolg belohnt werden!

W. Guttmann, Bromberg.

Diesem Heft liegen drei Prospekte bei, 1) von B. G. Teubner, Leipzig und Berlin, betr. „Zentralblatt für Zoologie, allgemeine und experimentelle Biologie“, 2) u. 3) von Gustav Fischer, Verlag in Jena, betr. „Greif, Richtlinien des Entwicklungs- und Vererbungsproblems“ und „Schreiber, Herpetologia europaea (2. Aufl.)“.

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE
DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

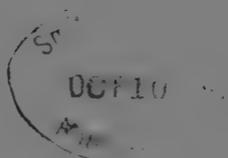
VON

PROF. DR. J. W. SPENGLER
IN GIESSEN

DREIUNDDREISSIGSTER BAND

VIERTES HEFT

MIT 7 TAFELN UND 33 ABBILDUNGEN IM TEXT



J E N A

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1913

Inhaltsübersicht.

Seite

BUDDENBROCK, W., Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere. Zweite Mitteilung. Mit 13 Abbildungen im Text	441
POLIMANTI, OSV., Contributi alla Fisiologia di Maja verrucosa M. EDW. II. Con Tavole 13—19 e 9 Figure nel testo	484
SCHWAN, ALBRECHT, Über die Funktion des Hexactinellidenskelets und seine Vergleichbarkeit mit dem Radiolarienskelet. Mit 11 Abbildungen im Text	603
ERHARD, H., Über die Quantitätsunterschiede zwischen der PFLÜGERSchen und der BRÜCKE-KÜLZ'Schen Glykogen-Bestimmungsmethode	617

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Neue Veröffentlichungen.

Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia“ 1898—1899. Im Auftrage des Reichsamtes des Innern herausgegeben von **Carl Chun**, Professor der Zoologie in Leipzig, Leiter der Expedition.

Bd. XII, Lfg. 4: **Die Pyrosomen.** Von G. Neumann. Mit 12 Tafeln, 1 Karte und 14 Abbildungen im Text. Preis: 35 Mark
(für Abnehmer der „Ergebnisse“: 29 Mark 50 Pf.)
Mit diesem Heft ist Bd. XII abgeschlossen.

Bd. XX, Lfg. 3: **Die Galatheiden der Deutschen Tiefsee-Expedition.** Von Franz Doflein, Freiburg i. Br. und Heinrich Balg, München. Mit 6 Tafeln, 1 Karte und 24 Abbildungen im Text. Preis: 22 Mark
(für Abnehmer der „Ergebnisse“: 18 Mark).

Denkschriften der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.

Band 17, Lfg. 2:

Zoologische und anthropologische Ergebnisse einer Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika. Ausgeführt in den Jahren 1903—1905 mit Unterstützung der Kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Von Dr. **Leonhard Schultze**, Professor der Geographie an der Universität Kiel.

Fünfter Band: **Systematik und Tiergeographie.** Zweite Lieferung. Mit 4 Tafeln und 14 Figuren im Text. 1913. Preis: 17 Mark.

Inhalt: Ein Beitrag zur Kenntnis der Rhynehoten-Fauna Südafrikas, insbesondere von Deutsch-Südwestafrika, Klein-Namaland und dem Kalaharigebiet. Von E. Schumacher. Kegel-Herzfelde bei Berlin. — **Cladoceren und Ostracoden aus Süd- und Südwestafrika.** Von E. v. Daday, Budapest. Mit 2 Tafeln. — **Decapode Crustaceen.** Von H. Balss, München. Mit 8 Figuren im Text. — **Hymenoptera fossoria. Teil I.** Von H. Bischoff, Berlin. — **Tunicata.** Von R. Hartmeyer, Berlin. Mit 2 Tafeln und 6 Figuren im Text.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere.

Zweite Mitteilung.

Von

Dr. W. v. Buddenbrock,

Assistent am Zoologischen Institut Heidelberg.

Mit 13 Abbildungen im Text.

Die vorliegende Arbeit ist eine direkte Fortsetzung und Ergänzung eines Aufsatzes, der unter gleichem Titel vor Jahresfrist erschienen ist.¹⁾ In diesem hatte ich eine Reihe von Versuchen mitgeteilt, die darauf abzielten, die Funktion der Statocysten einiger frei im Sande umherkriechender Tiere, *Arenicola* und *Synapta*, zu ergründen.

Hier sollen zunächst einige weitere Beobachtungen über *Arenicola* zur Sprache kommen. Vor allem aber möchte ich über die Ergebnisse einiger neuer Versuche berichten, die sich mit der Funktion der Statocysten einiger Sedentarien im engeren Sinne befassen, d. h. solcher Polychäten, die mehr oder weniger dauernd in einer selbstgefertigten Röhre wohnen.²⁾ Da ich hierbei auf die in

1) Ueber die Function der Statocysten im Sande grabender Meerestiere (*Arenicola* u. *Synapta*), in: Biol. Ctrbl., Vol. 32, No. 9.

2) Eine kurze vorläufige Mitteilung hierüber ist unlängst in: Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg (N. F.), Vol. 12, Heft 2 erschienen.

voriger Arbeit gewonnenen Resultate häufig werde zurückgreifen müssen, seien die hauptsächlichsten von ihnen im Folgenden kurz rekapituliert.

Es hatte sich ergeben, daß bei *Arenicola grubei* und *Synapta digitata* die im Kopfe gelegenen Statocysten im Dienste einer vertikal nach unten gerichteten Fluchtbewegung stehen, die eintritt, sobald man ein solches Tier aus dem Sande gräbt. Sie wirken dabei in der Weise, daß sie, ungeachtet der sonstigen Lage des Körpers, den Kopf, mit welchem das Einbohren erfolgt, vertikal nach unten krümmen. Der hierzu erforderliche Mechanismus ist sehr einfach: es ist nichts weiter nötig, als daß in den vordersten Segmenten die Längsmuskeln der jeweiligen Unterseite, die als solche durch die Lage der Statolithen in der Statocyste genau bestimmt ist, sich kontrahieren, während die der Oberseite erschlaffen. Die Methode der Untersuchung bestand hauptsächlich in sogenannten Ablenkungsversuchen. Eine *Arenicola grubei* z. B. wird in eine sandgefüllte Glasröhre getan und dieselbe alsdann horizontal gehalten. Der bohrende Kopf des Tieres erscheint sehr bald an irgendeinem Punkte der Unterseite der Glasröhre, worauf man diese um 180° um ihre Längsachse dreht. Sofort ändert auch der Wurm seine Bewegungsrichtung, sein Kopf wird nach kurzer Zeit an der neuen Unterseite des Glasrohres sichtbar. Dies beweist, daß er tatsächlich erdwärts kriecht, daß er positiv geotropisch ist. Die geschilderte Ablenkung gelingt nicht mehr, sobald man die Statocysten entfernt bzw. die Nervi statici durchschneidet, wodurch erwiesen ist, daß eben diese Organe die Vertikalbewegung hervorrufen.

Von dem Gedanken ausgehend, daß ein frei umherkriechendes Tier unmöglich dauernd erdwärts bohren kann, habe ich ferner zu ermitteln versucht, durch welche Faktoren das Aufhören des Vertikalreflexes bedingt sein möge. Bei *Arenicola grubei* tritt dies nach meinen Erfahrungen dann ein, wenn der Sandwiderstand, welchen der Wurm beim Bohren zu überwinden hat, ein gewisses Maß überschreitet, bei *Synapta digitata* dagegen hört die geotropische Bewegung auf, sobald das Tier gänzlich im Sande verschwunden ist. Ausgelöst wird der Vertikalreflex sowohl bei *Synapta digitata* als auch bei *Arenicola grubei* mit Sicherheit dadurch, daß man die Tiere aus dem Sande gräbt. Dagegen gelingt dies bei *Synapta* nicht durch mechanische Reizung des gänzlich im Sande verborgenen Tieres. Wie sich *Arenicola* in dieser Hinsicht verhält, ist noch unbekannt und soll nun in dieser Arbeit nachgeprüft werden. Manche andere

Frage, die ich in der ersten Mitteilung unerledigt lassen mußte, konnte leider auch diesmal nicht zur Entscheidung gebracht werden.

Neue Versuche mit *Arenicola*.

Die Versuche wurden im August und September dieses Jahres während eines 6wöchigen Ferienaufenthalts an der Zoologischen Station zu Roscoff in der Bretagne ausgeführt. Es finden sich dort nicht die gleichen *Arenicola*-Arten wie in Neapel, wo die früheren Versuche angestellt wurden. Ich war daher gezwungen, mit *A. marina* zu experimentieren, die sich leider nicht als sehr geeignet erwies. Mit *Synapta inhaerens* habe ich zwar auch einige Versuche unternommen — bezüglich ihres Verhaltens optischen Reizen gegenüber —, bin aber zu keinem endgültigen Ergebnis gelangt.

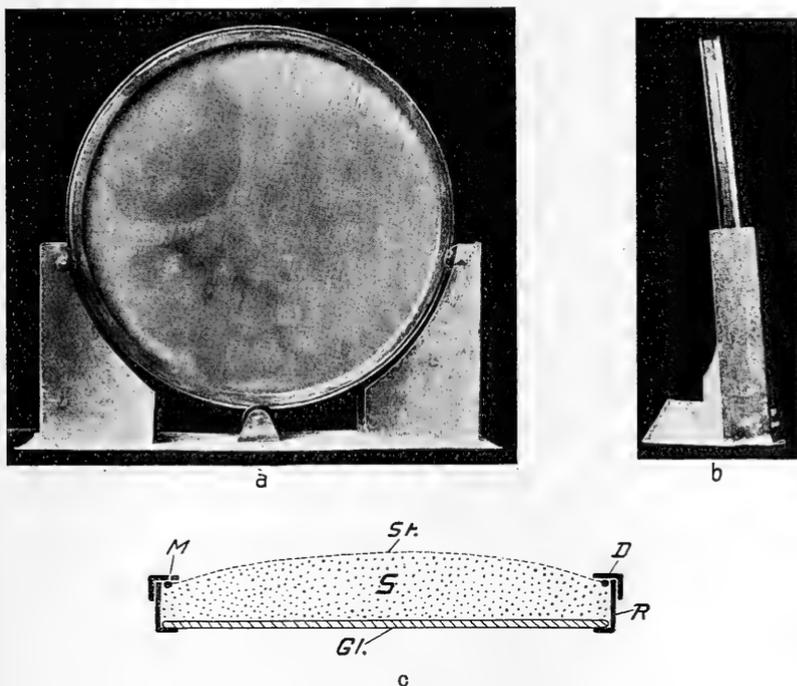


Fig. A.

Drehbares Aquarium zur Demonstration der geotropischen Bewegungen von *Arenicola*. H. Cozic-Roscoff phot.

a von vorn, b von der Seite gesehen. c schematischer Querschnitt.

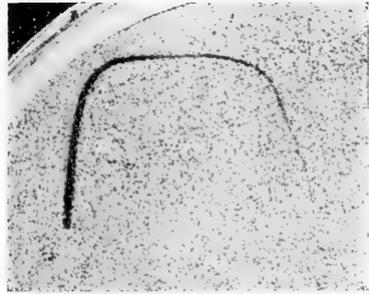
R Rahmen. D Deckel. Gl Glasbreiteite. St Stoffbreiteite. S Sand.

Ich beginne mit der Beschreibung eines Apparats, welcher dazu dient, die geotropischen Bewegungen von *Arenicola* anschaulicher zu demonstrieren, als es mit Hilfe der besprochenen horizontalen Glasröhre möglich ist. Das ihm zugrunde liegende Prinzip wurde bereits in Neapel angewandt, jedoch in einer sehr ungeschickten Form (Gaze-Aquarium). Das neue Modell, dessen Ausführung ich der geschickten Hand des Herrn Feinmechanikers RUNGÉ in Rohrbach bei Heidelberg verdanke, besteht, wie aus den beistehenden Photographien und Zeichnung (Fig. A a, b, c) ersichtlich ist, aus einem kreisförmigen sehr flachen Behälter, welcher zur Aufnahme des Sandes und des in ihm bohrenden Tieres dient, und einem Fußgestell mit 3 Rollen, auf welchem der Behälter beliebig um seine Achse gedreht werden kann. Der Behälter selbst setzt sich im wesentlichen aus 4 getrennten Teilen zusammen (siehe Fig. A c). Das wichtigste Stück ist der kreisförmige Metallrahmen *R*, welcher bei 30 cm Durchmesser eine Höhe von nur $1\frac{1}{2}$ cm besitzt und im Querschnitt so aussieht, wie es Fig. A c zeigt. Ihm ist der ebenfalls metallene Deckel *D* genau aufgepaßt. Die eine Breitseite des Behälters wird von einer Glasscheibe (*Gl*) gebildet, die andere von einem recht leichten und dehnbaren Stoff (*St*), der in einen Metallreifen (*Mr*) gespannt ist. Der Rahmen (*R*) hat an einer Stelle eine kleine, mit einem Schieber verschließbare Öffnung, durch welche der Sand in den Behälter eingefüllt wird, natürlich unter Wasser. Auch muß der Wurm gezwungen werden, sich von dieser Öffnung aus in den Sand einzubohren. Wie Fig. A b zeigt, läuft nun der drehbare Behälter etwas geneigt auf seinen drei Rollen. Nimmt man daher die Glasscheibe zur unteren der beiden Breitseiten, so wird der erdwärts kriechende Wurm gezwungen, dauernd an ihr entlang zu bohren, so daß man ihn während der gesamten Bewegung beobachten kann. Die Versuche werden nun so ausgeführt, daß man das Tier zunächst bis etwas über die Mitte des Kreises nach unten kriechen läßt und hierauf den Behälter so lange dreht, bis der sichtbare Vorderkörper des Wurmes möglichst genau horizontal liegt. Dieser bohrt nun auch in der neuen Stellung des Apparats erdwärts, was sehr schön in dem scharfen Winkel zum Ausdruck kommt, welchen das sich in veränderter Richtung bewegende Vorderende mit dem übrigen Körper des Wurmes bildet. Einige Photographien mögen zur Erläuterung dienen. In Fig. B a wurde die zunächst von dem Tiere zurückgelegte, jetzt horizontal liegende Strecke gänzlich verschüttet, als der Wurm weiter kroch.

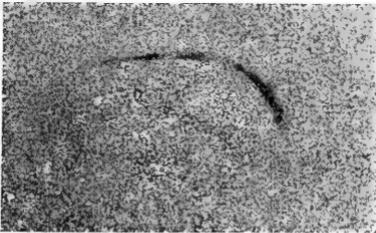
Dieser Teil des Weges ist daher nur noch undeutlich erkennbar, er ist durch 3 schwarze Kreuze markiert. In Fig. Bb, der weitaus schönsten, welche ich erhalten habe, war der Wurm zweimal hintereinander abgelenkt worden. Bc und d endlich zeigen, daß *Arenicola marina* durchaus nicht immer sehr präzise erdwärts bohrt, daß vielmehr ihre Bahn häufig genug um 20—30° von der vertikalen Rich-



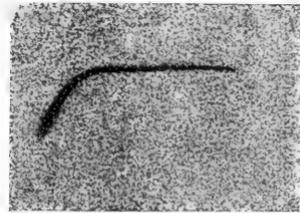
a



b



c



d

Fig. B.

Photographien von 4 im Drehaquarium bohrenden Exemplaren von *Arenicola marina*. Die Würmer a, c und d sind durch Drehung des Apparats je einmal von ihrer ursprünglichen Bewegungsrichtung abgelenkt worden, b dagegen zweimal.

H. Cozic-Roscoff phot.

tung abweicht. Für den Experimentator ist dieser Umstand außerordentlich unangenehm, denn er hat häufig genug zur Folge, daß auch bei ziemlich starker Neigung des Drehaquariums der Wurm nicht auf der Glasseite erscheint, sondern nach der Gazeseite hin bohrt, wodurch er sich dem Auge des Beobachters entzieht. Meistens muß man 3 oder 4 Tiere in den Apparat kriechen lassen, bevor

man eins findet, das exakt auf der Glasseite entlang bohrt. — *Arenicola grubei* verhält sich hierin ganz anders, die Abweichung ihrer Bahn von der Lotrichtung beträgt nach meinen Erfahrungen immer nur wenige Grad. Ob dieses exaktere Arbeiten des Statocystenapparats in irgendeiner kausalen Beziehung steht zu dem vollkommeneren Bau der Statocyste — bekanntlich hat *A. grubei* geschlossene Statocysten mit Kalk-Sphärokrystallen als Statolithen, während die von *A. marina* durch einen Gang nach außen geöffnet sind und Kieselsplitter enthalten —, dies wird sich erst entscheiden lassen, wenn eine größere Zahl von *Arenicola*-Arten auf ihren Geotropismus hin untersucht worden ist.

Um festzustellen, ob bei *A. marina* der Vertikalreflex auch durch mechanische Reizung eines völlig im Sande vergrabenen Tieres ausgelöst werden kann, wurde der folgende Versuch unternommen. Ein Wurm wird in eine ca. 10 cm weite sandgefüllte Flasche hineingetan, in die er sich sofort einbohrt. Hält man die Flasche horizontal, so erscheint der Kopf des Tieres nach einiger Zeit an der Unterseite derselben, dreht man sie hierauf um 180°, so wird er wenig später an der neuen Unterseite erscheinen, wie dies von den Glasröhrenversuchen her bekannt ist. Man fährt nun mit dem Drehen der Flasche so lange fort, bis keine Ablenkung des Tieres mehr erfolgt, der Vertikalreflex also sicher erloschen ist. Jetzt fährt man mit einem Draht in die Flasche und reizt den Wurm kräftig durch Drücken und Stoßen; niemals antwortet er durch eine Vertikalbewegung. Auch heftiges Schütteln des Gefäßes hat keinen Erfolg, solange das Tier hierbei nicht an die Oberfläche des Sandes geschleudert wird und nun unbedeckt daliegt. Sobald aber dies eintritt, kann man mit Sicherheit die Auslösung des Vertikalreflexes erwarten. Mechanische Reize, welche das Tier im Sande treffen, sind also bei *Arenicola* genau so unwirksam wie bei *Synapta*.

Ich will nun in Folgendem den Beweis führen, daß auch Lichtreize ohne Einfluß sind; er konnte in der ersten Mitteilung nicht geliefert werden. Hierzu ist es zunächst notwendig, nochmals einen Blick auf das Drehaquarium zu werfen. Ursprünglich war dieses zu dem Zwecke konstruiert worden, die Tiere dauernd in einem Medium bohren zu lassen, welches ihnen nur wenig Widerstand entgegensetzt, da die dehnbare Gaze jedem Druck leicht ausweicht. Ich glaube mich bei meinen früheren Versuchen davon überzeugt zu haben, daß unter diesen Bedingungen bei *A. grubei* überhaupt keine Hemmung des Vertikalreflexes eintritt, der eben erst dann aufhört,

wenn der Sandwiderstand ein gewisses Maß überschreitet. Zu meiner Verwunderung ist mir mit *A. marina* kein analoger Versuch gelungen; bei ihr tritt auch im Drehaquarium stets die Hemmung ein. Höchstwahrscheinlich hängt dies damit zusammen, daß *A. marina* überhaupt nicht sehr tief in den Sand hinab geht, man findet sie meist schon 20—30 cm unter der Oberfläche, woraus zu schließen ist, daß der Vertikalreflex bereits durch einen geringen Sandwiderstand gehemmt wird. Es könnte aber auch damit zusammenhängen, daß die Exemplare von *A. marina*, mit denen ich in Roscoff arbeitete, gut 3 mal so dick waren wie die Neapler Individuen von *A. grubei*. Die Gaze hat nur eine eng begrenzte Dehnbarkeit, die überschritten werden kann, wenn sich ein sehr dicker Körper zwischen sie und die Glasscheibe einzwängt, und es ist klar, daß alsdann der Druck im Apparat sehr erheblich werden kann.

Um nun wieder zur Wirkung des Lichtes auf *Arenicola* zurückzukehren, so schafft der Eintritt der Hemmung im Drehaquarium sehr häufig die folgende Situation: der Wurm liegt der Glasseite dicht angeschmiegt da, und obgleich er in seiner ganzen Länge von den Lichtstrahlen getroffen wird, ist sein Vertikalreflex zweifellos erloschen. Im Zusammenhang mit der Tatsache, daß eine Erschöpfung des Tieres nicht vorliegt, denn bekanntermaßen wird es sofort wieder geotropisch, wenn man es ausgräbt, beweist dies klar, daß optische Reize eine Auslösung des Vertikalreflexes nicht bewirken.

Das Gleiche bei *Synapta inhaerens* nachzuweisen, ist mir, wie bereits betont, bisher leider nicht einwandfrei gelungen. Jedoch muß ich an dieser Stelle einen fatalen Irrtum korrigieren, der mir in der ersten Mitteilung untergelaufen ist. Ich habe dort behauptet, daß ich mit jungen Exemplaren von *S. digitata* experimentiert hätte inzwischen mich aber überzeugt, daß es nicht junge Tiere waren, sondern autotomierte Kopfstücke mittelgroßer Exemplare. Daß diese vermeintlichen „jungen“ keine Neigung zur Autotomie besitzen, ist hiermit restlos aufgeklärt. Meine Beobachtungen an *Synapta* verlieren aber durch diese Feststellung selbstverständlich nicht ihren Wert, denn diese Kopfstücke sind durchaus lebenskräftig und besitzen ohne Zweifel die gleichen Reflexe wie das ganze Tier.

Versuche mit *Myxicola infundibulum*.

Wir können nunmehr an unsere eigentliche Aufgabe herantreten, nämlich an die Untersuchung der Funktion der Statocysten

bei einigen festsitzenden Röhrenwürmern. FAUVEL¹⁾ hat in seiner zusammenfassenden Arbeit über die Statocysten der Polychäten eine ganze Anzahl Sedentarien im engeren Sinne namhaft gemacht, die solche Organe besitzen. Von diesen wählte ich die beiden größten zum Studium aus: *Myxicola infundibulum* und *Branchiomma vesiculosum*. Beide finden sich in Roscoff in großer Menge. Mit letztgenannter Art hat bereits FAUVEL experimentiert, indessen leider resultatlos. Zwar gelang ihm die Exstirpation der Statocysten bei einer größeren Individuenzahl, er schreibt aber über den Erfolg bei diesen Operationen p. 81: „Je dois dire, que je n'ai constaté aucun changement dans les habitudes des *Branchiomma* ainsi opérés. Remis dans son tube après l'opération, l'animal semble normal. Il rentre et sort son panache comme d'habitude. Lorsque ce dernier est bien étalé, la moindre alerte: ombre projectée, lumière vive, agitation de l'eau, trépidation, le fait rentrer avec la même vivacité qu'auparavant. Les facultés d'équilibration ne semblent pas troublées.“

Leider erwähnt FAUVEL nicht, was er unter letzterem versteht.

Was meine eigenen Untersuchungen anlangt, so beginne ich mit der Schilderung derjenigen Versuche, die mit *Myxicola infundibulum* angestellt wurden, obgleich dieselben, wie schon hier erwähnt sein möge, nur von sehr geringem Erfolg gekrönt waren. Zunächst seien einige Worte über die Lebensweise dieses merkwürdigen Tieres mitgeteilt. Wenn man bei großer Ebbe in der Bucht von Penpoull bei Roscoff in den Sand hinauswandert, so gewahrt man bei sonnigem Wetter an solchen Stellen, die nicht ganz trocken liegen, sondern noch von wenigen Centimetern Wasser bedeckt sind, hin und wieder die tiefroten, etwa wie Distelblüten aussehenden Tentakelkronen der Myxicolen direkt dem Sande aufliegend. Eine geringe Bewegung des Wassers genügt, um das Tier mit blitzartiger Schnelligkeit verschwinden zu lassen. Nun sieht man nur noch einen kleinen, den Sand überragenden Gallertklumpen, welcher den Kopfteil der Röhre darstellt. Ein sehr schneller und sehr tiefer Spatenstich kann, wenn man Glück hat, das ganze Tier ans Tageslicht befördern. Erst jetzt zeigt sich, daß man einen recht ansehnlichen Wurm von oft 15 cm Länge vor sich hat, der in einer sehr dicken hyalinen Gallertröhre von doppelter Körperlänge steckt. Diese Röhre geht fast genau vertikal nach unten und erreicht daher eine bedeutende Tiefe. In

1) FAUVEL, PIERRE, Recherches sur les otocystes des Annélides Polychètes, in: Ann. Sc. nat (9), Zool., Vol. 6, 1907.

ihren untersten Abschnitt zieht sich der Wurm, sobald er gestört wird, zurück. Legt man zu Hause die Tiere ins Aquarium, das zur Erzielung möglichst natürlicher Lebensbedingungen mit mindestens 10 cm Sand aufgefüllt ist, so bleiben sie zunächst ruhig auf demselben liegen, trotz der ungewohnten horizontalen Stellung. Nach einigen Stunden oder Tagen wird man jedoch finden, daß die meisten aus der alten Röhre herausgekrochen sind und sich eine neue gebaut haben, die nun wieder mehr oder weniger vertikal nach unten verläuft. Wie der Wurm sich eine neue Röhre baut, läßt sich leicht beobachten, wenn man ihn durch vorsichtiges Drücken der alten Röhre von hinten nach vorn zwingt, dieselbe zu verlassen und ihn nun hüllenlos auf den Sand legt. Er bohrt sich alsbald mit dem Schwanz voran ein, offenbar hauptsächlich mit Hilfe seiner sehr feinen, aber dicht gereihten Parapodien, während der Hinterleib schwache Undulationen ausführt. Der Vorderleib wird ruckweise nachgezogen. Die Gallerte wird von den massenweisen Schleimzellen der Haut sehr geschwind ausgeschieden, so daß die Röhre schon nach wenigen Tagen eine ziemliche Dicke erreicht. Von der Anatomie des Wurmes interessiert uns hier lediglich die genaue Lage der Statocysten. Sie liegen ziemlich dicht unter der Haut etwas dorsalwärts vom ersten sehr schwach entwickelten Parapodienpaar. Es ist keineswegs schwierig, sie zu exstirpieren, nur muß man das Tier vorher betäuben, da es in unbetäubtem Zustande durch das sehr heftige Zucken, mit dem es jede Berührung beantwortet, die Operation unmöglich macht. Cocain bewährte sich hierbei gut. Immerhin leidet die Frische der Tiere durch die Narkose. Es wurden daher, um möglichst exakt arbeiten zu können, stets 2 Tiere zugleich betäubt, von denen nur das eine operiert wurde. Ein Unterschied im Verhalten beider kann alsdann nicht mehr auf die Narkose bezogen werden, sondern nur auf die Operation.

Anknüpfend an die Erfahrungen, die FAUVEL mit *Branchiomma* gemacht hat, können wir nun zunächst feststellen, daß derart operierte Exemplare von *Myxicola* auf Erschütterungen genau so empfindlich reagieren wie nicht operierte. Zwar ist die Geschwindigkeit, mit der sie sich in ihre Röhre zurückziehen, nach der Narkose bedeutend verringert, dies gilt aber genau so gut für das operierte wie für das nicht operierte Exemplar. In dem Maße, wie die Tiere sich von ihrer Betäubung erholen, gewinnen sie ihre ursprüngliche Schnelligkeit wieder. Somit sei als erstes, sicheres Resultat unserer Untersuchung festgestellt, daß die Statocysten von *Myxicola*

nicht zur Perception irgendwelcher Erschütterungen des Wassers dienen. Ein anderer Ausfall dieser Versuche konnte indessen auch gar nicht erwartet werden, denn bisher ist außer für *Mysis* für kein einziges Tier eine derartige Bedeutung der Statocysten nachgewiesen worden.¹⁾ Viel näher liegt nach allem, was wir über *Arenicola* wissen, die Annahme, daß auch bei den Röhrenwürmern die Statocysten für Schwerkraftsreize empfindlich sind, ja, man könnte die Analogie noch weiter treiben und versucht sein, zu glauben, daß sie auch hier die vertikale Richtung bestimmen, in welcher, wie wir sahen, der Wurm sich eingräbt. Freilich müßte alsdann der Schwanz geotropisch sein, obgleich die Statocysten im Kopfe liegen. Es wäre also hier zunächst festzustellen, ob der Schwanz einer unoperierten *Myxicola* wirklich positiv geotropisch ist oder nicht. Dies ist nun aber leider sehr schwer. In Anlehnung an die seinerzeit mit *Arenicola* erfolgreich betriebenen Versuche wurde eine ihrer Gallerthülle beraubte *Myxicola* in eine horizontale Glasröhre gesteckt, die so kurz war, daß sie Kopf und Schwanz des Tieres frei ließ. Bei Drehung dieser Röhre um ihre Längsachse konnte nun niemals eine deutliche und regelmäßige Erdwärtskrümmung des Schwanzes beobachtet werden. Auch eine Modifizierung des Versuchs, die darin besteht, daß der ganze Wurm in eine mit Sand gefüllte Röhre gesteckt wird, aus der nur der Kopf vorschaut, führte nicht zum Ziel. Hier wäre, wenn wirklich das Tier geotropisch ist, zu erwarten, daß der bohrende Schwanz nach einiger Zeit auf der Unterseite der horizontal gelegten Röhre erscheint und, nach einer Drehung der Röhre um 180°, auf der entgegengesetzten. Das erstere geschah keineswegs immer, das zweite fast nie.

Diese Erfahrungen sprechen nun durchaus nicht zugunsten der Annahme, daß bei *Myxicola* die Statocysten die Richtung des Einbohrens bestimmen. Gleichwohl schien mir dies nach meinen Beobachtungen an *Arenicola* so wahrscheinlich zu sein, daß ich die Hoffnung noch nicht aufgab. Ich versuchte daher festzustellen, ob nicht doch vielleicht operierte Tiere beim Einbohren ein anderes Verhalten zeigen als nicht operierte, und ich tat dies, wie wir gleich sehen werden, nicht ganz ohne Erfolg.

Wie oben betont, wurde bei solchen Vergleichsversuchen stets

1) BAUER, V., Ueber die reflectorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysiden etc., in: Ztschr. allg. Physiol., Vol 8, 1908.

auch das nicht zu operierende Tier mit dem anderen zusammen nar-kotisiert. Nach der Operation sollten sich beide zunächst von ihrer Betäubung erholen und wurden zu diesem Zwecke auf den Sand des Aquariums gelegt; auch wurde ihnen, um das Einbohren ein wenig zu erleichtern, die hintere Körperhälfte mit ca. 1 cm Sand bedeckt. Und nun zeigte sich etwas sehr Merkwürdiges. Während der Schwanz des nicht operierten Tieres dauernd unter Sand blieb, ohne sich freilich wesentlich tiefer einzubohren, kam der des operierten ziemlich bald wieder aus dem Sande hervor und blieb, sich unruhig bewegend, auf der Oberfläche liegen. Dieses Verhalten wurde bei mehreren Exemplaren stets in gleicher Weise festgestellt. Es dürfte sich trotz der oben gemachten negativen Erfahrungen kaum anders deuten lassen, als daß die Statocysten die Bewegungen des Schwanzes in irgendeiner vorerst nicht näher bestimmbar Weise dirigieren. Man hat deutlich den Eindruck, daß die Statocysten, wenn sie auch in vorliegendem Fall kein vertikales Einbohren veranlassen, doch eine Bewegung des Schwanzes nach oben verhindern, die, wenn sie entfernt sind, ungestört eintritt.

Mehr als diese Andeutung, in welcher Richtung die Bedeutung der Statocysten zu suchen sei, bietet aber auch dieser Versuch nicht. Im Ganzen gewann ich die Vorstellung, daß *M. infundibulum* wegen ihrer großen Zartheit sowie wegen des Umstandes, daß sie sich nur in der Narkose operieren läßt, für solche Versuche ein höchst ungeeignetes Objekt sei. Ich wandte mich daher dem kleineren, aber leichter zu behandelnden *Branchiomma vesiculosum* zu. Von diesem Wurm war zurzeit meiner Ankunft in Roscoff kein Fundplatz bekannt, an dem er mit Sicherheit anzutreffen wäre. Erst nach 2 Wochen, welche ich mit den oben erwähnten Versuchen mit *Myxicola* ausfüllte, entdeckte ich, daß er in den Zosterawiesen von Penpoull in unbegrenzten Mengen vorkommt, zusammen mit *Sabella pavonina*.

Wenn man in diesen Wiesen an einer Stelle die Blätter zur Seite biegt, gewahrt man mehr oder weniger zahlreiche vertikale, die Erdoberfläche etwa um 2—4 cm überragende Röhren von ca. 5 mm Durchmesser. Dies sind die Wohnröhren der Branchiomen. Ein möglichst tiefer Spatenstich lehrt, daß sie sich unter der Oberfläche, ebenfalls in vertikaler Richtung, 10, 15 ja manchmal 25 cm tief erstrecken und schließlich zugespitzt endigen. Ihre Beschaffenheit ändert sich mit dem Medium, in dem die Würmer bohren. Im Schlamm Boden sind sie dunkelbraun und pergamentartig, im Sand farblos mit zahlreichen Sandkörnchen usw. inkrustiert. — Die sehr

ähnlichen *Sabella*-Röhren sind daran zu unterscheiden, daß sie viel weiter über den Boden vorragen und in ihrem obersten Abschnitt ganz glatt sind ohne irgendwelche Fremdkörper —. Der Wurm selbst, den man diesen Röhren entnimmt, ist mit Tentakeln in kontrahiertem Zustande etwa 5—10 cm lang. Weiß er sich ungestört, so streckt er seinen Kopf aus der Röhre heraus und entfaltet die langen Tentakel, deren jeder am Ende ein Auge trägt. In der Röhre sind diese Tentakel eigentümlich spiralig zusammengefaltet, wie ein Regenschirm etwa. Haben sie sich ausgebreitet, so fallen sie im Bogen nach auswärts zurück, und das ganze Tier erinnert dann, wie schon CLAPARÈDE hervorhebt, an ein Palmenbäumchen. Bei der geringsten Erschütterung sowie bei Beschattung zieht es sich blitzschnell in das unterste Ende seiner Röhre zurück.

Da uns auch hier wieder in erster Linie die Art und Weise interessiert, in welcher der Wurm seine Röhre anfertigt, zwingen wir ihn durch sanftes Streichen der alten Röhre von hinten nach vorn, dieselbe zu verlassen. Er kriecht unter stark undulierenden Bewegungen aus ihr hervor und geht, sobald er ganz frei ist, in die sogenannte mastigoide oder peitschenartige Bewegungsform über, d. h. er rollt sich sehr heftig abwechselnd nach links und rechts auf, so stark, daß er sich hierbei gewöhnlich vom Boden erhebt und ein Stück weit fortschwimmt. Bald jedoch sinkt er wieder auf den Sand und kontrahiert sich ein wenig, jede weitere Bewegung einstellend. Nur die Schwanzspitze verrät Unruhe. Sie sucht eine Zeit lang hin und her, krümmt sich aber bei kräftigen Individuen gewöhnlich sehr bald energisch erdwärts und vergräbt sich zwischen die obersten Sandpartikelchen. Das nun beginnende Einbohren geschieht wie bei *Myxicola* durch die Bewegungen der sehr dicht gestellten und zahlreichen Parapodien. Der gesamte Prozeß verläuft sehr rasch: in 5—10 Minuten ist der Wurm im Sand verschwunden, setzt aber seine Tätigkeit so lange fort, bis die neue Wohnröhre das Doppelte bis Dreifache der Körperlänge erreicht hat. Ebenso, wie es seinerzeit von *Arnicola* beschrieben wurde, aber in noch viel stärkerem Maße, scheiden während dessen die Hautdrüsen einen im Wasser erstarrenden Schleim aus, welcher die das Tier umgebenden Sandpartikelchen miteinander verklebt. Die so entstehende vertikale Röhre ist schon nach 24 Stunden völlig erhärtet.

Die anatomischen Verhältnisse der Statocysten sind fast die gleichen wie bei *Myxicola*: auch hier liegen diese Organe

(St Fig. C) im ersten borstentragenden Segment, etwas dorsal vom Parapodium (*P*), dicht unter der Haut. Man braucht also nichts weiter zu tun, als die Partie dorsalwärts vom ersten Borstenbündel, am einfachsten mit diesem zugleich, mit Hilfe einer feinen Pinzetteschere zu entfernen. Hat man sich das erste Dutzendmal im Mikroskop davon überzeugt, wie leicht und sicher das Herausschneiden der

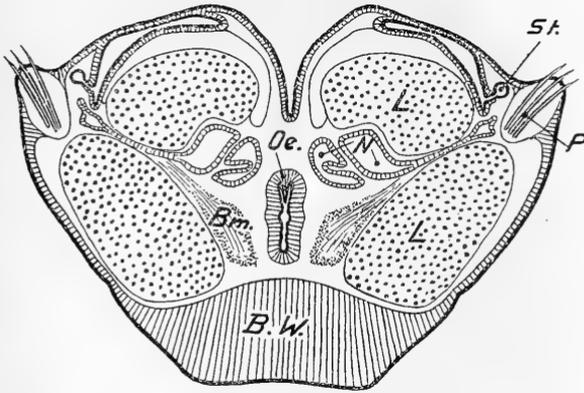


Fig. C.

Querschnitt durch das erste borstentragende Segment von *Branchiomma vesiculosum*. *Bm.* Bauchmark. *B. W.* drüsiger Bauchwulst. *L.* Längsmuskulatur. *N.* Nephridien. *Oe.* Ösophagus. *P.* erstes Parapodium. *St.* Statocyste.

Statocysten gelingt, so ist selbst diese Kontrolle in späteren Fällen überflüssig. Sehr wichtig ist es, daß der Eingriff ohne Anwendung irgendeiner Narkose unternommen werden kann, so daß jede störende Wirkung, die eventuell aus einer solchen resultieren könnte, vermieden wird. Es liegt dies daran, daß der bei *Myxicola* so störende Zuckreflex völlig fehlt: das Tier bewegt sich während der Operation, bei der man es am besten zwischen zwei Finger nimmt, fast gar nicht.

Ablenkungsversuche mit *Branchiomma*.

Es bedarf kaum der Erwähnung, daß genau wie bei *Myxicola* so auch bei *Branchiomma* die Statocysten nicht der Perception irgendwelcher Erschütterungen dienen. Operierte und unoperierte Tiere verhalten sich hierin ganz gleich. Wir können uns daher sofort der zweiten, ebenfalls schon bei *Myxicola* berührten Frage zuwenden und untersuchen, ob das sich Einbohren der Würmer, das auch hier

mit dem Schwanz voran erfolgt, durch die Statocysten in irgendeiner Weise bedingt wird.

Hier ist nun zunächst zu bemerken, daß die Bohrbewegungen an sich lediglich vom Bauchmark aus dirigiert werden und der im Kopf gelegenen Nervenzentren nicht bedürfen. Es bohren sich selbst solche Würmer, wenn auch mit großer Mühe, noch ein, denen das Bauchmark dicht hinter dem Kopf durchschnitten wurde, wodurch sowohl die vordersten Ganglien als auch die Statocysten ausgeschaltet werden. Der Erfolg der Operation ist lediglich eine starke Herabsetzung des Muskeltonus. Weiß man dies, so ist es fast überflüssig hervorzuheben, daß, wie ich hier vorwegnehmen will, auch die Exstirpation der Statocysten allein das Einbohren nicht verhindert. Es tritt indessen auch hier eine Verringerung des Muskeltonus ein, die jedoch nie das Maß erreicht wie bei der erst-erwähnten Operation. Die einzelnen Individuen verhalten sich übrigens sehr verschieden. Manche sind außerordentlich geschwächt und brauchen 2 Stunden und mehr zum Einbohren, andere tun es in einer halben Stunde, wieder andere verhalten sich wie normale Tiere und bohren sich sofort ein. Wir lernen also aus diesen Versuchen das sehr Wichtige, daß bei *Branchiomma* — und übrigens auch bei *Myxicola* — der Muskeltonus des Leibes hauptsächlich vom Kopfe stammt und zwar sowohl vom Gehirn als auch in einem individuell sehr verschiedenen Maße von den Statocysten. Wir werden hierauf noch später zurückkommen.

Trotzdem also das Einbohren auch ohne Statocysten möglich ist, so könnte doch die Richtung, in welcher dasselbe erfolgt, sehr wohl von ihnen abhängen.

Wie erinnerlich, gelang dieser Nachweis für *Myxicola* nicht in befriedigender Weise. Bei *Branchiomma* dagegen gibt schon der Ablenkungsversuch in seiner einfachsten Form ein sicheres und brauchbares Resultat. Wenn ein solches unoperiertes Tier in eine kurze, horizontal gehaltene Glasröhre gesteckt wird, aus der es mit Kopf und Schwanz vorragt, so kann man mitunter deutlich beobachten, daß der Schwanz sich in jeder Lage, gleichgültig, ob das Tier auf Bauch, Rücken oder Seite liegt, erdwärts krümmt. Dreht man die Röhre um ihre Längsachse um 180°, so ändert auch der Schwanz, der nun für einen Moment nach oben gerichtet ist, sogleich seine Richtung und krümmt sich wiederum erdwärts. Immerhin verdient hervorgehoben zu werden, daß die Reaktion nur bei wirklich sehr kräftigen Exemplaren gelingt und auch alsdann nicht so exakt aus-

fällt wie die durchaus analoge, die, wie seinerseits mitgeteilt, *Arenicola grubei* mit dem Kopf ausführt. Ich betrachtete ihn daher für sich allein nicht als genügend beweiskräftig und suchte nach einer besseren Modifikation.

Hierbei stieß ich nun auf Schwierigkeiten, denn die nächstliegende Anordnung, die sich bei *Arenicola* und *Synapta* so gut bewährt hatte, gelingt bei *Branchiomma* so wenig, wie sie bei *Myxicola* gelungen ist. Sie besteht, wie bereits oben erwähnt wurde, darin, daß man den Wurm in einer horizontal gelegten mit Sand gefüllten Röhre bohren läßt, und ist auch hier erfolglos, denn wider alle Erwartung sieht man die Schwanzspitze niemals an der Unterseite des Glases erscheinen. Die Ursache dieses eigentümlichen Phänomens liegt höchstwahrscheinlich darin, daß die sehr empfindliche Schwanzspitze den größeren Widerstand, dem sie in der Nähe der Glaswand beim zur Seitedrängen der Sandkörnchen begegnet, frühzeitig ausweicht und, dem geringeren Widerstand folgend, am Glase horizontal entlang kriecht, wobei die Sandschicht, die direkt an das Glas angrenzt, zum Aufbau der Röhre benutzt wird. So bleibt der Wurm dem Beobachter dauernd verborgen.

Der rettende Ausweg liegt nun in folgender Überlegung: im Aquarium, dessen Boden ca. 10 cm hoch mit Sand bedeckt ist, bohren die Würmer senkrecht bis zum Grunde und darauf, da sie tiefer nicht hinunter können, irgendwie horizontal weiter. Dementsprechend wird die Röhre rechtwinklig geknickt, und da sie sehr fest und formbeständig ist, kann man sie nach einiger Zeit bei genügender Vorsicht völlig intakt aus dem Sande nehmen, ohne daß sie ihre charakteristische Gestalt verändert. Die Form der Röhre zeigt also auf das konkreteste den Weg an, den das Tier bohrend zurückgelegt hat. Dies muß natürlich auch dann gelingen, wenn ich die Ablenkung von der ursprünglichen Bohrrichtung nicht durch ein mechanisches Hindernis erzwingen, sondern durch eine Umkehrung des den Wurm beherbergenden Gefäßes, die dieser durch eine entsprechende Änderung seiner Bohrrichtung beantworten muß, falls er, wie wir vermuten, positiv geotropisch ist.

Die Versuche, die ich nun endlich mit dem gewünschten Erfolge anstellte, wurden im einzelnen folgendermaßen ausgeführt. Zunächst wird die Röhre, in der sich das Versuchstier befindet, soweit gekürzt, daß dasselbe nur noch in stark kontrahiertem Zustande gerade darin Platz hat. Es hat dies den Zweck, dem Tiere seine Lage

etwas unangenehm zu machen und es dadurch zum Bohren zu zwingen. Sodann wird ein Wasserglas von nicht zu geringen Dimensionen mit Sand gefüllt und die Röhre mit dem Schwanzteil nach unten ungefähr 1 cm tief darin eingepflanzt, so daß sie von selbst stehen bleibt. Schließlich wird das Glas mit einem Tuch zugebunden, das natürlich in der Mitte zum Durchtritt der Wurmröhre ein kleines Loch haben muß, und alsdann horizontal ins Aquarium gelegt. So läßt man es etwa eine halbe Stunde liegen, worauf es um 180° um seine Längsachse gedreht wird. Währenddessen muß man von Zeit zu Zeit das frei vorragende Röhrenende abschneiden, hierdurch den Wurm reizen und ihn zwingen, sich recht tief einzubohren. Nach Verlauf mehrerer Stunden, am besten aber erst am nächsten Tage nimmt man dann das Glas heraus und schüttet vorsichtig den Sand aus, wobei man natürlich genau darauf achten muß, daß es nicht gedreht wird, sondern seine Lage zur Schwerkraft beibehält, die es nach der erwähnten Drehung um 180° bekommen hatte. Jetzt kann man den Verlauf der Röhre völlig übersehen, sie in günstigen Fällen auch wohl ganz herausnehmen und in Alkohol konservieren. Derartige Präparate zeigen nun mit der größtmöglichen Deutlichkeit und in geradezu überraschender Weise, daß der Schwanz des sich einbohrenden *Branchiomma* ziemlich präzise positiv geotropisch ist.

Die nebenstehende etwas schematische Fig. Da stellt eins der Versuchsgläser in der Stellung dar, die es nach der Drehung um 180° erhielt und in welcher es bis zum Schluß des Experiments verblieb. *A, B* ist die ursprünglich in das Glas eingepflanzte Röhre. Von *B* aus hat dann der Wurm bis *C* gebohrt, d. h. erdwärts, denn in der ersten halben Stunde lag ja die jetzt obere Seite des Glases zu unterst. Dann wurde, wie wir wissen, das Glas umgedreht, worauf auch der Wurm seine Richtung änderte, um, soweit die Dimensionen des Glases es gestatten, wiederum erdwärts zu kriechen (bis *D*). Von *D* aus zieht dann die Röhre, da ein weiteres Vordringen in die Tiefe nicht möglich ist, irgendwie am Boden des Glases entlang.

Ein anderer im ganzen aber weniger häufig beobachteter Modus (Fig. Db) besteht darin, daß der Wurm nach Umkehrung des Glases zunächst seine Schwanzspitze von *C* bis *C'* etwa zurückzieht und erst von dieser Stelle aus, die soeben angefertigte Röhre durchbrechend, bis *D* erdwärts bohrt. Natürlich kann man diese Experimente durch Variieren der Stellungen, die man dem Wasserglase

gibt, auf das verschiedenste abändern, indessen bediente ich mich meist der besprochenen Anordnung. Das Ergebnis ist stets dasselbe, verschieden ist nur die Präzision, mit der die einzelnen Tiere der Schwerkraft folgen. Die nebenstehende Fig. Ea—e gibt die Form einiger solcher Röhren möglichst naturgetreu wieder; sie wurden jedesmal sofort nach dem Herausnehmen aus dem Wasserglase skizziert. Die Buchstaben bezeichnen die gleichen Punkte der Röhre wie bei den oben besprochenen Schemata.

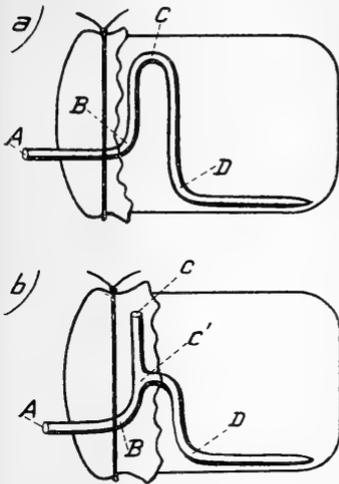


Fig. D.

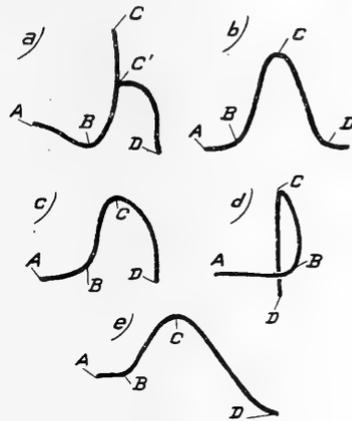


Fig. E.

Fig. D. *Br. vesiculosum*. Schematische Darstellung des Ergebnisses zweier Ablenkungsversuche im Wasserglase.

Fig. E. *Br. vesiculosum*. Verlauf einiger während des Ablenkungsversuches erzeugter Röhren normaler Tiere.

Wie verhalten sich nun diejenigen Würmer, denen man die Statocysten herausgeschnitten hat? Es versteht sich von selbst, daß nur solche zu Operationen verwendet werden, die ganz zweifellos lebensfrisch sind, wofür als bestes Kriterium die Schnelligkeit dient, mit der sie, ihrer Hülle beraubt, sich von neuem in den Sand des Aquariums einbohren. Die Operation selbst ist, wie bereits erwähnt, äußerst einfach und in 2—3 Minuten zu beenden, worauf man das Tier ins Aquarium zurücklegt und ihm eine leere Röhre vor den Schwanz hält, in die es leicht hineinkriecht. Der Ablenkungsversuch im Wasserglase wird ganz genau so gehandhabt

wie bei normalen Würmern. Derartige Branchiommen lassen sich nun durch das Umkehren des Glases nicht mehr beeinflussen, sondern bohren fast stets horizontal weiter, der Richtung folgend, welche die eingepflanzte Röhre hat. Hiermit ist bewiesen, daß die Statocysten, obgleich sie im Kopfe liegen, die vertikale Richtung bestimmen, in welcher der Schwanz sich einbohrt.

Fig. F zeigt den Verlauf einiger Röhren, die von derart operierten Würmern angefertigt wurden. Sie sind sämtlich von der Seite gesehen; die punktierte Linie gibt ungefähr die Bahn an, welche die Würmer hätten einschlagen müssen, wenn sie nicht operiert worden wären.



Fig. F.

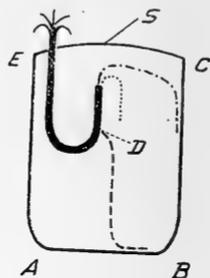


Fig. G.

Fig. F. *Br. vesiculosum*. Verlauf einiger während des Ablenkungsversuches erzeugter Röhren operierter Tiere.

Fig. G. *Branchiomma*. Versuch im Wasserglase mit U-förmig gebogenem Tier. Bei aufrecht gestelltem Glase bohrt der Wurm die punktierte oder aber die gestrichelte Linie entlang. Der strich-punktierte Weg wird eingeschlagen, wenn das Glas auf der Kante *BC* liegt.

Bei *Arenicola* hatte es sich ergeben, daß die Durchschneidung nur eines Nervus staticus ohne Einfluß auf den Geotropismus ist, solche Tiere verhielten sich wie normale. Genau dasselbe läßt sich auch bei *Branchiomma* nachweisen. Die Röhren einseitig operierter Tiere sind, wie ich Gelegenheit hatte an einer ganzen Reihe von Exemplaren festzustellen, stets richtig vertikal abgelenkt und unterscheiden sich in nichts von denen unoperierter Würmer.

Durch den Ablenkungsversuch am normalen Tier wurde bewiesen, daß der Wurm imstande ist, senkrecht nach unten zu bohren, erstens wenn er gänzlich horizontal im Sande liegt, wie es am

Versuchsanfang jedesmal der Fall ist, und zweitens, wenn der Kopfteil horizontal liegt, der Schwanzteil dagegen senkrecht nach oben zeigt. Denn in dieser Stellung befindet sich das Tier offenbar nach der Umdrehung des Glases um 180° , wie ein Blick auf Fig. E lehrt. Um zu sehen, ob es die gleiche Geschicklichkeit noch in anderen Stellungen bezeugt, machen wir das folgende Experiment. Die Röhre wird, wie bei den früheren Versuchen, soweit gekürzt, daß der Wurm gerade noch in kontrahiertem Zustande darin Platz hat, hierauf U-förmig gebogen und in das sandgefüllte Wasserglas so eingebettet, daß sie die ihr aufgezwungene U-Form beibehält. Derjenige Schenkel, der den Kopf enthält, muß länger sein als der andere, da er die Sandoberfläche (*S*) überragen muß (Fig. G). Das Glas wird nun entweder senkrecht ins Aquarium gestellt auf die Fläche *AB* oder auf die Kante *BC* gelegt. In beiden Fällen zeigt sich der Wurm seiner Lage gewachsen, er bohrt richtig erdwärts. Hierbei ist freilich zu bemerken, daß die erste Stellung ihm bedeutende Schwierigkeiten bereitet und einen Grenzfall darstellt, in welchem der geotropische Mechanismus gerade noch funktioniert. Dies äußert sich darin, daß der Wurm meistens nicht einfach seine Röhre verlängern weiter bohrt, sondern zunächst seinen Schwanz bis *D* etwa zurückzieht, hier die alte Röhre durchbricht und sich nun erdwärts wendet. Immerhin habe ich in einigen unzweifelhaften Fällen feststellen können, daß er den in Fig. G punktierten Weg einschlug.

Die zweite Lage — Glas auf die Kante *BC* gelegt — bereitet ihm dagegen keinerlei Mühe, stets gräbt er die strich-punktierte Linie entlang. Ein dritter Versuch besteht darin, daß die in diesem Falle nicht U-förmig gebogene, sondern gerade gestreckte Röhre mit dem Schwanzteil nach unten senkrecht in das sandgefüllte Wasserglas eingepflanzt und das Glas zunächst eine halbe Stunde aufrecht, hierauf aber umgedreht ins Aquarium gestellt wird, mit dem Boden nach oben. Natürlich darf es hierbei nicht direkt auf den Sand gestellt werden, sondern muß auf 3 frei vorragenden Stützpunkten ruhen, damit der Wurm seine Tentakel frei im Wasser entfalten kann. Auch bei diesem Versuch bohrt das Tier richtig erdwärts, wobei also der Schwanz eine einseitige Krümmung von 180° ausführen muß.

Die verschiedenen Anfangslagen, von denen aus ein lebensfrisches *Branchiomma* die vertikale Richtung aufzufinden vermag, sind in Fig. H zusammengestellt: Der Wurm selbst ist schwarz gezeichnet in der Stellung, die er am Anfang des Versuchs einnimmt;

die Richtung, in welcher er sich einbohrt, ist durch die gestrichelte Linie markiert.

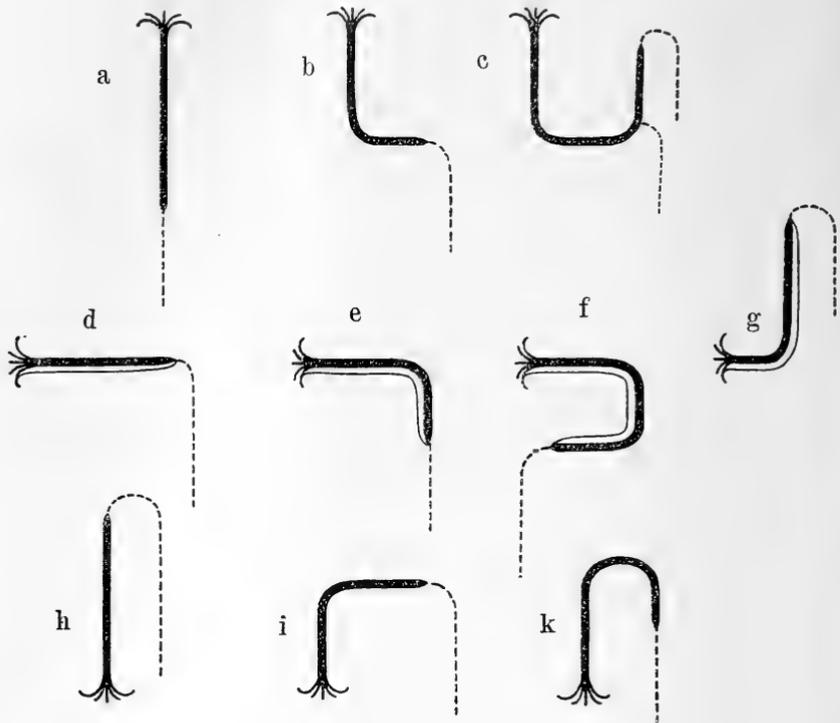


Fig. H. *Branchiomma*.

Die verschiedenen Anfangslagen, von denen aus der Wurm die gestrichelten Linien entlang endwärts zu bohren imstande ist.

Während, wie ohne weiteres verständlich ist, d, e und a drei aufeinander folgende Phasen des normalen Einbohrens eines auf den Sand gelegten Individuums darstellen, beziehen sich b und c auf den oben besprochenen U-Röhrenversuch im vertikalen, f auf denjenigen im horizontalen Glase. Die Lage g ergab sich, wie man sich erinnern wird, aus dem in Fig. Ea dargestellten Umkehrungsversuch, während h, i und k die Resultate des letztgenannten Experiments im umgekehrt senkrechten Glase darstellen. Auf Grund des vorliegenden Beobachtungsmaterials können wir nunmehr den Versuch wagen, den merkwürdigen Mechanismus, der es einem *Branchiomma* erlaubt, offenbar von jeder beliebigen Anfangs-

lage aus, mit Sicherheit erdwärts zu bohren, einer genaueren Analyse zu unterziehen.

Von einem klaren Verständnis desselben sind wir im Augenblick noch sehr weit entfernt. Dies wird sich am deutlichsten zeigen, wenn wir die hier aufgedeckten Leistungen der Statocysten von *Branchiomma* mit denjenigen derselben Organe anderer Tiere vergleichen.

Es ist hierbei ganz einerlei, ob wir an eine *Arenicola*, einen Krebs, einen *Pecten* oder an irgendein Wirbeltier denken. Stets zeigt es sich, daß einer jeden Lage des Tieres, alias der Statocyste, im Raum eine ganz bestimmte Kontraktion der von den Statocysten beherrschten Muskeln entspricht. Die Bewegungsreaktion, die erfolgt, wenn man das Tier in irgendeine anormale Lage bringt, ist für eine jede derselben stets eindeutig bestimmt. Wählen wir als näheres Beispiel die Krabbe *Carcinus maenas*, über deren Physiologie wir durch BETHE'S Untersuchungen vortrefflich unterrichtet sind, so sehen wir unter anderem, daß unter dem Einfluß der Statocysten die Augenstiele jede Lageänderung des Körpers mit einer Kompensationsbewegung beantworten und daß die Stellung der Augenachsen im Raum für jede Lage des Körpers eine streng fixierte und stets die gleiche ist. Die Beispiele ließen sich, wie gesagt, beliebig vermehren. Es ist ja auch ganz klar, daß die Wirkungsweise eines Statocystenapparats nur so vorstellbar ist, daß bei Berührung eines bestimmten Bezirks der Sinnesblase durch die Statolithenmasse¹⁾ stets und immer der gleiche Reiz nach dem Gehirn geschickt wird, der dann auch stets dieselbe Wirkung auf die Muskulatur haben muß.

Nun lehrt schon die einfachste Beobachtung, daß bei *Branchiomma* dieser Grundsatz eigentümlicherweise keine Geltung hat. Man braucht hierzu nur einen Blick auf Fig. H zu werfen.

Vergleichen wir zunächst a, b und c miteinander, also diejenigen Lagen, in denen der Kopf des Tieres senkrecht nach oben gerichtet ist, so sehen wir, daß hier, trotzdem in allen drei Fällen die Statolithen den gleichen Punkt der Statocyste berühren, folglich auch stets der gleiche Reiz zum Gehirn geschickt wird, dennoch die Muskulatur verschieden reagiert: in a macht der Schwanz nach

1) Speziell *Carcinus* hat keine Statolithen, sondern lange Sinneshaare, die sich höchstwahrscheinlich je nach der Schwerkraftsrichtung verschieden einstellen.

keiner Seite eine Krümmung, in b eine solche nach unten um 90° , in c, wo er anfänglich senkrecht nach oben zeigt, krümmt er sich um 180° . Noch schärfer tritt aber das paradoxe Verhalten des Tieres hervor, wenn man d und f miteinander vergleicht. Eine

Detailskizze Fig. J möge dies verdeutlichen.

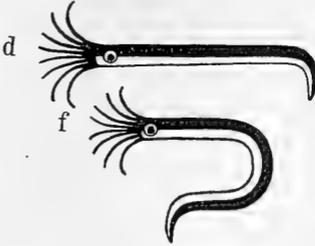


Fig. J. *Branchiomma*. Zur Demonstration der Tatsache, daß bei ein und derselben Lage der Statocyste der Schwanz des Tieres sich je nach der Lage des Mittelstückes nach verschiedenen Richtungen krümmen kann.

Während in d die Kontraktion der Längsmuskulatur des Schwanzes auf der (weiß gezeichneten) Unterseite¹⁾ erfolgt, geschieht sie in f auf der (schwarzen) Oberseite. Man kann also den Satz aufstellen: Auf ein und dieselbe Lage der Statocyste kann *Branchiomma* je nach dem mit sehr verschiedenen aktiven Bewegungen reagieren. Zur sonderbarsten Feststellung gelangt man indessen durch folgende Überlegung: denkt

man sich einen Wurm in der Lage Fig. H e, so ist es offenbar, daß man den Kopf des Tieres nach unten drehen kann bis zur Stellung k oder nach oben bis b und von da aus beliebig weit nach rechts, bis er wiederum horizontal steht, und daß man hierbei in jeder beliebigen Zwischenstellung verharren kann, ohne die vertikal gerichteten Bohrbewegungen des Wurmes irgendwie zu beeinträchtigen. Dies könnte geradezu als Experimentum crucis dafür gelten, daß die Stellung des Kopfes und folglich überhaupt der ganze Statocystenapparat keinerlei Einfluß auf die Richtung des Einbohrens, auf die aktiven Bewegungen des Tieres hat — wenn wir uns nicht eben durch die Exstirpationsversuche des Gegenteils versichert hätten.

Aus diesen Darlegungen geht jedenfalls das Eine zur Genüge hervor, daß die geotropischen Bewegungen von *Branchiomma* unmöglich nur durch die Statocysten allein reguliert werden können. Wir müssen folglich die Existenz noch eines zweiten regulatorischen

1) Die im Folgenden häufig gebrauchten Ausdrücke Ober- und Unterseite, Seitenflächen etc. sind nicht im morphologischen Sinne aufzufassen, sondern beziehen sich auf die Lage des Tieres zum Erdboden. Als Unterseite wird diejenige Körperseite bezeichnet, welche jeweils am Kopf die untere ist (s. Fig. J).

Faktors annehmen, dessen Wesenheit zu ergründen unsere nächste Aufgabe ist. Dies ist nun deswegen nicht sehr schwierig, weil man leicht erkennen kann, daß es gewisse Lagen gibt, in denen sicherlich nur die Statocysten wirksam sind, während in anderen lediglich der andere uns vorerst unbekannt Faktor die Bewegungen reguliert. Die spezifische Wirkung der Statocysten wird offenbar in dem Falle am klarsten zutage treten, wenn der Wurm völlig gerade gestreckt im Sande liegt; denn alsdann ist die Biegung, die der Schwanz ausführen muß, um senkrecht nach unten zu bohren, lediglich durch die Lage des Wurms im Raume bestimmt, ist für jede solche Lage konstant, und es steht nichts im Wege, sie als reine Statocystenwirkung zu betrachten.

Wir wissen nun, daß ein solcher Wurm je nach der Lage, die er im Raum einnimmt, sich verschieden verhalten wird. Steht er fast senkrecht mit dem Kopfe nach oben, so wird die beim Weiterbohren eintretende Biegung, die ihn in die Richtung der Vertikalen einstellt, nur eine sehr geringe sein; liegt er horizontal, beträgt sie 90° , während sie fast 180° betragen dürfte, wenn der Wurm mit dem Kopf nach unten einigermaßen senkrecht steht. Wir lernen daraus zunächst das wichtige, daß die Wirkung der Statocyste eine sehr verschiedene ist je nach der Lage, welche die Statolithenmasse in ihr einnimmt, daß sie mit anderen Worten durch Ebenen, die senkrecht zur Längsachse des Tieres verlaufen, in eine Anzahl von Ringzonen zerfällt, deren empfindlichste, d. h. diejenige, welche die größte Wirkung auf die Muskulatur der jeweiligen Unterseite ausübt, am meisten kopfwärts liegt, während die am wenigsten empfindliche am weitesten schwanzwärts sich befindet.

Zweitens können wir die Beobachtung machen, daß die Statocyste zwar zunächst die Muskulatur des Schwanzes beeinflusst, ihre Einwirkung aber verliert, sobald die der betreffenden Kopflage entsprechende Biegung eingetreten ist, denn dann bohrt ja der Schwanz geradlinig weiter. Dies ist wohl nur so zu erklären, daß die von der Statocyste ausgehende Erregung die Biegungsstelle nicht zu passieren vermag. Sie wird offenbar in den dort kontrahierten Muskeln verzehrt, was mir zu beweisen scheint, daß in diesem Falle passiv verkürzte Muskeln genau so viel Erregung verbrauchen, wie zu ihrer aktiven Verkürzung nötig ist. Man kann also den Satz aufstellen: Jede Kontraktion eines Längsmuskels im Be-

reich des Vorder- oder Mittelleibes wirkt hemmend für die von der Statocyste kommende tonische Erregung der weiter schwanzwärts liegenden Partien des gleichen Längsmuskels.

Dies ist zunächst alles, was sich über die Statocystenwirkung aussagen läßt. Was nun den zweiten Faktor anlangt, so ist leicht einzusehen, daß er in denjenigen Fällen das Feld allein beherrschen wird, in denen der Kopf des Wurmes genau senkrecht nach oben steht. Denn alsdann kann von einem überwiegenden Einfluß der Statocyste auf irgendeine Seite nicht die Rede sein. Die Bewegungen, welche die Würmer von solchen Anfangslagen aus bohrend vollführen, sind in Fig. H a, b, c zu sehen. Das Endresultat ist offenbar stets derart, daß der Schwanz parallel zum Kopfe sich einstellt. Wir dürfen also hierin die spezifische Wirkung des zweiten von uns gesuchten Faktors erblicken. Ich glaube nun, dieselbe mit Leichtigkeit erklären zu können unter der Annahme, daß das soeben aufgedeckte Hemmungsgesetz der Erregung, wie ja eigentlich selbstverständlich ist, nicht nur für die von der Statocyste kommende Erregung der jeweiligen Unterseite, sondern für den gesamten Muskeltonus des Wurmes überhaupt gilt. Über dessen Herkunft ist bereits S. 454 das Wichtigste mitgeteilt worden, er kommt größtenteils vom Kopf. Man muß sich ihn offenbar über alle Längsmuskeln gleichmäßig verteilt denken, da ja sonst, bei Überwiegen des Tonus einer bestimmten Seite, der Wurm dauernd nach dieser gekrümmt sein und im Kreise herum bohren müßte.

Dieser allgemeine Muskeltonus muß nun, für sich allein, also z. B. bei senkrechter Kopfhaltung oder auch nach Entfernung der Statocysten, wenn der Wurm gerade liegt, offenbar so wirken, daß das Weiterbohren ebenfalls geradlinig erfolgt. Liegt nun das Tier aber nicht gerade, sondern ist an irgendeiner Stelle gekrümmt, so ist schwanzwärts von dieser Stelle infolge des soeben erwähnten Hemmungsgesetzes der Tonus auf der kontrahierten Seite geringer als auf der gedehnten, so daß also eine entgegengesetzte Krümmung eintreten muß. Der Erfolg wird also im ganzen der sein, den wir in Fig. H b, c sehen, daß nämlich der Schwanz parallel zum Kopfe sich einstellt.

Es ist nun ganz klar, daß bei einer Kombination dieser beiden Faktoren, die jedesmal dann eintritt, wenn der Kopf des Wurmes irgendwie gegen die Vertikale geneigt und der Körper gleichzeitig beliebig gekrümmt ist, von jeder beliebigen Anfangslage

aus stets eine solche Krümmung des Schwanzes eintreten muß, daß er schließlich senkrecht nach unten zeigt. Ich möchte das hier Vorgetragene noch durch zwei zeichnerische Beispiele (Fig. Ka, b) erläutern, die einer eingehenderen Besprechung kaum bedürfen.

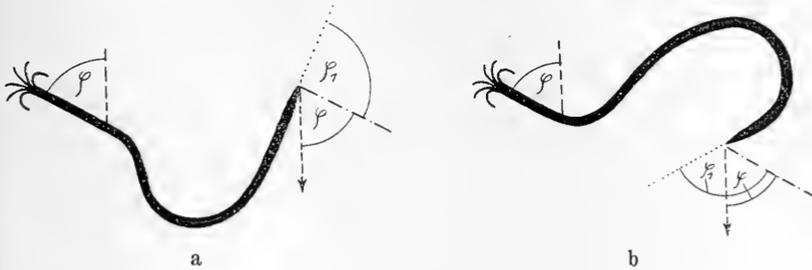


Fig. K. *Branchiomma*.

Zur Erläuterung des Zusammenwirkens der beiden Faktoren, welche das Einstellen des Schwanzes in die Schwerkraftsrichtung erzwingen: durch die Wirkung der von der Lage im Raum unabhängigen muskelsensorischen Regulation wird der Schwanz um den Winkel φ_1 von seiner ursprünglichen Richtung abgelenkt und steht jetzt parallel zum Kopf. Durch den Einfluß der Statocyste findet eine weitere Ablenkung um den Winkel φ statt, d. h. denjenigen Winkel, welchen der Kopf mit der Vertikalen bildet. Der Schwanz zeigt folglich jetzt senkrecht nach unten.

Die strichpunktierte Linie gibt die Richtung an, in welche der allgemeine von der Lage unabhängige Tonus den Schwanz zwingt, bei der also Kopf und Schwanz einander parallel sind. Die Ablenkung von dieser Richtung durch die Statocyste ist gleich dem Winkel φ , den der Kopf, folglich auch der Schwanz mit der Vertikalen bildet. Wie man sieht, addieren sich in Fig. Ka beide Einflüsse, während sie in b gegeneinander wirken.

Zusammenfassend kann man also die hier vorgetragene Deutung folgendermaßen formulieren: die Erdwärtskrümmung des Schwanzes von *Branchiomma* wird durch das Zusammenwirken zweier Faktoren erreicht. Es existiert erstens eine Regulation, die auf dem allgemeinen für alle Längsmuskeln gleich starken Muskeltonus beruht, welcher in jedem Augenblicke bestrebt ist, Kopf und Schwanz einander parallel einzustellen. Zweitens bewirkt die Statocyste bei Neigung des Kopfes eine Erhöhung des Muskeltonus der jeweiligen Unterseite, die um so stärker ist, je größer die Neigung des Kopfes gegen die Vertikale ist. Beide Einflüsse zusammen zwingen den Schwanz, sich stets so zu krümmen, daß er senkrecht nach unten zeigt.

In der bereits zitierten vorläufigen Mitteilung habe ich zur Erklärung der geotropischen Bewegungen von *Branchiomma* zwei verschiedene Annahmen herangezogen und es offen gelassen, welche von beiden die richtigere ist. Ich schrieb damals:

Annahme A. Die Erdwärtskrümmung des Schwanzes wird durch das Zusammenwirken zweier Faktoren erreicht. Es existiert einmal eine rein muskelsensorische Regulation, welche dafür sorgt, daß in jedem Augenblick je zwei einander gegenüberliegende Längsmuskelstreifen gleich stark kontrahiert sind. — Sie würde für sich allein offenbar bewirken, daß Schwanz und Kopf stets einander parallel gerichtet sind. — Zweitens bewirkt die Statocyste bei Neigung des Kopfes eine Kontraktion der Unterseite des Schwanzes, die um so stärker ist, je mehr der Kopf gegen die Vertikale geneigt ist. Beide Einflüsse zusammen vermögen offenbar den gewünschten Endeffekt zu erzwingen, daß der Schwanz senkrecht nach unten zeigt.

Annahme B. Es existiert keine rein muskuläre Regulation im Sinne der ersten Annahme, die Regulation wird vielmehr lediglich durch die Statocysten hervorgerufen. Diese wirken sowohl auf die Oberseite des Schwanzes als auch auf die der Unterseite, und zwar verursachen sie eine um so stärkere Kontraktion der letzteren, je größer die Neigung des Kopfes gegen die Vertikale ist. Diese Einrichtung allein würde natürlich nicht ausreichen, um die gewünschte Vertikalstellung des Schwanzes zu erzielen. Es ist noch die Hilfsannahme nötig, daß die von der Statocyste ausgehende Erregung leichter auf derjenigen Seite zum Schwanz fließen kann, welche im ganzen weniger kontrahiert ist, daß also die Kontraktion eines Längsmuskelstreifens im Bereich des Vorder- oder Mittelleibes hemmend wirkt für die Erregung der weiter schwanzwärts liegenden Partien desselben Längsmuskelstreifens, und zwar um so mehr, je stärker und ausgedehnter diese Kontraktion ist. Im Lichte dieser Hypothese würden z. B. in Fig. H f die Statocysten an sich sehr viel stärker auf die weiß gezeichnete Seite des Schwanzes wirken, und eine Krümmung desselben nach oben wäre die Folge. Da die weiße Körperseite nun aber bereits im Bereich des Mittelleibes stark kontrahiert ist, kann auf ihr die von der Statocyste ausgehende Erregung nur in sehr abgeschwächtem Maße zum Schwanz gelangen, während die an sich sehr viel schwächere Erregung der schwarzen Unterseite infolge deren Dehnung ungehindert den Schwanz erreicht. Der Endeffekt ist folglich, daß das Kontraktionsbestreben auf der schwarzen Seite des Schwanzes wesentlich stärker ist als auf der weißen, so daß der Schwanz nach unten, d. h. erdwärts, gebogen wird.

Es ist mir inzwischen klar geworden, daß beide Annahmen eigentlich dasselbe nur mit verschiedenen Worten sagen, da die in B erwähnte Hilfsannahme auch zur Erklärung der in A erwähnten muskelsensorischen Regulation notwendig ist.

Es könnte nun verlangt werden, daß die Richtigkeit der hier gemachten Annahme sich direkt experimentell feststellen ließe, der-

art, daß Würmer, denen die Statocysten extirpiert sind, sich stets so bewegen müßten, daß Kopf und Schwanz einander parallel sind. Wie aus Fig. F hervorgeht, welche die Bohrrichtung etlicher operierter Tiere darstellt, ist dies ja auch im allgemeinen der Fall. Ich hatte aber nie nachgeprüft, ob operierte Tiere, deren Kopf senkrecht nach oben zeigt, bei denen die spezifische Statocystenwirkung also ausgeschaltet ist, noch erdwärts zu bohren imstande sind, wie es ja nach unserer Theorie eigentlich sein muß. Durch Material, das mir Herr Prof. E. J. ALLEN mit großer Freundlichkeit aus Plymouth nach Heidelberg schickte — ich schulde ihm hierfür aufrichtigsten Dank —, habe ich neuerdings versucht, dieser Frage näherzutreten. Die Versuchsanordnung war die folgende. Entweder wurde der Wurm in ein Versuchsglas so eingebettet, daß der Kopfteil senkrecht, der Schwanzteil horizontal gerichtet war, oder er wurde gerade und senkrecht in den Sand gesteckt und durch ein mitten im Sande verborgenes Hindernis, eine runde Glasscheibe, gezwungen, zunächst ein Stück horizontal zu bohren. Die freilich nicht sehr zahlreichen Versuche ergaben nun ein völlig widersprechendes Ergebnis. Einige Würmer schienen völlig desorientiert, andere waren zweifelhaft, zwei schließlich bohrten richtig erdwärts, sogar mehrfach hintereinander, so daß ein Zufall ausgeschlossen sein dürfte. Ich glaube nun diese Differenzen auf individuelle Verschiedenheit der einzelnen Tiere zurückführen zu können, die darin besteht, daß der allgemeine Muskeltonus bei dem einen Wurm mehr vom Gehirn, beim anderen mehr von der Statocyste kommt. Ich war hierauf schon früher aufmerksam geworden durch das verschiedene Verhalten der einzelnen Individuen nach der Operation beim Einbohren. Solche Exemplare, deren Tonus hauptsächlich vom Gehirn stammt, werden von der Exstirpation der Statocysten weniger betroffen und besitzen auch nach dieser noch eine richtige Tonusregulierung, solche dagegen, deren allgemeiner Tonus wesentlich von der Statocyste abhängt, werden nach der Operation zu keiner geregelten Bewegung mehr fähig sein.

Werfen wir an dieser Stelle nochmals einen Blick auf das gesamte bisher zutage geförderte Tatsachenmaterial, so ist leicht ersichtlich, daß sämtliche Ablenkungs- und sonstigen Versuche, die mit normalen Würmern angestellt wurden, sehr wohl mit der Annahme vereinbar wären, daß der Schwanz positiv geotropisch ist und aus eigener Kraft die Richtung der Schwerkraft zu finden vermag, genau etwa wie der Kopf einer *Arenicola*. Unsere Hypothese, welche den Sitz des Geotropismus in den Kopf verlegt, beruht also

bisher lediglich auf dem Resultat der Exstirpationsversuche. Nun sind zwar diese durchaus zweifelsfrei, es lag mir aber immerhin sehr viel daran, eine Versuchsanordnung zu finden, die auch am unverletzten Tier die Richtigkeit unserer Hypothese zu demonstrieren gestattet.

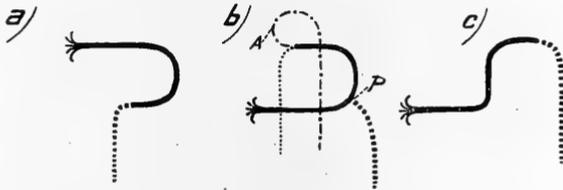
Nach vielen vergeblichen Bemühungen glaube ich eine solche endlich in folgendem Versuche gefunden zu haben.

Betrachten wir noch einmal den in Fig. G dargestellten Fall, in welchem das Glas, in welchem man das Tier bohren läßt, auf der Kante *BC* liegt. Der Wurm ist mitsamt der Röhre, in welcher er steckt, U-förmig gebogen worden. Kopf und Schwanzstück liegen horizontal, das erste senkrecht über dem zweiten. Es ist bekannt, daß das Tier sich in dieser Lage sehr wohl zurecht findet und die strichpunktierte Linie entlang, d. h. vertikal nach unten, bohrt. Nun wollen wir beobachten, was der Wurm tut, wenn wir das Glas auf die Kante *AE'* legen, derart, daß das Schwanzteil der Wurmröhre über das Kopfteil zu liegen kommt. Wer ganz naiv an diese Frage herantritt, wird sicherlich vermuten, daß das Tier genau wie in sämtlichen anderen Fällen, welche wir kennen lernten, auch hier den kürzesten Weg wählen und die in Fig. Lb angegebene punktierte Linie entlang direkt nach unten bohren wird. Nach der oben aufgestellten Hypothese muß nun aber bei horizontaler Kopflage die Kontraktion der Unterseite stets 90° mehr betragen als die der Oberseite. Demnach ist bei der U-Lage Kopf unten, wie ich die in Fig. Lb gezeichnete Stellung kurz bezeichnen will, der Wurm von vornherein in eine Lage gezwungen, in der er eine Krümmung von 180° nach der falschen Seite (nach oben) macht, und hierzu würde noch eine weitere nach der falschen Seite gerichtete Krümmung von 90° hinzutreten, wenn *Branchiomma* den punktierten Weg einschläge. Geschieht dies dennoch, so ist unsere Hypothese widerlegt. Als zweifellos richtig würde sie sich erweisen, wenn die falsche Krümmung von 180° durch eine entgegengesetzte von 270° paralysiert werden würde; die Bahn, die der sich einbohrende Schwanz hierbei einzuschlagen hätte, ist in Fig. Lb durch die strichpunktierte Linie angegeben. Ob er aber diese Kunstleistung, wie ich fast sagen möchte, fertig bringen wird, ist freilich eine andere Sache, denn wie wir erfahren haben, ist bereits die aufrechte U-Lage, Fig. Hc, bei der zwei Krümmungen von je 180° auftreten, ein schwer erreichbarer Grenzfall für das geometrische Können unseres Tieres. Man wird es folglich nicht als eine Widerlegung der von mir aufgestellten Hypothese betrachten dürfen, wenn das Tier diese komplizierte Be-

wegung nicht ausführt. Wichtig ist allein die Feststellung, ob *Branchiomma* den ihm scheinbar so bequemen punktierten Weg einschlagen wird oder nicht.

Da ich diesem Versuch einen sehr großen Wert beilegte, habe ich ihn in größerer Anzahl wiederholt. Stets war der Erfolg der gleiche: während bei U-Form Kopflage oben (Fig. La) die Würmer ohne jede Schwierigkeit stets auf dem kürzesten Wege die breit gestrichelte Linie entlang vertikal nach unten bohrten, wurde bei Kopflage unten (Fig. Lb) unter 12 Versuchen kein einziger Fall konstatiert, in dem das Tier den punktierten Weg gewählt hätte; 8 gingen bis *P* zurück und bohrten erst von hier aus, die Röhre durchbrechend, erdwärts. Einer hatte das ganze Glas verlassen, so unbequem war ihm die Lage; ein anderer hatte zwar die alte Röhre direkt verlängert, aber keineswegs vertikal, er war vielmehr directionslos, ungefähr horizontal, ein ganzes Stück weitergekrochen, offenbar so lange, bis der Kopf in die Lage i Fig. H kam, von welcher aus er dann leicht nach unten fand. Zwei schließlich waren ganz und gar aus der Röhre gekrochen und hatten sich eine neue angefertigt. Das Benehmen dieser beiden verlangt unsere besondere Aufmerksamkeit. Die U-Röhren waren an keiner Stelle durchbrochen, die Tiere waren also sicherlich hinten aus derselben herausgekrochen.

Fig. L. *Branchiomma*. Bohrrichtung des normalen Wurmes von verschiedenen komplizierteren (schwarzgezeichneten) Anfangslagen aus. Er geht in a und c stets den dick gestrichelten Weg senkrecht hinab, in b meist denselben, jedoch auch den strichpunktigten, niemals aber den punktierten.



Die neuen Röhren befanden sich beidemal mit ihrem Kopfteil ein wenig oberhalb des Schwanzteils der alten und ragten hier aus dem Sande heraus. Von hier aus zogen sie zunächst ein Stück horizontal in den Sand hinein und dann senkrecht nach unten. Es ist also offenbar, daß die Tiere ganz richtig, wie es unsere Hypothese verlangt, den in Fig. Lb markierten strichpunktigten Weg eingeschlagen haben. Hierbei kamen sie jedoch bei *A* dicht an die Oberfläche der Sandfüllung des horizontal liegenden Glases und steckten daher später an dieser Stelle den Kopf heraus, so daß die Kontinuität mit der alten Röhre verloren ging.

Man darf wohl behaupten, daß diese Versuchsreihe ganz außerordentlich zugunsten der oben ausgeführten Hypothese spricht. Sie lehrt erstens, was sonst nur durch die Exstirpation der Statocysten bewiesen werden kann, daß das die Schwerkraft rezipierende Organ nicht im Schwanze liegt, da sonst absolut nicht einzusehen wäre, warum der in Fig. Lb punktierte Weg stets vermieden wird. Zweitens beweist sie, daß wenigstens manche Würmer tatsächlich den Weg einschlagen, der gemäß unserer Hypothese im voraus berechnet werden kann.¹⁾

Das Verhalten der jeweils seitlichen Längsmuskeln.

Bisher haben wir immer nur das Verhalten der Längsmuskeln der jeweiligen Ober- und Unterseite berücksichtigt, mit anderen Worten angenommen, daß die Bewegungen des Wurmes stets in einer senkrechten Ebene verlaufen. Nun ist es klar, daß die jeweils seitlichen Längsmuskeln zwar nicht durch die Statocyste reguliert werden, wohl aber durch den allgemeinen Muskeltonus, der stets bestrebt ist, Kopf und Schwanz parallel einzustellen. Was wird nun eintreten, wenn das Tier etwa infolge einer lokalen Reizung oder aus sonst irgendeinem Grunde eine Krümmung nach der Seite hin ausführt, so daß es die für gewöhnlich innegehaltene senkrechte Ebene verläßt? Als Beispiel für die etwas schwierigen Betrachtungen, an die wir nunmehr herantreten müssen, sei der folgende Fall gewählt. Ein Wurm hat sich zunächst senkrecht in den Sand eing bohrt, ist aber bald auf einen Stein gestoßen, auf dessen horizontaler Oberfläche er nun bis zum Rande desselben hinkriechen muß. Diesen zwangsmäßig horizontalen Teil seiner Bahn soll er

1) Ich muß an dieser Stelle nachtragen, daß ich doch einmal gelegentlich der früher erwähnten Ablenkungsversuche ein Resultat erhielt, das unserer Hypothese durchaus widerspricht; die betreffende Röhre ist in Fig. Ed abgebildet. Der Wurm befand sich anfangs, als er von A bis C reichte, in einer Lage, die zwischen der in Fig. Hg gezeichneten Stellung und der soeben besprochenen U-Lage Kopf unten einzureihen wäre, jedoch der ersten bedeutend näher steht. Das Tier hat von C aus äußerst exakt erdwärts gebohrt, dabei aber gegen unsere Regel verstoßen, denn offenbar weist die Oberseite eine Krümmung von etwas über 270° auf, die Unterseite gar keine. Das Resultat dieses Versuches steht also im allerschärfsten Widerspruch mit den Ergebnissen der soeben mitgeteilten 12 Experimente, die ich wohl als einwandfrei betrachten darf. Eine befriedigende Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung vermag ich vorläufig nicht zu geben. Jedenfalls sehe ich zunächst keine Veranlassung, wegen dieses vereinzelt Falles die ganze Hypothese umzustürzen.

nun nicht wie gewöhnlich in gerader Linie, sondern in einem etwa halbkreisförmigen Bogen zurücklegen (s. Fig. M).

Am Rande des Steins angelangt wird das Tier nun infolge der Statocystenwirkung zunächst das Bestreben haben, genau senkrecht nach unten sich zu bewegen. Dies ist aber offenbar unmöglich, da ja gleichzeitig die soeben erwähnte seitliche Krümmung durch eine gleichgroße nach der entgegengesetzten Seite ausgeglichen werden muß, gemäß der Wirkung des allgemeinen Muskeltonus. Es wird also die folgende Kombinationswirkung eintreten: der Schwanz wird sich zunächst senkrecht nach unten krümmen, so daß, wie es die Statocyste im

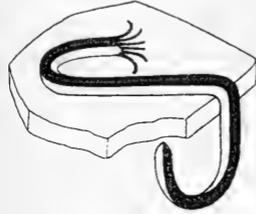


Fig. M. *Branchiomma*.
Hypothetische Bohrrichtung
eines Wurmes, dessen hori-
zontal liegender Vorderleib
nicht gestreckt, sondern
starkgekrümmt ist.

vorliegenden Falle verlangt, die weißgezeichnete Unterseite um 90° stärker kontrahiert ist als die schwarze Oberseite. Hierauf (oder aber gleichzeitig) werden die Seitenmuskeln die kompensatorische Biegung ausführen, durch die nun, ohne daß der Kontraktionsunterschied zwischen Ober- und Unterseite eine Änderung erfährt, der Schwanz, wie aus Fig. M ersichtlich ist, nach oben gekrümmt wird.

Hieraus ergibt sich ganz klar, daß der geotropische Regulationsapparat von *Branchiomma*, wie wir ihn bisher kennen, in solchen Fällen nicht ausreicht; er genügt nur dann, wenn die Bewegungen des Tieres in einer senkrechten Ebene verlaufen, derartige seitliche Krümmungen also, wie wir sie in dem soeben besprochenen hypothetischen Beispiel annahmen, von vornherein irgendwie verhindert werden. Dies geschieht nun tatsächlich. Zunächst kann man sich unschwer davon überzeugen, daß die Bewegungen wirklich immer nur in einer Ebene verlaufen. Man kann die mehr oder weniger komplizierten Röhren, die bei den Ablenkungsversuchen gebildet werden, immer flach auf den Tisch legen. Wie dieser Effekt nun aber erreicht wird, darüber kann ich nur eine Mutmaßung äußern, die mir freilich einen weitgehenden Grad von Sicherheit zu haben scheint. Schon frühzeitig war es mir aufgefallen, daß die Branchiomen, wenn man sie hüllenlos auf den Sand des Aquariums legt, sich nicht mittels einer einfach progressiven Bewegung einbohren, sondern hierbei eine Schraubenbewegung ausführen, sich also gleichzeitig um ihre Längsachse drehen. Mitunter können in 6—7 Minuten, der Zeit, die normalerweise vorgeht, bis das Tier gänzlich im Sande

verschwunden ist, 2—3 völlige Rotationen vollführt werden. Sie können links oder rechts herum erfolgen; zuweilen kann man auch sehen, daß mitten während des Einbohrens eine Richtungsänderung eintritt.

Durch welche Bewegungen der Wurm diese Rotation im einzelnen ausführt, vermag ich nicht anzugeben, es ist dies sehr schwer zu beobachten. Ich glaube mich aber davon überzeugt zu haben, daß die merkwürdige Bewegung mit Hilfe der Stammesmuskulatur zustande kommt, derart, daß die Schwanzsegmente sich gegen die vorderen tordieren. Sehen wir von der Wirkung dieser Torsionen zunächst ab und betrachten nur diejenige der Drehung um die Längsachse, so ist klar, daß durch diese letztere Krümmungen des Schwanzes nach irgendeiner Seite infolge lokaler Reize, die ja leicht eintreten können, einigermassen verhindert werden. Gesetzt z. B., der Schwanz wolle sich nach der Bauchseite zu krümmen, so wird dieselbe im Verlaufe einer Rotation, sagen wir, erst nach unten, dann nach links, dann nach oben und schließlich nach rechts gewendet sein. Der Schwanz hat also nirgends Zeit, die Krümmung, zu der ihn der betreffende Reiz zwingt, wirklich auszuführen, weil er sich fortwährend neuen Sandmassen gegenüber befindet. Die Rotation zwingt also den sich einbohrenden Schwanz des Wurmes zur Innehaltung der einmal eingeschlagenen Bahn, verhindert eine Ablenkung von derselben. Auf der anderen Seite ist es klar, daß die Wirkung der Statocysten durch die Rotation in keinem Augenblick beeinflußt wird, sie können stets eine Ablenkung des Schwanzes nach der Vertikalen hin hervorrufen. Denn wenn der ganze Körper vom Kopf bis zum Schwanz im gleichen Sinne sich dreht, so bleibt die jeweilige Unterseite des die geotropische Krümmung ausführenden Schwanzes dauernd unter dem Einfluß der Statocyste, die Krümmung bleibt also konstant erdwärts gerichtet, nur sind es immer neue Längsmuskelstreifen, welche an ihr teilnehmen.

Die einzige Bedingung für ein richtiges Zustandekommen der ganzen Bewegung im Sinne unserer Hypothese ist nur, daß die Torsionen, welche die Rotationsbewegungen hervorrufen, nie einen starken Grad erreichen, sondern bereits nach Ausführung eines geringen Torsionswinkels durch eine entsprechende Drehung des Vorderleibes wieder aufgehoben werden. Es bedarf dies, glaube ich, kaum einer näheren Erklärung, denn bei einem Torsionswinkel von 45° muß ja die ursprüngliche Vertikalkrümmung des Schwanzes not-

gedrungen horizontal erfolgen, bei 90° nach oben. Bei dauernd wechselndem Torsionsgrade dagegen kann überhaupt keine Ablenkung von der einmal eingeschlagenen Richtung erfolgen. Diese Forderung der geringen Torsionswinkel ist so wichtig, daß sie geradezu einen Prüfstein für den Wert unserer ganzen Hypothese über die Bewegungsregulierung von *Branchiomma* bildet. Hinsichtlich der Beobachtung sind wir natürlich auf diejenigen Fälle beschränkt, in denen der Wurm noch zum Teil frei auf dem Sande liegt.

Hier ist nun bei allen einigermaßen kräftigen und frischen Tieren stets zu sehen, daß die am Schwanze beginnende Torsion, sobald sie die Biegungsstelle des sich einbohrenden Körpers überschreitet, sehr schnell bis zum Kopfe läuft, so daß in praxi der sichtbare Teil des Wurmes das ganze Stück vom Kopf bis ein wenig hinter der Biegung stets auf ein und derselben Seite liegt. Die Torsionen sind also jedenfalls in diesem direkt zu beobachteten Falle so gering, daß sie den geotropischen Bewegungsmechanismus nicht stören können. Da es nun wohl ohne weiteres erlaubt ist, dies Verhalten auf die unkontrollierbaren Fälle zu übertragen, in denen der Wurm gänzlich im Sande verborgen ist, so wäre hiermit bewiesen, daß auch von dieser Seite nichts gegen unsere Hypothese einzuwenden ist.

Im ganzen läßt sich wohl annehmen, daß die Torsionswinkel zwischen Vorder- und Hinterleib nicht in allen Lagen gleich groß sein werden. Ihre Größe wird viel mehr davon abhängen, in welchem Maße der Wurmkörper gekrümmt ist. Je stärker und komplizierter die Biegungen sind, desto schwieriger ist es für das Tier, die Torsionen rechtzeitig wieder auszugleichen. Alsdann muß der Bewegungsmechanismus gestört werden und der Schwanz in der Richtung, die er zufällig besitzt, geradlinig weiterbohren. Bei etlichen Versuchen, in denen der Wurm in kompliziertere geometrische Formen gezwungen wurde (Spiralen usw.), konnte ein solches Verhalten tatsächlich beobachtet werden.

Das Benehmen im Sande verschütteter Würmer.

Es wäre möglich, daß die Statocysten von *Branchiomma* noch mit einer dritten Bewegungsart in Verbindung stehen, die bisher nicht erwähnt wurde und darum hier nachgetragen sei. Will man einen solchen Wurm aus dem Aquarium herausholen, das bekanntlich mit mindestens 10 cm Sand aufgefüllt sein muß, um den Tieren normale Bedingungen zu liefern, so ziehen sich alle blitzschnell in

ihre Röhren zurück, und es kommt recht häufig vor, daß man, ihnen nachgrabend, nur die leere Röhre herauszieht, deren unterster Teil samt dem darin steckenden Wurm im Sande zurückbleibt. Dieser ist jetzt gänzlich im Sande verschüttet. Da er aber zur Atmung und Nahrungsaufnahme notwendigerweise seine Tentakel frei im Wasser entfalten muß, so ist zu erwarten, daß er irgendwie die Fähigkeit besitzt, wieder zur Oberfläche zurückzufinden. Tatsächlich zeigt er sich am nächsten Tage wieder an seiner alten Stelle, und man kann auch, wenn man etwas Glück hat, zuweilen direkt beobachten, wie der Kopf mit den langen, biegsamen Tentakeln aus dem Sande auftaucht, denn mit diesem voran, nicht mit dem Schwanz voran bewegt sich im jetzigen Falle der Wurm. Wie findet er die Richtung? Lichtreize können ihn nicht lenken, denn unter einer Sandschicht von 2 cm herrscht bereits absolute Finsternis, sie läßt keinen Lichtstrahl durch; um so dringender fällt der Verdacht auf die Statocysten. Um festzustellen, ob und welche Rolle sie hierbei spielen, stellen wir die folgenden Versuche an. Ein recht weites, mit Seewasser gefülltes Glasgefäß von ca. 15 cm Durchmesser wird ca. 8 cm hoch mit Sand ausgefüllt, und auf diesen Sand werden alsdann einige unoperierte Branchiomen gelegt, deren Röhren, um sie zu einer Tätigkeit zu zwingen, wie bei früheren Versuchen möglichst gekürzt sind, so daß der Wurm gerade noch in kontrahiertem Zustand darin Platz hat. Nunmehr werden die Tiere mit einer Sandschicht von 3 cm zugedeckt. Nach Verlauf von einigen Stunden zeigt es sich, daß alle wieder zur Oberfläche zurückgefunden haben, wo sie bereits in gewohnter Weise ihre Tentakel entfalten. Ein Parallelversuch, bei dem das Gefäß die ganze Versuchsdauer über völlig verdunkelt wird, ändert nichts an dem Ergebnis.

Ein weiteres Experiment wird nun mit solchen Tieren unternommen, denen die Statocysten herausgeschnitten sind. Es zeigt sich, daß sie zwar sehr viel längere Zeit brauchen als die anderen, um wieder ans Tageslicht zu gelangen, oft 10 Stunden und mehr, daß es ihnen aber stets mit Sicherheit gelingt. Beweist dies nun, daß die Statocysten den Tieren auch in dieser Situation den Weg zeigen? Meines Erachtens kaum, denn die größere Langsamkeit der operierten Würmer läßt sich sicherlich viel einfacher dadurch erklären, daß die Schnittwunden ihnen beim Durchbohren des Sandes irgendwie hinderlich sind. Immerhin gebe ich zu, daß man das Versuchsergebnis auch nach dieser Richtung hin in anderem Sinne deuten kann, völlige Sicherheit bietet es in keiner Richtung.

Dies nur nebenbei. Vor allem scheinen mir die Experimente mit den operierten Tieren ganz streng zu beweisen, daß die Branchiomen auch ohne Statocysten über ihre Lage im Raume orientiert sind, denn es ist absolut nicht zu begreifen, wie sie ohne jedes Orientierungsvermögen imstande sein sollen, aus einer so großen Sandmenge, wie sie hier angewendet wurde, wieder herauszufinden. Von einem rasch beweglichen Tiere dürfte man dies natürlich nicht behaupten. Ein solches könnte durch reinen Zufall aus seinem immerhin eng begrenzten Gefängnis entkommen. Aber die Bewegungen eines aufwärtsbohrenden *Branchiomma* sind eminent langsam, wie wir aus den Versuchen mit unoperierten Tieren wissen.

Immerhin steckt in der bisherigen Anordnung noch ein Fehler. Herr Dr. DE BEAUCHAMP machte mich freundlicherweise darauf aufmerksam, daß die Würmer die Oberfläche vielleicht durch eine Art Chemotaxis auffinden könnten. Der Sand, den ich benutzte, war nicht ganz rein, in seinen unteren Schichten sammeln sich immer allerlei Fäulnisstoffe, und es wäre wohl denkbar, daß die Tiere denselben ausweichend ihren Weg nach oben finden. Um diese Fehlerquelle zu eliminieren, wurden einige weitere Versuche mit operierten Würmern in beiderseits offenen Glaszylindern vorgenommen, die unten nur mit einem möglichst leichten Stoff zugebunden waren und frei ins Wasser gehängt wurden. Jetzt ist offenbar der Sand in seinen unteren Partien fast ebensogut durchwässert wie oben, trotzdem finden die Würmer genau so leicht wie vorher an die Oberfläche zurück.

Ich kann daher meine Behauptungen in vollstem Maße aufrecht erhalten. Es ist mir dies deswegen von großer Bedeutung, weil ich bereits in meiner Arbeit über *Arenicola* und *Synapta* darauf hinwies, daß höchstwahrscheinlich die Statocysten mit der allgemeinen Orientierung im Sande nichts zu schaffen haben. Damals konnte ich diesen Satz nur durch den Hinweis stützen, daß es sehr zahlreiche im Sande grabende Tiere gibt, die keine Statocysten besitzen und dennoch imstande sind und sein müssen, gelegentlich zur Oberfläche emporzusteigen. Experimentelle Beweise vermochte ich nicht beizubringen, und es freut mich daher, hier einen solchen liefern zu können.

Wir wissen also jetzt, daß die Statocysten von *Branchiomma* nicht zur Perzeption irgend welcher Erschütterungen dienen, ferner nicht dazu, dem Tiere, wenn es verschüttet ist, den Weg nach der Oberfläche zu weisen. Ihre einzige Wirkungsweise ist vielmehr im Prinzip die gleiche wie die der Statocysten von *Arenicola* und *Syn-*

apta: sie zwingen den Wurm, wenn er sich einbohrt, dazu, dies in vertikaler Richtung zu tun.

Der biologische Nutzen des Statocystenapparats.

Bisher haben wir das uns vorliegende Problem nur von der physiologischen Seite betrachtet. Wir haben festzustellen vermocht, daß die Statocysten, mit dem soeben erwähnten Erfolge, auf die Längsmuskulatur des Körpers wirken, aber noch nicht danach geforscht, welches der Nutzen ist, den dieser so merkwürdige Bewegungsmechanismus dem Wurm bietet. Auf den ersten Blick hin scheint es äußerst leicht, diese Frage zu beantworten. Wir haben gesehen, daß *Branchiomma* sehr präzis auf sogenannte Ablenkungsversuche reagiert. Das heißt, in welche Richtung man auch den Schwanz eines sich einbohrenden Tieres bringt, stets findet er wieder in die vertikale Richtung zurück. Solche Ablenkungen treten nun in der Natur offenbar sehr oft ein: sobald nämlich der Wurm beim Bohren auf einen kleinen Stein, eine Muschelschale oder dergleichen stößt und nun ein Stück auf der Oberfläche desselben hinkriechen muß. Da nun die Fähigkeit, nach Überwindung eines solchen Hindernisses die vertikale Richtung wiederzugewinnen, bei *Branchiomma* an den Besitz der Statocysten gebunden ist, werden wir zur Annahme geneigt sein, daß sie solchen Würmern, die überhaupt keine Statocysten haben, in gleichem Maße fehlt wie einem *Branchiomma*, dem diese Organe herausgeschnitten sind. Wir werden folglich den Schluß ziehen, daß Tiere ohne Statocysten sich zwar gut und schnell eingraben können, wie wir das z. B. von *Arenicola claparedei* wissen, daß sie aber nicht fähig sind, mit Sicherheit in größere Tiefe vorzudringen. Diese ganze Deduktion wird nun aber, so einleuchtend sie auch zu sein scheint, durch die folgende Beobachtung aufs schlagendste widerlegt.

An denselben Örtlichkeiten wie *Branchiomma* lebt noch eine andere Sabellide, *Sabella pavonina*. Sie ist doppelt so lang wie unser Wurm bei etwa dem gleichen Durchmesser, bewohnt gleich lange Röhren wie dieser, die ebenso senkrecht nach unten verlaufen wie die *Branchiomma*-Röhren und von ihnen nur schwierig zu unterscheiden sind, aber sie hat keine Statocysten. Hiermit ist klar bewiesen, daß die Fähigkeit, sich auch bis in größere Tiefen mit Sicherheit erdwärts einzubohren, nicht an den Besitz dieser Organe gebunden ist, deren Nutzen somit in irgend etwas anderem liegen muß. Worin, darüber belehrt uns ein zweites Experiment. Ein

Branchiomma vesiculosum und eine *Sabella pavonina* werden durch vorsichtiges Zerreißen ihrer Röhren gezwungen, dieselben zu verlassen, und alsdann auf den Sand des Aquariums gelegt. Sofort zeigt sich der Unterschied zwischen beiden Arten aufs schärfste: während bekanntermaßen *Branchiomma* sich in wenigen Minuten bis zum völligen Verschwinden im Sande eingegraben hat, bleibt *Sabella* tagelang auf der Oberfläche liegen. Alles was sie tut, ist, daß sie sich durch unruhiges Hin- und Herwälzen mit Hilfe ihrer schleimabsondernden Haut eine Sandhülle bereitet. Nach etlichen Tagen hat sie sich aber doch schon ein Stück weit eingegraben und fährt nun langsam damit fort, so daß sie schließlich das gleiche erreicht wie das statocystenbewehrte *Branchiomma*. Aus diesen Versuchen folgt nun vielerlei: sie lehren erstens, daß auch die statocystenlose *Sabella pavonina* positiv geotropische Einbohrbewegungen auszuführen imstande ist. Zwar habe ich es leider unterlassen, Ablenkungsversuche mit dieser Art zu unternehmen, ihr Geotropismus scheint mir aber nach meinen Beobachtungen in der freien Natur sowie nach denjenigen im Aquarium auch so genügend bewiesen zu sein. Denn wenn *Sabella pavonina* gleich tief und gleich senkrecht zu graben versteht wie das ganz sicherlich geotropische *Branchiomma*, so muß sie auch so gut wie jener Wurm die Schwerkraftsrichtung percipieren.

Zweitens lehren diese Versuche, daß die Statocysten bei den sandgrabenden Würmern — und wohl bei sandgrabenden Tieren überhaupt — in einer sehr interessanten Beziehung zur Geschwindigkeit stehen, mit welcher das Eingraben geschieht, sie sind offenbar nur nötig, wenn es schnell von statten geht. Dies ist wohl nur so zu verstehen: da der Statocystenapparat von *Branchiomma* und der geotropische Mechanismus, den wir, auch ohne ihn zu kennen, bei *Sabella* voraussetzen müssen, im Prinzip die gleiche Wirkung haben, kann der Vorteil des ersteren nur in der größeren Präzision liegen, mit welcher er auf Ablenkungen des Schwanzes aus der vertikalen Lage reagiert. Eine solche Präzision ist nun offenbar nicht notwendig, wenn das betreffende Tier sich nur sehr langsam bewegt, denn alsdann wird die in falscher Richtung durchbohrte Strecke offenbar auch in dem Falle nur sehr gering sein, wenn die Bewegungsreaktion auf die unrichtige Lage erst nach einiger Zeit und nur allmählich einsetzt. Ist umgekehrt die Schnelligkeit des sich einbohrenden Tieres bedeutend, so würde bei der gleichen Langsamkeit des die falsche Lage regulierenden Apparats ein so großes

Stück der Röhre in falscher Richtung angelegt werden, daß das Tier schließlich überhaupt nicht mehr in eine genügende Tiefe gelangt. Die Manövrierfähigkeit muß, kurz gesagt, um so größer sein, je bedeutender die Schnelligkeit der progressiven Bewegung ist.

Soweit scheint mir Klarheit zu herrschen. Dennoch bleibt nach der biologischen Seite hin unser Problem in letzter Hinsicht ungeklärt. Daß *Sabella pavonina* mehrere Tage braucht, um sich einzubohren, beweist, daß sie überhaupt nicht darauf eingerichtet ist, normalerweise ihre Röhre zu verlassen, sondern dies wohl nur im äußersten Notfall tut. Von dem leicht beweglichen *Branchiomma* müssen wir dagegen annehmen, daß es seinen Wohnsitz häufig wechselt.

Auf welche Reize hin geschieht das, welcher Nutzen erwächst dem Wurm daraus, und wie beantwortet *Sabella pavonina* die gleichen Reize, die sie doch wohl auch treffen müssen, da sie unter den gleichen Bedingungen lebt? Dies sind Fragen, die noch völlig ungeklärt sind, auf die ich aber immerhin aufmerksam machen möchte.

Auslösung und Hemmung des Einbohrreflexes.

Meine Beobachtungen an *Branchiomma* sind hiermit im wesentlichen zu Ende. Es wäre wohl wünschenswert gewesen, etwas Näheres über die Auslösung und die Hemmung des Vertikalreflexes zu erfahren, es ist mir dies aber nur in sehr unvollkommenem Maße gelungen. Die Auslösung kann genau wie bei *Arenicola* und *Synapta* mit Sicherheit dadurch erreicht werden, daß man das Tier aus dem Sande gräbt und aus seiner Röhre nimmt. Sie tritt ferner ein, wie wir berechtigterweise annehmen können, wenn der Wurm auf irgendwelche Reize hin von selbst seine alte Röhre verläßt; dies letztere beweist wohl zur Genüge, daß eine besondere mechanische Reizung nicht notwendig ist, sondern das Gefühl, ohne schützende Hülle auf dem Sande zu liegen, als hinreichender Reiz wirkt. Es bekräftigt mich dies in meinem Glauben, daß das gleiche für *Arenicola* und *Synapta* anzunehmen ist. Nun fängt aber unter Umständen der Wurm auch dann an, sich senkrecht einzubohren, wenn man ihn in seiner Röhre beläßt und ihn mit samt derselben auf den Sand legt. Viele Würmer verharren tagelang in dieser Lage, strecken ihre Tentakelkrone hervor, ziehen sich gereizt blitzschnell zurück und zeigen in keiner Weise, daß ihnen ihre Lage irgendwie unangenehm wird. Dennoch findet man nach etlichen Tagen fast stets, daß sie ihre alte Röhre an irgendeiner Stelle durchbrochen und sich von der Durchbruchstelle aus eine neue, erdwärts gerichtete

gebaut haben. Auf welchen Reiz hin dies geschieht, darüber habe ich keine Klarheit gewinnen können.

Ebensowenig bin ich in der Lage, etwas über die Faktoren mitzuteilen, welche ein Aufhören des Vertikalbohrens bewirken. Bei *Arenicola* und *Synapta* habe ich seinerzeit gerade diesem Gegenstand die größte Aufmerksamkeit gewidmet. Diese Tiere können bekanntlich sowohl erdwärts als auch in beliebiger anderer Richtung bohren, und es war interessant festzustellen, durch welche Faktoren das Aufhören der einen Bewegungsart und der Beginn der anderen bedingt wird. *Branchiomma* dagegen bohrt, wenn es bohrt, stets erdwärts; die Frage reduziert sich also hier auf die, wann der Wurm überhaupt zu bohren aufhört, und dies dürfte sich kaum exakt feststellen lassen.

Wenn demnach auch die Lösung der hier behandelten Probleme noch mancherlei Lücken aufweist, so hoffe ich doch, daß durch die vorliegende Untersuchung die Funktion der Statocysten bei *Branchiomma* in den wichtigsten Punkten klar gestellt ist. Auch scheint es mir ohne weiteres erlaubt, die bei dieser Art gewonnenen Resultate auf *Myxicola infundibulum* zu übertragen.

Daß es mir nicht gelang, bei letzterer Art befriedigende Ergebnisse zu erzielen, dürfte erstens daran liegen, daß sie schwieriger als *Branchiomma* die Gefangenschaft erträgt und in derselben schnell ihre Reflexe verliert, ferner an dem mißlichen Umstande, daß es wegen ihres Zuckreflexes notwendig ist, sie vor der Operation zu narkotisieren, schließlich an der Beschaffenheit der Röhre, die zum Festwerden, wie es die Ablenkungsversuche im Wasserglase benötigen, viel mehr Zeit braucht als eine *Branchiomma*-Röhre. Dies alles erschwert die Untersuchung ungemein. Da aber die Lebensweise von *Myxicola infundibulum* im Prinzip genau die gleiche ist wie die von *Branchiomma vesiculosum*, so ist wohl der Analogieschluß erlaubt, daß auch die Statocysten in beiden Fällen dieselbe Funktion ausüben.

Dagegen scheint es mir vorerst nur in beschränktem Maße möglich, von *Branchiomma vesiculosum* einen Rückschluß auf die anderen Polychäten zu ziehen, die sich im Besitze von Statocysten befinden. Die eigentümliche Tatsache, daß von den zahlreichen Würmern, die im Sande senkrechte Röhren bauen, nur ein Teil Statocysten besitzt, der andere aber nicht, ist wohl durch die vergleichende Beobachtung von *S. pavonina* und *Bz. vesiculosum* hinreichend aufgeklärt, wie dies oben ausführlich erörtert wurde. Gänzlich unklar

bleibt aber nach wie vor das Verhalten der zahlreichen anderen, die, wie FAUVEL schreibt, nicht im Sande leben, sondern in Felsen bohren, oder zwischen Algen leben, ohne daß ihre Röhre eine bestimmte Richtung zur Schwerkraft einnimmt. Hier sind weitere Arbeiten dringend notwendig. Nur eins dürfte schon jetzt keinem Zweifel unterliegen, daß nämlich auch bei diesen Tieren die Statocysten Organe sind, welche auf Schwerkraftsreize reagieren, denn das ist bereits für die Vertreter so zahlreicher Tiergruppen nachgewiesen, daß es als ein allgemeines Gesetz angesehen werden muß.

Geotropismus bei *Solen vagina*.

Den Schluß dieser Arbeit möge noch eine kurze und vorläufige Mitteilung über die Muschel *Solen vagina* bilden. Alles was wir bisher von der Funktion der Statocysten der Lamellibranchier wissen, bezieht sich auf die Gattung *Pecten*. Ich habe seinerzeit zu zeigen versucht, daß die Statocysten die eigentümlichen Schwimmbewegungen dieser Tiere regulieren, indem sie je nach ihrer Lage in verschiedener Weise eine Kontraktion der beiden sogenannten Mantelsäume bewirken, mittels deren diese Muscheln beim Schwimmen steuern. Es ist dies übrigens noch nicht streng bewiesen. Die Verhältnisse liegen außerdem hier völlig abnorm und erlauben keinen direkten Rückschluß auf die Funktion der Statocysten anderer Muscheln. Aus manchen Besonderheiten zog ich indessen schon damals den Schluß, daß die Statocysten dieser letzteren voraussichtlich auf die Fußmuskulatur wirken dürften, und meine Erfahrungen mit *Solen* scheinen dies zu bestätigen. Ein Beweis liegt aber noch keineswegs vor, denn eine Exstirpation der Statocysten von *Solen* wurde bisher nicht versucht, dürfte auch kaum gelingen. Die Muschel *Solen vagina* lebt im Sande und macht dort außerordentlich tiefe, senkrechte Löcher, in deren unterstes Ende sie mit großer Geschwindigkeit hinuntergleitet, wenn man sie stört. Legt man nun ein solches Tier, wenn es ausgegraben ist, auf den Sand, so bleibt es zunächst etliche Minuten liegen ohne die geringste Bewegung. Plötzlich fährt aber der fingerförmige Fuß mit großer Geschwindigkeit hervor und zwar nicht geradeaus gestreckt, sondern sofort erdwärts gekrümmt (s. Fig. N), gleichgültig, auf welcher Seite die Muschel liegt. Er bohrt sich nun mit großer Schnelligkeit und lebhaft rhythmischen Bewegungen ein.

Nach etlichen Bohrstößen erfolgt eine heftige Kontraktion der gesamten Längsmuskulatur, durch welche die ganze Muschel, die bisher

noch auf dem Sande lag, aufrecht gestellt wird. Indem der Fuß mit unverminderter Geschwindigkeit immer weiterbohrt, verschwindet das Tier sehr bald gänzlich unseren Blicken. Die Energie und Lebhaftigkeit der Bewegung ist überraschend: eine mittelgroße Muschel von ca. 8 cm Länge grub sich in ca. 1½ Minuten vollständig ein; vor allen Dingen ist es aber die scharfe Erdwärtskrümmung, die der Fuß vom ersten Moment an zeigt, in welchem er die Schale verläßt, die unsere Aufmerksamkeit fesselt. Nach allem, was wir bisher über die geotropischen Bewegungen wissen, scheint es mir sehr wahrscheinlich zu sein, daß eine so präzise und blitzschnelle Reaktion nur eine Wirkung der Statocysten sein kann.

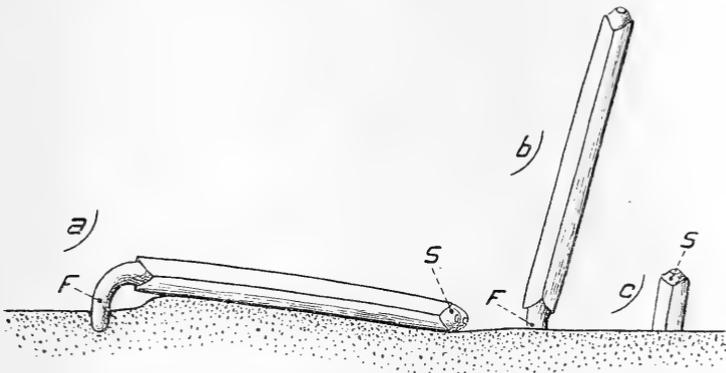


Fig. N. *Solen vagina*. Drei aufeinander folgende Phasen der Eingrabebewegung. F Fuß. S Siphonen.

Interessant ist nun, daß diejenigen Muskeln, die sich hierbei aktiv bewegen, welche das Vorschnellen des Fußes bewirken, indem sie durch ihre Kontraktion das Blut in den Fuß hineinpressen, offenbar durchaus nichts mit der geotropischen Krümmung desselben zu tun haben. Dagegen wird der Spannungszustand der Längsmuskeln des Fußes — wahrscheinlich durch die Statocysten — derart reguliert, daß diejenigen der jeweiligen Unterseite dem Druck des einströmenden Blutes einen sehr viel größeren Widerstand entgegenzusetzen als die der Oberseite, woraus die beschriebene Erdwärtskrümmung mit Notwendigkeit resultiert. Eine genauere Erforschung der einschlägigen Verhältnisse muß ich auf später verschieben.

Zum Schlusse fühle ich mich lebhaft verpflichtet, Herrn Prof. DELAGE, dem Direktor der Zoologischen Station zu Roscoff, aufs Aufrichtigste für die gastfreundliche Aufnahme zu danken, die ich in

seinem schönen Laboratorium gefunden habe, sowie auch Herrn Dr. DE BEAUCHAMP für die stete Bereitwilligkeit, mit der er meinen Wünschen entgegenkam.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Branchiomma vesiculosum (und höchstwahrscheinlich auch *Myxicola infundibulum*) vermag sich mit dem Schwanze voran senkrecht in den Boden einzugraben, ist also positiv geotropisch. Diese Fähigkeit beruht auf dem Zusammenwirken zweier Faktoren, die beide den Tonus der Längsmuskeln des gesamten Leibes beeinflussen.

Die Statocysten bewirken eine Tonuserhöhung der Längsmuskeln der jeweiligen Unterseite, verursachen also eine Kontraktion derselben, die um so stärker ist, je größer der Winkel ist, den der Kopf mit der Vertikalen bildet. Liegt der Wurm gerade gestreckt, so wird hierdurch bei jeder beliebigen Lage des Tieres im Raume eine Erdwärtskrümmung des Schwanzes erzwungen, nicht dagegen, wenn der Wurm irgendwie gekrümmt liegt.

Daß auch in solchen Fällen eine Einstellung des Schwanzes in die Schwerkraftsrichtung zustande kommt, ermöglicht das Hinzutreten des zweiten Faktors. Es existiert nämlich eine von der Lage im Raum unabhängige rein muskelsensorische Regulierung, die stets bestrebt ist, den Schwanz des Wurmes parallel zum Kopfe einzustellen, so daß er jetzt diejenige Richtung besitzt, die er bei gerade gestrecktem Leibe des Tieres haben würde. Tritt jetzt die oben beschriebene Statocystenwirkung hinzu, so muß bei jeder beliebigen Lage und Krümmung des Wurmkörpers eine Einstellung des Schwanzes in die Schwerkraftsrichtung die Folge sein.

Durch Exstirpation beider Statocysten verliert *Branchiomma* die Fähigkeit, von jeder beliebigen Anfangslage aus exakt erdwärts zu bohren.

Die Ausschaltung nur einer Statocyste bleibt dagegen wirkungslos.

Die Statocysten dienen nicht zur Perception irgendwelcher Erschütterungen des Wassers; auch die Fähigkeit im Sande verschütteter Würmer, die Oberfläche desselben wieder zu gewinnen, ist nicht an den Besitz dieser Organe gebunden.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Contributi alla Fisiologia di *Maja verrucosa* M. Edw.

II. Respirazione.

Per

Osv. Polimanti.

(Dalla Sezione di Fisiologia della Stazione Zoologica di Napoli.)

Con Tavole 13—19 e 9 Figure nel testo.

Nei crostacei noi ritroviamo vari tipi di respirazione a seconda della varia loro costituzione anatomica. La cutanea si osserva specialmente nella maggior parte delle forme piccole, a tegumento sottile e che non hanno delle branchie completamente differenziate, come in alcuni Ostracoda, Copepoda, Cladocera e Cirripedia (A. LANG, BOUVIER). La anale o intestinale si ha in Phyllopoda, Cladocera, Copepoda, Oniscoidea, larve pelagiche, fra gli altri, specialmente nell' ultima parte dell' intestino. Questo fatto si basa sull'osservazione della ritmica presa di acqua da parte dell' intestino, soprattutto per mezzo dell' ano (LEREBoulLET). Quantunque i crostacei siano costituiti essenzialmente per la vita acquatica, pure un certo numero di Isopoda (*Porcellio*, *Armadillo*, *Tylus* ecc.) hanno subito una trasformazione degli arti addominali in organi di respirazione aerea: l'apparecchio respiratorio di questi crostacei ha delle strette analogie coll' apparecchio tracheale degl' insetti. C'è poi tutta una serie di crostacei (Decapoda, Brachiura, Anomura) che, anche possedendo branchie, le quali permettono la respirazione

acquatica normale, pure hanno la camera branchiale conformata in modo (H. MILNE-EDWARDS) da permettere anche una respirazione aerea. In alcuni (*Cyclograpsus*, ad es.) la camera branchiale resterebbe piena di acqua, questo liquido rimarrebbe poi costantemente aereato a mezzo di un meccanismo speciale (VAN REES): l'acqua, uscendo agli angoli della bocca, traverserebbe una rete esterna di setole, dove lascierebbe il CO_2 e si caricherebbe di O e rientrerebbe poi nella camera respiratoria al disopra del primo paio di zampe. In altri crostacei al contrario (*Uca*, *Gelasimus*, ad es.) è l'aria che riempie la cavità branchiale ed allora l'ossigenamento del sangue si opera per mezzo di una ricca rete di lacune sanguigne che occupa tutte le pareti della camera respiratoria (JOBERT). Molti Anomura ad abitudini terrestri (fra questi, *Birgus latro*) presentano nella camera respiratoria delle arborescenze provviste di rete vascolare e quindi funzionanti come una specie di polmoni (C. SEMPER). Ormai è cosa nota a tutti i ricercatori che, sia *Carcinus*, come anche *Maja*, durante la marea possano rimanere un tempo più o meno lungo all'asciutto. La costituzione anatomica di queste branchie è tutta speciale, sicuramente fatta in modo da difenderle da un essiccamento rapido.

Occorre qui accennare anche ai pigmenti respiratori che nei crostacei sembrano avere una grande importanza per la respirazione dei tessuti: difatti in questi animali MACMUNN scopri l'istioematina, la mioematina e l'enteroclorofilla. Il tipo di respirazione dei crostacei però che ha unicamente interesse in questo lavoro è quello branchiale, perchè presentato appunto da *Maja verrucosa* M. EDW., che è stato oggetto del nostro studio.

CUVIER attribuiva, erroneamente, l'entrata dell'acqua nella camera branchiale alle appendici flabelliformi.

Ed anche il WILLIAMS, molto più tardi, senza tener conto delle ricerche che nel frattempo erano state fatte da MILNE EDWARDS, ripeteva questa idea erronea del CUVIER.

FURONO AUDOUIN & MILNE EDWARDS (1827) a fare i primi studi anatomici sopra l'apparecchio respiratorio dei crostacei (*Maja*, *Cancer*, *Homarus* ecc.). MILNE EDWARDS pubblicò poi anche da solo degli studi anatomici sopra questo apparecchio e si occupò in seguito anche di studiarne la funzione, ed egli riuscì difatti a risolvere in parte tale questione. Fu MILNE EDWARDS, il quale scoprì che lo scafognatite, esopodite della seconda mascella, è l'agente principale della formazione della corrente respiratoria nella camera branchiale

(comunicazione all' Accademia delle Scienze di Parigi del giorno 8 Ottobre 1838).

MILNE EDWARDS soggiunge che, per assicurarsi che il rinnovamento dell' acqua nella camera respiratoria è dovuto all' azione meccanica dello scafognatite, basta tagliare i muscoli di questa valvola in un crostaceo qualunque: cessano subito i movimenti a bascula di questa e la corrente efferente si arresta completamente. Egli però ritiene inoltre, che queste valvole del 2. paio mascellare non sono i soli organi a determinare la meccanica respiratoria, perchè anche le appendici flabelliformi vi hanno una parte molto importante. MILNE EDWARDS stabilì anche nei brachiuri la sede dell'orificio inspiratore ed i limiti della camera branchiale in un modo abbastanza preciso.

In seguito la respirazione dei crostacei non attirò molto i ricercatori e solo nel 1880 FRITZ MÜLLER pubblicò una memoria molto importante sopra i piedi ripulitori (Putzfüße) dei crostacei.

Infine BOAS nel 1880 e 1883 e CLAUS nel 1886 si interessarono molto alla risoluzione del problema biologico della respirazione dei crostacei. BOAS, poggiando i suoi studi sopra osservazioni di ordine etologico, tentò di tracciare l'albero genealogico dei crostacei.

CLAUS riprese le conclusioni di MILNE EDWARDS, che accettò assolutamente senza discutere e aggredì la questione della circolazione dell' acqua nella camera branchiale: egli però erroneamente giunse a dare agli epipoditi quella parte importante che effettivamente non hanno nel meccanismo respiratorio.

Nel 1887 GIARD & BONNIER rettificarono molti errori di MILNE EDWARDS e mostrarono la necessità di rifare gli studi di questo biologo.

Questi autori giunsero a dimostrare la fallacia dell' opinione di MILNE EDWARDS, adoperando il metodo delle polveri e dei liquidi colorati, invece di quello difettoso delle emersioni. Mettendo in acqua, contenente del carminio, un *Portunus variegatus* LEACH, specie molto comoda, secondo GIARD, per studiare la respirazione, hanno visto che il carminio si depositava su tutti i ciuffi dei peli filtranti, che circondano le aperture respiratorie afferenti, e specialmente poi su quella, che è situata fra l'ultima e la penultima zampa, dove si trova appunto il foro d' entrata principale dell' acqua.

GARSTANG nel 1896 e nel 1897 approfondì lo studio della funzione respiratoria nei crostacei di specie *Corystes*, *Portunus nasutus*, *Calappa granulata*, servendosi appunto del metodo dei liquidi colorati.

Un lavoro fondamentale fu eseguito da GEORGES BOHN (1901) sul meccanismo respiratorio dei crostacei decapodi, che è contemporaneamente un saggio di fisiologia evolutiva, etologica e filogenica di questo geniale autore. Egli adoperò anche il metodo dei liquidi colorati (carminio, inchiostro di Cina, bleu di metilene) per conoscere il tragitto dell' acqua nell' apparecchio respiratorio. —

Riassumiamo brevemente, prima di trattare le nostre esperienze, quanto si conosce sopra la costituzione anatomica e sulla funzione delle singole parti che costituiscono il sistema respiratorio dei crostacei decapodi e più specialmente degli Oxyrhynga, ai quali appartiene appunto *Maja verrucosa* M. EDW., che è stato argomento del nostro studio.

I. Camera Branchiale.

Esiste una vera e propria camera branchiale caratteristica dei Decapodi, la quale è limitata alla base da epimere (pleure), lateralmente dalle parti laterali del cefalotorace. Esiste poi un tetto branchiale vitreo, sottile, fatto di una membrana chitinosa resistente, che separa le branchie in una camera speciale, assolutamente separata dai rimanenti visceri.

Fanno parte di questa un orificio inspiratorio (che talvolta funziona da espiratorio), una camera branchiale propriamente detta, nella quale sono innicchiate le branchie ed un orificio espiratorio (che talvolta serve anche da inspiratorio).

Per quanto riguarda l'orificio inspiratorio della camera branchiale, MILNE EDWARDS aveva visto (1830) che nei crostacei è limitato ad uno spazio corrispondente alla parte anteriore della base delle zampe del primo paio.

BELL invece poté dimostrare (1853), fatto poi confermato da GIARD & BONNIER (1887), che l'orificio inspiratorio segnalato da MILNE EDWARDS era solo una minima parte della porta d'ingresso nella camera branchiale; questa comprendeva tutta la fessura latero-posteriore del carapace.

CLAUS invece (1886) non fece che ripetere l'errore, nel quale era caduto MILNE EDWARDS, senza fare un controllo rigoroso su questa regione dell' apparecchio respiratorio dei crostacei.

Anche io ho voluto vedere, quale via seguisse l'acqua per penetrare nella camera branchiale di *Maja verrucosa*.

Per eseguire questo studio, ho praticato in esemplari piuttosto grandi di *Maja verrucosa* dei piccoli fori, con una piccola pinza

osteotoma, oppure con una trefine piccola, alla superficie del branchiostegite. Ho lasciato riposare a lungo l'animale, che sopporta abbastanza bene questa prima parte dell'operazione e l'ho tenuto consecutivamente fermo, in un bacino, fissato con una pinza adattata ad un sostegno. Bisogna avere grande avvertenza di non andare a ledere profondamente i foglietti sottostanti, altrimenti si ha una emorragia più o meno grave e l'animale non è più affatto buono per eseguirvi sopra delle esperienze.

Ho successivamente tagliato i due foglietti che costituiscono la parete della camera branchiale, compreso il sottile rivestimento chitinoso interno.

Il *Maja* non risente affatto della sezione del carapace chitinoso, mentre invece, il taglio dei foglietti molli, che formano la camera branchiale, è molto risentito dal crostaceo. Devono essere assai sensibili, perchè questo si mette in continuo movimento ed occorre un certo tempo, prima che rimanga perfettamente tranquillo.

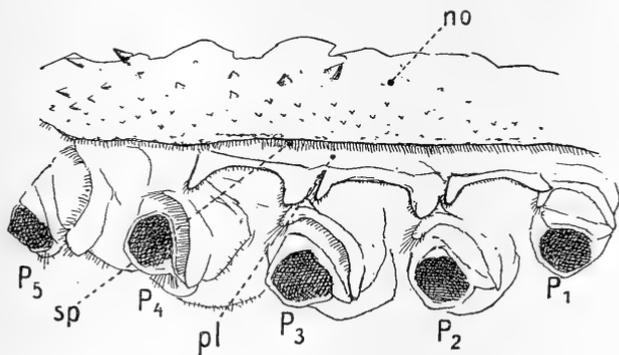


Fig. A.

Lato destro di *Maja verrucosa* per mostrare la regione inspiratoria.

P1—P5 piedi 1—5 del lato destro. sp commissura pleurale (doccia afferente del branchiostegite). pl Pleura. no Notum.

Anche io mi sono potuto convincere che, introducendo una materia colorante (ho adoperato bleu di metilene e carminio e me ne sono trovato molto contento), lungo tutto il bordo del carapace (doccia afferente, commissura pleurale), sopra descritto, apparisce una colorazione molto manifesta, dapprima alla base di quelle branchie della regione, dove si immette il liquido colorato. Progressivamente la colorazione, bluastra uniforme per il bleu di metilene, o rossastra per il deposito dei granuli di carminio, si porta dall'indietro

all' avanti. Allontanando fra di loro due branchie, come già aveva fatto il BOHN (1901 p. 89), si vede che le faccie interne di queste sono completamente colorate o in bleu o in rosso, ciò che significa che vi sono due correnti inspiratorie dirette verso l'avanti, cioè l'una esterna, alla superficie, e l'altra interna, nello spessore dell'organo branchiale.

Ho potuto stabilire nettamente, che qualunque corrente di acqua, che trae la sua origine a livello dell' intero bordo del branchiostegite, va sempre costantemente verso l'avanti. E ciò avviene, sia quando

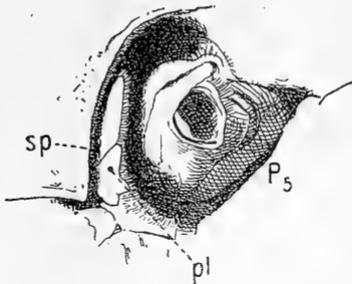


Fig. B.

Fig. B. *P5* piede 5 destro, visto di lato, con maggiori particolari per mostrare l'orificio inspiratorio. *sp-pl* stessa dicitura come nella Fig. A.

Fig. C. Faccia dorsale (tergum) di *Maja verrucosa* ♂, con allontanamento completo del carapace, per mostrare gli apparecchi della camera respiratoria branchiale. (Gli arti non sono stati disegnati.) 1:1. *Br* branchie. *C* cuore. *Fl* flagellum.

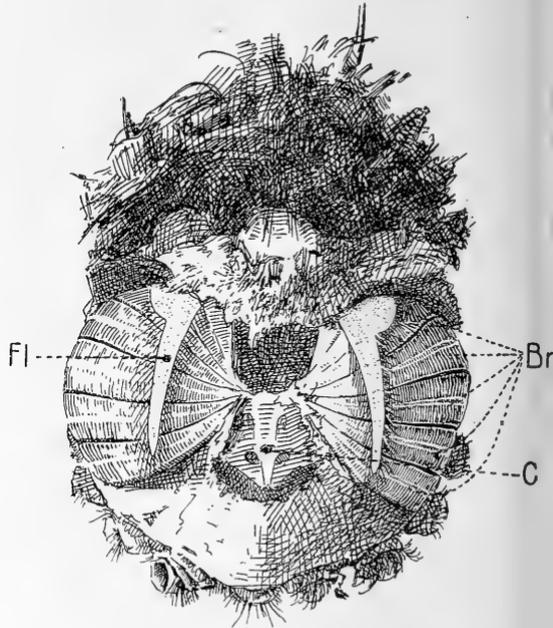


Fig. C.

gli epipoditi stanno fermi, come anche quando sono in movimento. Aveva quindi molto giustamente osservato a questo proposito il BOHN (1901, p. 90), mentre il CLAUS, anche in questo punto, era caduto assolutamente in errore.

Vedendo la grandezza delle branchie di *Maja*, si osserva come le posteriori siano molto più grandi di quelle situate più anteriormente, ciò che sta a dimostrarci che la funzione di queste è sicuramente più accentuata di quelle situate più anteriormente. Sono insomma le branchie posteriori destinate a ricevere maggiore quantità

di acqua, rispetto alla anteriori. Ed anche questo è una prova del fatto, che cioè, a maggiore sviluppo di un organo, corrisponde sempre una funzione molto più attiva.

BOHN (1901, p. 90) fece delle pesate di branchie di *Cancer*, ebbene vide che il rapporto fra il peso delle branchie posteriori e quello delle anteriori era di 2:1. Il gruppo posteriore, secondo BOHN, non riceverebbe acqua aereata per mezzo dell' orificio di MILNE EDWARDS, bensì per la fessura latero-posteriore e specialmente per l'orificio posteriore.

Da ciò si conclude dunque, che indubbiamente entra una maggiore quantità di acqua traverso la regione posteriore della doccia afferente (commisura pleurale) dello branchiostegite rispetto alla regione anteriore.

Osservando però a lungo questo mirabile fenomeno del decorso dell' acqua colorata nella camera branchiale del crostaceo, spesso si vede che la materia colorante fuoriesce dalla stessa regione per la quale è entrata, oppure traverso un punto situato anche più posteriormente: si ha insomma una inversione della corrente acqua respiratoria branchiale.

Questo fenomeno fu descritto la prima volta da W. GARSTANG (1896) in *Corystes cassivelaunus*, crostaceo delle coste inglesi, che durante il giorno si caccia nella sabbia. Lo stesso autore, nell' anno seguente (1897), pubblicò un secondo caso di inversione della corrente respiratoria in un altro crostaceo, che si ficca anche sotterra, il *Portunus nasutus* LATR.

Si avvererebbe poi, secondo GARSTANG, questa inversione in un modo molto manifesto anche in *Carcinus maenas* PENNANT. Questo autore trova infine una relazione molto evidente tra la forma del crostaceo e questa funzione.

Quasi contemporaneamente (1897—1898—1901) G. BOHN osservò questo stesso fenomeno in *Astacus fluviatilis*, *Maja*, *Portunus puber*, (molto netto) *Hyas*, *Palaemon*: due o tre volte in ogni minuto si avrebbe una inversione di corrente della durata di 1"—2". BOHN poi vide questo stesso fatto anche in altri crostacei: ritiene che sia un fenomeno di ordine assolutamente generale in tutti i crostacei decapodi e che ha delle conseguenze biologiche molto importanti.

La causa di questa inversione sarebbe, secondo BOHN, un movimento compiuto in senso inverso dallo scafognatite, ma di ciò ne parlerò a lungo, come anche delle modalità che determinano questo

fenomeno, nel punto ove tratterò della funzione di questa parte così importante dell' apparecchio respiratorio dei crostacei.

BOHN (1901, p. 332) ebbe anche il grande merito di essere arrivato a dimostrare che l'inversione della corrente respiratoria permette l'introduzione di larve in un certo numero di crostacei che, come ad es. i gamberi e le porcellane, non sarebbero presi dai parassiti senza questo meccanismo.

Secondo il BOHN (1901 p. 345) sarebbe l'inversione della corrente respiratoria, quella che determinerebbe nei crostacei anche la varia maniera di camminare. La maniera di disporsi delle lamelle branchiali varia nei vari decapodi, così anche varia il loro numero.

Secondo MILNE EDWARDS, in *Maja*, si avrebbero in questa serie ed in questo numero, le branchie: 2 branchie podo-epipodiali, 3 artrobranchie anteriori, 2 artrobranchie posteriori, 2 pleurobranchie.

HUXLEY suddivide le branchie, a seconda della loro inserzione, in tre gruppi:

1. Podobranchiae: inserite sull'articolo basilare dei piedi mascellari o dei piedi ambulatori.

2. Arthrobranchiae: sono fissate alla membrana articolare che riunisce il tronco all'articolo basilare del membro.

3. Pleurobranchiae: attaccate direttamente alla parete del tronco (pleura).

II. Nella camera branchiale dei decapodi si trova inoltre, quale appendice del secondo paio mascellare, una piccola piastrina, più o meno ovale, detta „valvola respiratoria“ o „scafognatite“ che, secondo MILNE EDWARDS, rappresenta l'esopodite di questo paio mascellare.

Questa piastrina agisce come una vera valvola ventilatrice: chiudendosi trattiene l'acqua nella cavità branchiale; mentre si apre, lascia uscire di nuovo l'acqua.

I muscoli delle seconde mascelle costituiscono due sistemi: un primo sistema, motore degli articoli basilari, un secondo, motore esclusivamente dell' esopodite, che è trasformato in lamella respiratoria (scafognatite): sono delle fibre muscolari molto striate e disposte sotto forma di un ventaglio, spesso distribuite in un solo strato.

Le esperienze di MILNE EDWARDS hanno dimostrato che, se artificialmente si impedisce il movimento di questa valvoletta a forma

di piastrina, a causa del mancato rinnovamento dell' acqua, l'animale muore per asfissia.

Studiare la funzione dello scafognatite è cosa abbastanza difficile, perchè è nascosto e perchè compie dei movimenti molto rapidi [secondo BOHN sino a 200 movimenti al 1' (1901, p. 94)]. BOHN per studiarne la fisiologia ricorse al metodo dell' esame diretto, ciò però solo nei crostacei trasparenti, oppure facendo una finestra nel bordo pterigostomiale a livello dell'organo, oppure osservando le varie correnti respiratorie prodotte da questo, per mezzo di polveri, o liquidi colorati, oppure di bolle di aria mista all' acqua. È stato questo l' autore, che ha fatto lo studio più profondo sullo scafognatite. Egli conclude dalle sue ricerche:

„1^o Les mouvements du scaphognathite sont fonctions des agents mécaniques, physiques, chimiques, externes, et par suite de l' habitat, qui est une somme d' agents mécaniques, physiques et chimiques;

2^o Secondairement ils sont fonction du mécanisme et du chimisme interne de l' organisme (influence de l' activité et de la sédanterité, de la fatigue, des mues, etc).“

Interverrebbero poi delle influenze sicuramente di ordine nervoso (ad es. fenomeni inibitori dovuti alla paura: *Eurynome*). Indubbiamente ha ragione BOHN nel sostenere (1901, p. 355) che: „le scaphognathite avec ses mouvements si instables est un réactif d' une merveilleuse sensibilité pour apprécier les variations de la composition chimique de l' eau de mer.“

È difficile, secondo il BOHN, di mettere in evidenza le variazioni chimiche, che avvengono nei muscoli basilari e in quelli del-



Fig. D.

Scafognatite sinistro di *Maja verrucosa* (valvola, piastra, lamina respiratoria, esopodite trasformato, annesso al II pai di piedi mascellari).

l'esopodite (scafognatite) della seconda mascella, così anche la parte che spetta ad ognuno di questi due sistemi miscolari.

BOHN esegui le sue ricerche specialmente sopra lo scafognatite di *Carcinus*, *Cancer* e *Maja*. In *Maja* (queste sono le ricerche che a noi interessano più da vicino) osservò in questo organo tre specie di movimento:

1. Movimenti diretti; 2. movimenti incompleti e isolati; 3. movimenti inversi completi e in serie: si può provocare, secondo BOHN, molto facilmente, un movimento inverso, eccitando leggermente con la punta di un ago le fibre anteriori del ventaglio muscolare.

In uno dei crostacei da lui studiati (*Carcinus maenas* PENNANT) poté anche scrivere, con un metodo adatto, i movimenti dello scafognatite ed ottenne anche un tracciato, però io ritengo che, data la delicatezza e la grande sensibilità dell' organo, come dice lo stesso BOHN, eccessivamente sensibile alla fatica ed ai diversi agenti chimici, fisici e meccanici, (BOHN 1901, p. 343 „où aboutissent une foule des réflexes“); questi movimenti, tracciati sopra un cilindro affumicato, non rispondano alla realtà. Difatti l'unico tracciato che riporta è poco chiaro.

BOHN ha avuto infine il grande merito di aver richiamato l'attenzione degli osservatori sopra gli stretti rapporti che passano fra i movimenti dello scafognatite e la filogenia.

Difatti egli ha potuto nettamente stabilire nei gamberi (Crabes) tre tendenze: 1. tendenza oxystomica (oxystomienne): movimenti oscillatori dell' acqua, costituzione degli orifici respiratori anteriori e riduzione della formula branchiale. 2. tendenza corystidica (corystidienne): inversioni prolungate della corrente dell' acqua nella camera branchiale, costituzione di una camera prostomiale per la filtrazione dell' acqua, conservazione delle branchie. 3. tendenza conservatrice: operculizzazione pura e semplice del quadro boccale per mezzo dei massillipedi esterni.

Queste inversioni di correnti si avvererebbero con modalità differenti a seconda dei gruppi e delle influenze che agiscono sopra questi. Si accentuerebbero di molto, secondo BOHN, sia come intensità che come frequenza e durata nelle specie „attive“ e diminuirebbero di molto nelle forme „sedentarie“. Man mano che si procede nell' albero filogenetico, si constata che man mano che il carapace si accorcia (in senso dall' avanti all' indietro) e si allarga, le inversioni hanno una tendenza molto netta, sia alla ripetizione (Scillari, Oxistomi), come all' allungamento dei periodi (correnti in-

verse prolungate di Porcellane e di gamberi che si sotterrano e litorali).

BOHN ritiene inoltre che i riflessi, che partono dallo scafo-gnatite, sono associati ad un certo numero di altri riflessi che sono legati a quelle parti dell' apparecchio respiratorio. E ciò ben si comprende, pensando che questi riflessi associati hanno il loro punto di partenza da altre parti dell' apparecchio respiratorio. E difatti, secondo BOHN, hanno origine dai massilipedi (esopoditi ed epipoditi),

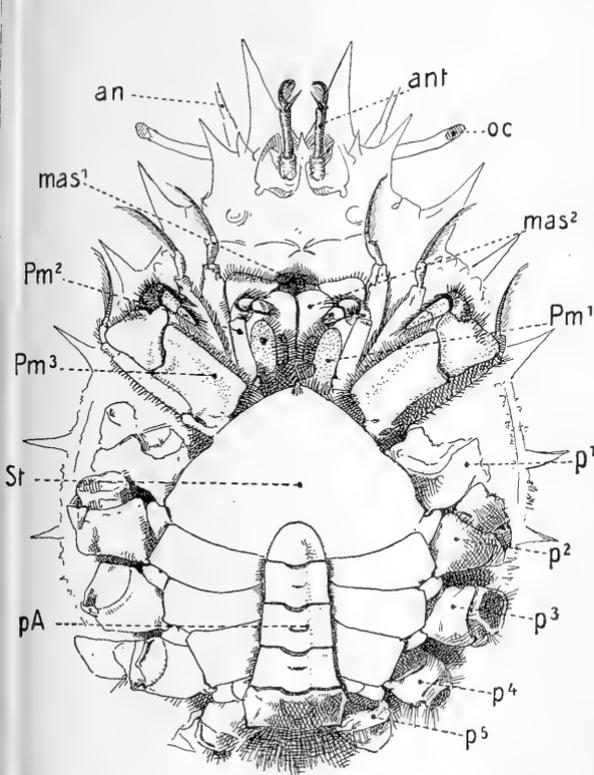


Fig. E.

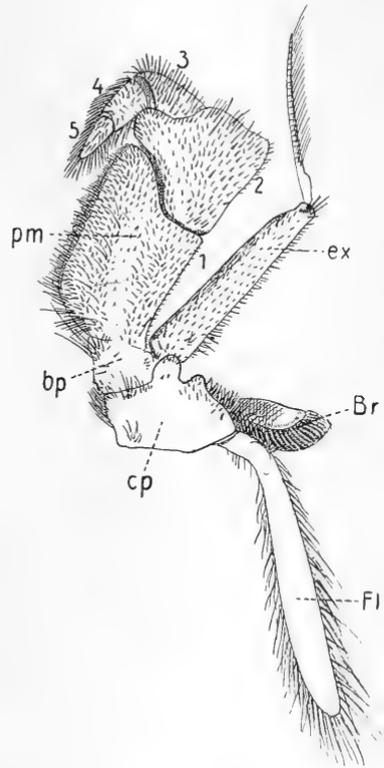


Fig. F.

Fig. E. *Maja verrucosa*, ♂, vista dal lato ventrale (sternum). Le appendici periboccali sono state divaricate, per lasciarle vedere bene. 1:1. pA postabdomen. oc occhio. an antenna. ant antennula. p¹—p⁵ piedi toracici (thoracopodi) 1—5 pm¹, pm², pm³ pedes maxillares (maxillipeda). St sternum. mas¹ primo mascellare. mas² secondo mascellare.

Fig. F. Pes Maxillaris III (lato sinistro). Br podobranchia. Pm pes maxillaris III con i suoi cinque articoli (1—5). ex esopodite (palpo). Fl flagellum (epipodite). Bp basipodite. Cp coxipodite.

dagli arti ambulatori (endopoditi), che si trasformano in arti pulitori ed infine dai muscoli motori del carapace cefalo-toracico (Homaridae) e dall' addome.

Volgiamo ora uno sguardo a quelle appendici che hanno anche una precipua parte nella respirazione e che si trovano sternalmente nei crostacei decapodi.

III. Massillipedi. Sono tre paia situate simmetricamente ai due lati della bocca.

Terzo paio di massillipedi: notevole specialmente per l'appiattimento degli ischiopoditi in larghe placche quadrangolari che combaciano nella linea mediana e che possono ricoprire gli altri articoli boccali e chiudersi come i battenti di una porta. Lungo il

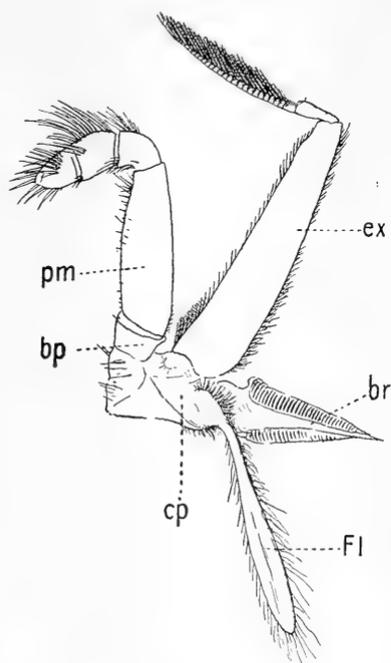


Fig. G.

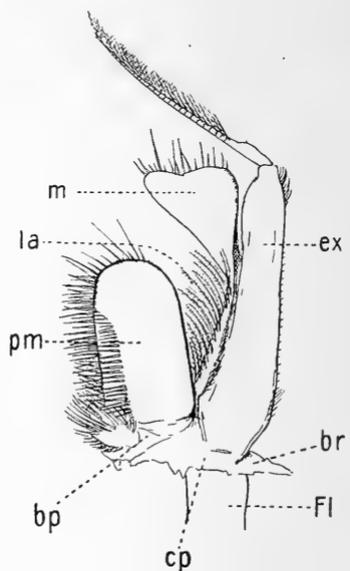


Fig. H.

Fig. G. Pes maxillaris II (lato sinistro). *Br* podobranchia. *Pm* pes maxillaris. *Ex* esopodite (palpo). *Fl* flagellum (epipodite). *Bp* basipodite. *Cp* coxipodite.

Fig. H. Pes maxillaris I (lato sinistro). *Br* podobranchia. *Pm* pes maxillaris I. *Ex* esopodite (palpo). *Fl* flagellum (epipodite). *Bp* basipodite. *Cp* coxipodite. *La* Locus masticatorius. *M* mascella.

bordo interno si nota come una specie di mascella (*pm. 1*). Il palpo od esopodite (*ex*) comprende un articolo basilare molto allungato che termina in un' antenna filiforme. I terzi massillipedi sostengono inoltre la terza e quarta branchia, oltre che un flagellum (epipodite) i cui movimenti continui muovono l'acqua nella camera respiratoria branchiale.

Secondo paio di massillipedi. Differiscono per un ischion meno largo e per la presenza di una branchia (seconda branchia).

Primo paio di massillipedi. — Si distinguono per la trasformazione in mascella del coxa e del basos così pure per il lungo sviluppo del flagellum. — Portano la prima branchia.

È stato merito di BOHN (1899) avere richiamato l'attenzione dei ricercatori sulla grande importanza che hanno gli esopoditi dei massillipedi, quali coadiutori dell' esopodite della seconda mascella (scafognatite) nella produzione della corrente respiratoria. — Sarebbero insomma gli esopoditi dei massillipedi che, spingendo l'acqua nelle varie direzioni in avanti, proseguono e completano l'azione dello scafognatite. In fondo il movimento di ambedue questi organi dell' apparecchio respiratorio dei crostacei si rassomiglia completamente. — La quantità di acqua che viene spinta nell' unità di tempo da ambedue gli apparecchi deve essere assolutamente uguale, altrimenti deve venire uno squilibrio nella regolazione di questa nella camera respiratoria branchiale del crostaceo.

Solo in condizioni anormali, quando cioè il lavoro dei due ordini di organi non è più coordinato e viene una dissociazione nel movimento dei massillipedi o dello scafognatite, allora può la maggiore celerità dei primi o del secondo supplire alla deficienza motoria degli uni o dell' altro. — Ma ciò che viene esposto qui, solo dal lato teorico, avrà una conferma nelle esperienze che sono state appunto eseguite in *Maja*.

BOHN ritiene che i movimenti degli esopoditi dei massillipedi suppliscano in una certa misura quelli dello scafognatite. Una certa analogia esiste sicuramente, però la direzione varia: il movimento degli esopoditi dei massillipedi si avvera dall' alto in basso e viceversa, mentre quello dello scafognatite è dall' avanti all' indietro, o viceversa.

BOHN ha dimostrato che i movimenti degli esopoditi, anche più di quelli dello scafognatite, sono sotto l'influenza del genere di vita dell' animale. — Difatti i crostacei a vita natante, o pagurica, o con tendenza alla vita sotterranea, vanno presentando una modificazione

molto netta dei loro massillipedi. — Nei primi, a vita natante, l'esopodite del massillipede è molto importante, anche per i movimenti laterali, nei paguri agisce con una grande attività e ugualmente da un solo lato, mentre nelle forme a vita sotterranea ha perduto quasi completamente l'importanza funzionale e morfologica. — Secondo BOHN le influenze nervose sono di una grande importanza per i movimenti degli esopoditi dei massillipedi: specialmente le minime eccitazioni (ombra, avvicinarsi dell'osservatore p. es.) rendono manifeste nei paguri delle variazioni molto importanti in quegli organi respiratori.

BOHN inoltre constatò in *Maja* (1901, p. 174) che i movimenti degli esopoditi dei massillipedi nella locomozione laterale hanno sempre luogo dal lato opposto al senso della locomozione.

IV. Epipoditi. Flagella.

Una parte delle tre paia dei piedi mascellari è data dei flagella ovvero epipoditi.

Questi flagella sembra abbiano la funzione di suddividere l'acqua alla superficie delle branchie ed il loro movimento è una conseguenza del continuo movimento nel quale si trovano i massillipedi.

L'epipodite si affonda nella cavità branchiale: i due delle due paia posteriori si portano nella regione posteriore delle branchie, fra queste e le epimere (pleura), mentre quello del primo massillipede si porta alla superficie delle branchie.

Gli epipoditi hanno degli intimi rapporti colle branchie: difatti si vede manifestamente nei crostacei, che più queste sono sviluppate e più gli epipoditi sono voluminosi, appunto perchè debbano essere costantemente e bene pulite, mentre invece una branchia atrofica non ha bisogno di un epipodite molto sviluppato. — Sono gli epipoditi che con i loro numerosi peli, come ho accennato altrove, tengono completamente pulite le branchie ed è così che gli scambi respiratori si possono avverare normalmente nel miglior modo possibile.

BOHN ha scoperto (1901, p. 184) che „chez les Crustacés marcheurs la locomotion entraîne le nettoyage des branchies“ e che negli *Oxyrincha* l'evoluzione della branchia è funzione dello sviluppo degli epipoditi.

FRITZ MÜLLER (1880), in una memoria sopra gli endopoditi toracici, (zampe articolati pulitrici: in *Palaemon* sarebbero le zampe

anteriori, in *Alpheus* ed *Hippolitus* le seconde zampe) oltre aver segnalato l'ornamentazione svariata dei peli degli epipoditi, aveva anche supposto una ornamentazione corrispondente della branchia nella linea mediana. Dal lato, che guarda la faccia interna della cavità branchiale, si troverebbero delle serie di scaglie, che sarebbero destinate a staccare le particole attaccate ai peli dell'epipodite, quando si muove fra le branchie e la parete interna.

Gli autori poi, che si occuparono specialmente di studiare la costituzione anatomica di queste appendici articolari pulitrici, furono COUTIÈRE (1899), ORTMANN (1894) e BATE (1888), però anche in questo punto il BOHN (1901, p. 196) è stato quell'autore, che ha avuto il merito maggiore, perchè ha studiato e comparato la relazione anatomica e fisiologica che passa fra gli epipoditi e le seconde zampe, ossia fra organi, che hanno la funzione comune, di ripulire cioè la camera branchiale e ne ricercò la ragione.

È inutile che io stia qui a trattenermi partitamente, perchè non è questo il luogo, sopra le relazioni che ha trovato BOHN nelle varie specie di crostacei. Egli giunse alla conclusione, che gli sfregamenti, che si fanno di due faccie chitinee (movimenti degli epipoditi e delle appendici articolari pulitrici), l'una contro l'altra, hanno la conseguenza manifesta di sviluppare, coll'andare del tempo, secondo i punti e le linee di tangenza, delle svariate ipertrofie.

V. Mandibole e mascelle (primo mascellare e secondo mascellare) (Fig. E).

La mandibola non prende parte alla funzione respiratoria propriamente detta: concorre naturalmente insieme colle mascelle a limitare l'orificio periboccale.

Le mascelle sono due: l'una anteriore detta anche prima mascella, maxilla anterior, mascella posteriore, mascella inferiore, maxillula; l'altra mascella, detta mascella posteriore, seconda mascella, mascella accessoria, maxilla s. strictiori.

La funzione principale della prima, come anche della seconda mascella, è di trattenerne la preda e spingerla contro le labbra, mentre viene maciullata dalle mandibole. La prima mascella ha come funzioni accessorie, oltre che quella per la presa e manipolazione del nutrimento, anche l'altra di ripulire il carapace e la camera branchiale.

La seconda mascella fatta di un palpus (endopodite) e di un esopodite (scafognatite: piastra con ciglia marginali) serve, oltre che

per la manipolazione della preda, anche come funzione accessoria di servire col suo scafognatite, come piastra respiratoria. E su questa funzione qui non mi trattengo, perchè è stata già in altro luogo particolarmente ed esaurientemente trattata.

VI. Antenne ed appendici boccali (Fig. E).

BOHN ha scoperto che esiste (1901. p. 206) una relazione molto netta e intima tra i movimenti delle antenne e quelli dei massillipedi posteriori. I massillipedi, come ben si vede dalla figure che riporto, sono rivestiti di numerosi peli che formano una specie di barriera filtrante al davanti della depressione caratteristica che si nota in questa regione.

Secondo BOHN questi peli, molto sensibili al tocco, sono punto di partenza di riflessi, che determinano movimenti di tutti i massillipedi (endopodite ed esopodite) ed infine il ripulimento delle antenne e delle appendici boccali.

Molti gamberi primitivi, come ha dimostrato bene il BOHN (1901, p. 207) in *Atelecyclus*, hanno una camera filtrante anteriore o camera prostomiale. Fisiologicamente questa camera serve per trattenere la sabbia attorno le antenne e appendici boccali, quando si ha l'inversione della corrente respiratoria, e di non lasciar passare l'acqua che avanti la bocca e nelle doccie occupate dagli scafognatiti. Ogni camera prostomiale ha un orificio anteriore e due posteriori (destro e sinistro) che fanno comunicare la camera con le doccie degli scafognatiti.

L'orificio anteriore è formato da queste appendici:

1. Le antennule e specialmente i loro articoli basilari, mobili, grandi, spesso sporgenti e pelosi.
2. Le antenne e specialmente i secondi articoli basilari, che si portano da ogni lato degli articoli basilari della antennule.
3. I massillipedi posteriori coi loro meropoditi e carpoditi.

Secondo il BOHN (1901, p. 207) tutti questi pezzi hanno una funzione filtrante ed una funzione di avvertimento.

Difatti BOHN ha visto, che basta toccare le antennule in *Maja morente* per rianimare subito gli scafognatiti, ed inoltre, che basta eccitare i peli del bordo anteriore dei massillipedi in *Atelecyclus*, perchè la camera prostomiale si riduca ad una semplice fessura e i movimenti dello scafognatite si modifichino in modo da ricacciare l'acqua dall' indietro verso l'avanti.

La camera prostomiale ha per fondo il peristoma, questo è

limitato indietro da una cresta più o meno saliente, l'endostoma, che lo separa più o meno dalle doccie degli scafognatiti.

Gli orifici posteriori della camera prostomiale che potrebbero chiamarsi anche orifici prelabiali, sono costituiti da lobi particolari, i lacini, che si sviluppano sugli endopoditi dei massillipedi anteriori e che si applicano spesso contro la cresta dell'endostoma. Questi sono del resto mobili e perciò varia l'apertura degli orifici.

BOHN conclude (1901, p. 210) che le antenne e le appendici boccali si adattano all'inversione della corrente respiratoria.

Nelle specie, che tendono al sotterramento, contribuiscono alla formazione di una camera filtrante, detta camera prostomiale.

Nel caso delle specie non sotterranee, i massillipedi delimitano degli orifici particolari, che si potrebbero chiamare orifici prostomiali o prelabiali, a seconda che sono soprattutto costituiti dai piedi mascellari posteriori, o dai piedi mascellari anteriori.

BOHN eseguisce un lungo studio di morfologia e di filogenia sui crostacei, basandosi appunto sopra le modificazioni morfologiche delle antenne e delle appendici boccali. E vede che i cambiamenti nella funzione portano a cambiamenti nella forma di queste parti.

Quantunque io non abbia eseguito esperienze in proposito, pure bisogna tener conto dei lavori fatti sugli scambi respiratori dei crostacei, perchè potranno chiarire molti punti delle nostre ricerche sulla meccanica respiratoria di questi animali. JOLYET e REGNARD prima, e più recentemente BOHN, hanno visto che i crostacei decapodi (animali molto vivaci ed attivi) consumano molto ossigeno, molto più pronunciato è questo consumo negli stessi animali litorali (Macruri, Anomuri, Brachiuri), che non in quelli che vivono in profondità. BOHN ha visto inoltre, che nei crostacei il rapporto $CO_2 : O$ è uguale in media a 0,8; però, all'avvicinarsi dell'inverno, o in animali che vivono sopra fondi speciali, questo rapporto diminuisce e diventa perfino negativo, ciò che significa, che vi è assorbimento di CO_2 da parte del crostaceo.

BOHN fece anche altre ricerche sopra gli scambi chimici di alcuni gamberi e vide che questi (1901, p. 339), in un'acqua molto ossigenata, cominciano a respirare molto frequentemente (questa frequenza però varia secondo le specie). Dopo un certo tempo però che il crostaceo è rimasto in tale acqua, questa si carica di CO_2 e la respirazione diminuisce molto di intensità. Consecutivamente, rimanendo ancora in tale acqua, o muore, oppure si adatta a questo

ambiente, diviene contemporaneamente meno attivo ed in questo stato il crostaceo assorbe sicuramente CO_2 .

BOHN conservò per quattro giorni tre esemplari di *Pinnotheres pisum* L. in qualche centimetro cubo di acqua in un vaso del tutto chiuso. I movimenti sono durati benissimo per tre giorni, al quarto giorno invece sono cessati completamente.

Appena però questi tre crostacei furono posti in acqua pura, ritornarono completamente normali. Secondo me si trattava indubbiamente di una forma di letargo (vita latente per CO_2 e prodotti del ricambio in eccesso).

Ed ha ragione BOHN nel sostenere (1901, p. 340) che i fisiologi debbono tener conto delle condizioni etologiche, nelle quali si trova l'animale, per trarre delle conclusioni, scèvre da errori, dai loro esperimenti.

Occorre qui infine tenere parola di altri lavori, che hanno una grande attinenza coll'argomento del nostro studio.

Per quanto specialmente riguarda l'influenza del sistema nervoso sopra il meccanismo respiratorio di *Limulus*, IDA HYDE giunge a queste conclusioni:

(p. 445). „1. Lesion or loss of part or the entire brain, oesophageal collar, or post-oesophageal ganglion, has no influence on the respiratory movements.

2. When the abdominal cord is cut anterior to its first ganglion the plates are no longer affected by external stimuli anterior to the lesion, nor are parts anterior to the injury influenced by stimuli on the gill-plates. The gill-plates all move in the same rate, extent, and rhythm.

3. Severing the cord, for example between the second and third ganglia, or extirpating a ganglion, so that there is an anterior division connected with the brain and a posterior division of the plates separated from it, the rate of respiratory movements of both divisions under ordinary condition is practically the same. After the animal is made to exercise after being fed, operated on, or irritated, the rate of the different divisions is altered, but in like direction. For instance, after exercise both divisions of plates inspire at increased rate. After feeding or being irritated the rate of both division increases, but that of the anterior may be more rapid than that of the posterior division. In short, the rate of the different plates is the same when they are stimulated by the condition of the blood alone.

The extent and rhythm of the plates above and below the lesion vary according to circumstances. After feeding or irritation the anterior gill-plates move in greater extent and different rhythm from those posterior to the injury. Cramp movements and interrupted respiration that often occur in the posterior division, rarely appear in the anterior.

(p. 446). Each division has its reflex centres and is not disturbed by cramp or interrupted respiratory movements of the neighboring division.

4. Each ganglion of the cord constitutes an automatic and reflex centre for the respiratory movements.

5. The anterior nerves of the ganglia contain sensory fibres and the posterior nerves both sensory and motor fibres."

Giunse a questa ultima conclusione, perchè stimolando il primo non si ha alcun effetto motorio, mentre stimolando il secondo si ha agitazione di tutto l'animale. Tagliando il nervo posteriore, e stimolando il moncone periferico, si ha un movimento del piede branchiale corrispondente, mentre gli altri rimangono completamente fermi.

PATTEN ha dimostrato, che ogni piede masticatorio è capace di prendere l'alimento, quando è in relazione diretta con il sistema nervoso, rappresentato dall'anello gangliare corrispondente. Questi speciali piedi masticatori sono capaci di riconoscere (al pari dei tentacoli delle attinie) la natura chimica e tattile del nutrimento.

J. LOEB, sotto la direzione del quale fu compiuto il lavoro da I. HYDE, spiega la coordinazione, che si ha nel movimento dei piedi respiratori, come nelle pulsazioni delle meduse. Ossia il ganglio, che viene primo e contemporaneamente più rapidamente eccitato, eccita appunto tutti quei gangli, che normalmente sono uniti con questo.

In questi ultimi tempi (1912) MATULA si è occupato di studiare la regolazione dei movimenti respiratori in *Squilla mantis*, e questi sono gli importanti risultati ai quali è giunto (p. 130—131).

„1. Äussere Reize (mechanische und elektrische) bewirken am normalen Tiere während ihrer Wirkungsdauer eine Reflexhemmung der Atmung, worauf nach ihrem Aufhören eine Erhöhung der Atemfrequenz erfolgt, die mehrere Minuten bis eine Stunde bestehen bleibt.

2. Sauerstoffmangel hat keinen deutlichen Einfluß auf die Atemfrequenz.

3. Kohlensäure bewirkt eine Steigerung der Frequenz und bei höheren Konzentrationen heftige Vergiftungssymptome (tetanische Krämpfe), die den Tod des Tieres herbeiführen können.

4. Ausserdem bewirken noch unbekannte Umstände, die wahrscheinlich im Cerebralganglion zu suchen sein dürften, Änderungen der Atemfrequenz.

5. Exstirpation des Cerebralganglions bewirkt keine andauernde, wesentliche Veränderung der Atmung; wohl aber zeigt es sich, dass bei solchen Tieren der Abfall der durch Reizung bewirkten Frequenzerhöhung bedeutend langsamer ist als bei normalen Tieren.

6. Exstirpation des Unterschlundganglions hat scheinbar gleichfalls keinen dauernden Einfluss auf die Atemfrequenz; nähere Untersuchung zeigt aber, dass ein solches Tier unfähig ist, die Atemfrequenz nach äusseren Reizen oder bei CO₂-Zufuhr wesentlich zu erhöhen. Wird die Operation an einem Tiere mit erhöhter Frequenz ausgeführt, so erfolgt sofort nach der Operation eine Verlangsamung der Frequenz.

7. Exstirpation des ersten Thoracalganglions hat sofortigen Stillstand der Atmung zur Folge.

8. Das koordinierte Zusammenarbeiten der Pleopoden ist allen Anschein nach auf einen proprioceptiven Reflex zurückzuführen.“

Metodo di sperimentazione.

Il *Maja verrucosa* veniva fissato per mezzo di una morsa; il flagellum veniva legato con un filo, che comunicava con una leva scrivente, a contatto con un cilindro affumicato. In questo modo si avevano le grafiche delle escursioni del flagellum e contemporaneamente, per mezzo di segnali elettrici, si scrivevano sul cilindro affumicato le varie escursioni dei massillipedi e dello scafognatite.

Sono riusciti vani tutti i miei sforzi per poter arrivare a prendere una grafica di queste ultime parti, perchè il minimo tocco produceva una variazione nella escursione, o un arresto anche nel movimento di questi vari organi.

Nel bacino, dove si trovava il *Maja*, scorreva continuamente acqua di mare.

Furono fatti stimoli di vario genere, sia sopra le varie parti che compongono l'apparecchio respiratorio, come anche sulle altre regioni. Furono eseguiti stimoli fisici (toccamento, puntura) e chimici

(sostanze inerti poste a contatto delle varie parti dell'apparecchio respiratorio, CO₂, ecc.) come verranno meglio descritti nei protocolli delle varie esperienze.

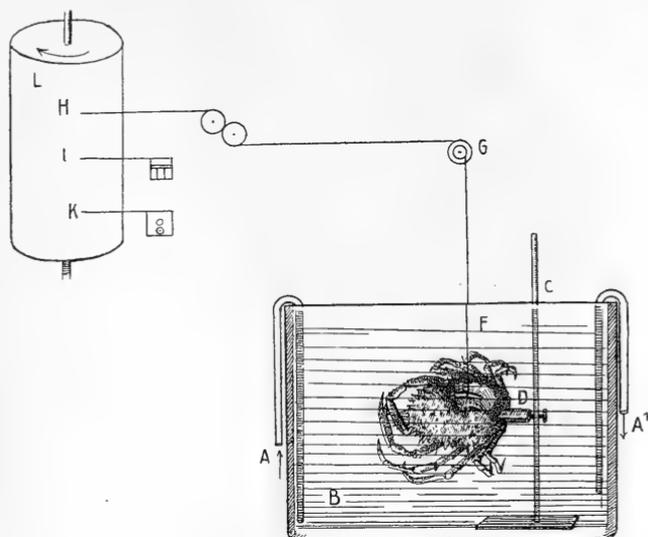


Fig. J.

Apparecchio per studiare la respirazione dei crostacei.

B bacino, nel qual scorre di continuo acqua di mare *AA'*. *C* Sostegno con pinza *D* per fissare il *Maja*. *F* flagellum in comunicazione con una leva scrivente *H* per mezzo di una ruota di riduzione *G*. *L* cilindro affumicato. *I* segnale elettrico. *K* orologio di JAQUET.

Descrizione e Discussione delle Esperienze.

19./6. 1908 — Tracciato 8.

Maja verrucosa No. 9 ♂. Dimensioni cm 3,5 × 5,5. T. dell'acqua di mare 24° C.

Ore 14,20. — Si apre il carapace a destra: l'appendice flabelliforme si muove per qualche minuto, ma poi rimane completamente immobile.

Alle ore 14,30 — comincia di nuovo a muoversi in forma ritmica regolare.

3 ore 14,35. — *Maja* rimane sempre in continuo movimento: il tracciato respiratorio dell'appendice flabelliforme, preso successivamente alle ore 14,31 e 14,32, non è riuscito molto regolare, di più le escursioni respiratorie sono state molto rare.

Nel momento che si esegue l'osservazione, si ottiene un tracciato

abbastanza regolare: per lo spazio di 45" si ottengono 23 escursioni respiratorie da parte dell'appendice flabelliforme, che dall'altezza di 9 mm, quali erano all'inizio, si sono innalzate sino a 28 mm nei primi 15"—20", poi sono andate man mano decrescendo, sono diventate più rare ed hanno raggiunto successivamente l'altezza di mm 9—5—7 (Fig. 1).¹⁾

Lo scafognatite destro fa 59 escursioni in 20" (177 al 1') ed anche 70 in 16" (225 al 1').

4. Ore 14,37 — l'animale è perfettamente tranquillo e il flagellum non compie movimento alcuno.

Si sospende di nuovo il tracciato della curva respiratoria dell'appendice flabelliforme: si ottengono due gruppi di respirazioni, divisi fra di loro da una pausa di 23", durante il qual tempo non si è avuta che una sola escursione respiratoria. Nel primo gruppo, che è durato 44", si osservano 84 R. e nel secondo gruppo, durato 34", 72 R. Ossia, facendo le proporzioni, nel primo gruppo si sarebbero avute 84 R. e nel secondo gruppo 123 R. al 1'.

Le curve del primo gruppo hanno raggiunto un'altezza massima di mm 29 ed alla fine si sono mantenute quasi sempre all'altezza di mm 8—10. Le curve respiratorie del secondo gruppo, si sono mantenute quasi sempre all'altezza di mm 25—26, si ottengono però anche di quelle, frammischiate alle prime, dell'altezza di mm 9—11.

Da notare poi è nel primo gruppo di respirazioni, quasi all'inizio, un tipo di respirazione a tipo alterno periodico: due piccole curve respiratorie si trovano in mezzo a due grandi curve, poi susseguono due gruppi ognuno di 3 curve respiratorie, fra due grandi respirazioni, ed infine un gruppo di 5 piccole respirazioni fra 2 grandi curve respiratorie (Fig. 2).

5. Ore 14,40 — il *Maja* si muove molto e va annaspando continuamente con le zampe per lo spazio di 28". L'appendice flabelliforme, contemporaneamente a questi movimenti, ed anche dopo, va eseguendo un regolare tracciato respiratorio. All'inizio c'è un gruppo di 11 curve, quasi tutte della stessa altezza (mm 27), della durata di 21". Segue poi un altro gruppo di 10 curve, dell'altezza variante fra 6—13 mm e della durata di 24". Dopo una pausa respiratoria di 6", si ha un gruppo di 6 curve respiratorie, sempre

1) Tutte le figure, per facilitarne la riproduzione, sono state ridotte da $\frac{1}{2}$ ad $\frac{1}{5}$ circa della grandezza naturale.

da parte dell' appendice flabelliforme, quasi tutte dell' altezza di 26 mm. Segue poi una lunga pausa, durante il qual tempo (35"), non si ha accenno di movimento alcuno da parte dell' appendice flabelliforme (Fig. 3).

6. Ore 14,42 — comincia a muoversi di nuovo con tutte le zampe per lo spazio di 23", poi rimane completamente fermo. Sia prima, come dopo questo movimento da parte dell' animale, il tracciato dell' appendice flabelliforme si conserva perfettamente eguale ed omogeneo. Le curve raggiungono un' altezza massima di 30 mm e si alternano con curve molto più piccole, dell' altezza di 8—10 mm, però questo alternarsi si avvera non in un modo del tutto regolare, ma molto saltuariamente (dopo 1—10 curve molto alte si ha una curva piuttosto piccola), si hanno in media 33 movimenti dell' appendice flabelliforme per ogni 1'.

Alla fine di questa osservazione, che è durata quasi 4', si osserva nel tracciato, che fornisce il flagellum, un periodismo abbastanza netto e manifesto. Difatti, dopo una pausa di 16", nella quale l' appendice non si è mossa assolutamente, si ha un gruppo di 8 curve dell' altezza di 26 mm e della durata di 9", seguono poi due curve dell' altezza rispettiva di mm 12 e 6. Dopo una pausa di 5", per la durata quasi di 1', si ha un tipo di respirazione, da parte del flagellum, a tipo periodico. Alcune delle curve fornite da questo sono piuttosto basse e si alternano con altre, molto più alte: questa alternanza però non soggiace ad una regola fissa. Alla fine poi della osservazione le curve raggiungono tutte una altezza di circa 30 mm.

7. Ore 14,48 — si sospende di nuovo il tracciato delle curve dell' appendice flabelliforme. Le curve, che si ottengono, sono tutte abbastanza alte (raggiungono in media l' altezza di 25—30 mm). Dopo queste curve, che hanno avuto la durata di quasi 1', il tracciato non si presenta più tanto regolare, si hanno delle pause, frammi-schiate con curve dell' altezza variante fra 5 e 30 mm. Alla fine dell' osservazione (dopo 4'), le curve si presentano sotto forma di un gruppo abbastanza regolare (altezza mm 15—29, in numero di 28 al 1'). I movimenti dello scafognatite contemporaneamente furono di 223 al 1', sempre diretti in senso da dietro in avanti ed anche di 294 al 1'.

Il quoziente, che sta a rappresentarci il rapporto fra i movimenti del flagellum e dello scafognatite, (rappresenteremo questo rapporto,

per brevità, con la formula $\frac{S}{F}$) è dato dai seguenti valori: movimenti del flagellum: 28, movimenti dello scafognatite: 223—294, $\frac{S}{F} = 1:7,96 — 1:10,5$. (Per brevità indicherò con la lettera S, lo scafognatite, con la lettera F, il flagellum, con la lettera M, il massillipede.)

8. Ore 14,59 — si prende, per lo spazio di circa 3', il tracciato normale dei movimenti che va eseguendo l'appendice flabelliforme: le curve che si ottengono non sono perfettamente uguali fra di loro (variano fra un'altezza di mm 6—30), si susseguono alcune volte alla distanza di 1"—2" l'una dall'altra, ma spesso si hanno anche delle pause più o meno lunghe.

Lo scafognatite contemporaneamente compie sempre, in senso dall'indietro in avanti, 211 movimenti al 1'.

9. Ore 15,5 — si stimola per lo spazio di 9" meccanicamente, strisciandovi sopra una bacchetta di vetro, la regione mascellare. Durante il tempo che si faceva lo stimolo, l'appendice flabelliforme ha dato una sola curva dell'altezza di mm 7,5, poi si è avuta una pausa di 8", quindi una piccola curva dell'altezza di mm 4 ed infine un gruppo di 3 curve, dell'altezza le prime due di mm 23 e la terza di mm 26; sono state della durata di 6", poi si è avuta una pausa completa e, solo dopo 35", l'appendice flabelliforme ha cominciato a muoversi di nuovo.

Dunque lo stimolo della regione mascellare avrebbe portato con sé un arresto del movimento dell'appendice flabelliforme.

Contemporaneamente lo scafognatite si muoveva continuamente e regolarmente da dietro in avanti con un ritmo di 240 movimenti al 1'. Dunque si muove molte più celeremente che allo stato normale, come abbiamo visto nell'osservazione precedente 8 (movimenti 211 al 1').

E ciò lo spieghiamo, pensando che lo scafognatite aumenta il suo lavoro, il suo movimento, per vedere di scacciare lo stimolo molesto, che era nella regione mascellare.

Dopo 3" lo scafognatite faceva sempre, dall'indietro in avanti, 225 movimenti al 1', dopo 6" i movimenti erano 247 al 1' (in questa ultima osservazione, lo scafognatite alla fine si muoveva anche in senso inverso, cioè dall'avanti all'indietro).

Questo tracciato dell'appendice flabelliforme, che è stato preso per la durata di circa 7", ha mostrato un fatto che certo non è

privo d'interesse: ossia non si è conservato sempre completamente omogeneo, ma si osservano dei periodi di più energica attività, che si sono alternati con altri di molto minore attività. Nei primi 2" questo fatto non è stato tanto manifesto, ma in seguito il fenomeno è chiarissimo, tanto che possiamo parlare qui di veri e propri gruppi periodici, che si elevano al disopra della ascissa e che si alternano con il tracciato normale dell'appendice flabelliforme.

10. Ore 15,16 — si stimola meccanicamente per lo spazio di 9" la regione mascellare con una piccola bacchetta di vetro.

Prima di fare lo stimolo, le curve date dalla appendice flabelliforme erano dell'altezza di 5—6 mm, mentre si faceva lo stimolo, si sono abbassate a 3—4 mm ed alla fine di questo non si è ottenuta più curva alcuna. Solo dopo 18", di questa pausa completa, si offrono altre 7 curve, molto lontane l'una dall'altra, dell'altezza di mm 2—12. Poi si è avuta una pausa completa interrotta, ogni 15"—20", da una piccola curva dell'altezza di un millimetro. Questa pausa ha durato circa 2', poi si è avuto un gruppo di curve che da 28 mm sono discese man mano a 5—9 mm (Fig. 4).

11. Ore 15,30 — il tracciato dell'appendice flabelliforme ha avuto un decorso molto irregolare, in quanto che, le curve che ha fornito, non sono state tutte completamente uguali fra di loro ed infine, dopo circa 3' che si faceva l'osservazione, ha quasi cessato di muoversi per poi riprendere di nuovo le escursioni dopo 30". Le curve sono di una altezza variabile da mm 2 a 25.

Il flagellum si muove in media 30 volte al 1'. In alcuni punti di questo tracciato si nota poi un fatto molto interessante: ossia le curve respiratorie dell'appendice flabelliforme vanno diventando sempre più alte. Questo fatto si è avverato 3 volte nel decorso di questa esperienza.

Il tracciato forse, in questa osservazione, non è stato tanto regolare.

Il numero dei movimenti dello scafognatite è di 205 al 1', e di 278 al 1'. Lo scafognatite si muove sempre da dietro verso l'avanti in modo che l'acqua viene ad essere anche spinta in questo senso

$$\frac{S}{F} = 1:6,83 - 1:9,26 \text{ (F 30; S 205—278).}$$

12. Ore 15,35 — l'appendice flabelliforme per un certo tempo è rimasta completamente immobile, poi ricomincia a muoversi di nuovo e regolarmente compie 36 escursioni al 1'. Lo scafognatite contemporaneamente fa 208—286 movimenti al 1'.

Anche in questo caso nelle curve dell'appendice flabelliforme si alternano sempre delle curve abbastanza elevate (20—26 mm) con altre curve più basse (2—7 mm) $\frac{S}{F} = 1:5,77 - 1:7,88$ (F. 36, S. 208—286).

13. Ore 15,40 — si stimola meccanicamente per lo spazio di 9" la superficie esterna dell'apparecchio mascellare. Durante tutto il tempo della stimolazione, le curve date dall'appendice flabelliforme sono di molto diminuite in altezza (dall'altezza di 10—15 mm, prima della esperienza, si sono abbassate a 4—5 mm).

Appena finito lo stimolo le curve si sono andate poi man mano rialzando fino all'altezza di mm 27—28. Dopo 19" si sono di nuovo abbassate fino a mm 5—10 ed a questa altezza, alternandosi fra di loro, sono rimaste sino alla fine dell'esperienza: anzi, dopo 3' che si faceva l'osservazione, l'appendice ha smesso completamente di muoversi (Fig. 5).

Alla fine dell'esperienza lo scafognatite si muoveva 222 volte al 1' ed anche 293 volte al 1'.

14. Ore 15,44 — mentre l'appendice flabelliforme non dava escursione alcuna, si stimola meccanicamente con una piccola bacchetta di vetro, per lo spazio di 6", lo scafognatite di destra.

Appena finita l'eccitazione, l'appendice ha cominciato subito a muoversi: ha dato 5 curve dell'altezza di 28 mm, quindi una curva di 10 mm, poi un'altra di 8 mm ed infine 3 curve di 2 mm di altezza ognuna. Queste curve vengono fatte, per ogni gruppo, nello stesso spazio di tempo di 18". Quindi l'appendice, dopo 20", comincia a muoversi di nuovo, si hanno prima quattro piccole curve dell'altezza massima di 8 mm, poi si innalzano subito a 28 mm e queste si alternano però molto raramente con gruppi di curve più basse (mm 10—15) (Fig. 6).

Dunque, anche in questo caso, lo stimolo dello scafognatite avrebbe avuto un effetto inibitorio sulla funzionalità dell'appendice flabelliforme: successivamente le curve respiratorie sono ritornate al normale.

15. Ore 15,48 — si stimola meccanicamente per lo spazio di 9" la superficie mascellare. Anche in questo caso, durante tutto il tempo che si eseguiva lo stimolo, l'appendice flabelliforme è stata quasi sempre ferma ed ha fornito solo 2 curve dell'altezza di mm 5 e 2. Si è ottenuto poi un tracciato continuo e normale: le curve

però si sono mantenute sempre piuttosto basse (mm 2—5—11 al massimo). Dopo circa 70" che si aveva questo tracciato, la curva si è rapidamente innalzata ed è rimasta per circa 15" al disopra dell'ascissa. Infine le curve sono ritornate allo stesso tipo, di cui antecedentemente, sino alla fine della osservazione (Fig. 7).

16. Ore 15,51 — si stimola meccanicamente, per lo spazio di 5", lo scafognatite di destra. Anche in questo caso la curva respiratoria dell'appendice flabelliforme, durante il periodo della stimolazione, si è mantenuta al disotto (2 curve dell'altezza mm 1,5) della altezza normale (mm 6—11). Anche successivamente queste curve si sono mantenute molto basse (mm 2—8—10); solo dopo circa 30" che si faceva l'osservazione, la curva respiratoria dell'appendice si è innalzata al disopra dell'ascissa e lì è rimasta per lo spazio di tempo di 20". È ritornata poi alla ascissa e si è avuto un gruppo di curve, consecutivamente dell'altezza, di 28 mm che sono andate poi abbassandosi a 12—10—8 mm. I movimenti dello scafognatite sono 288 e 286 al 1' (Fig. 8).

Dunque, in ambedue i casi, sia dopo lo stimolo dell'apparato mascellare, come dello scafognatite, si è avuto un nettissimo effetto inibitorio sopra la curva respiratoria dell'appendice flabelliforme, al quale ha tenuto poi dietro un effetto dinamogeno, di breve durata rispetto al primo.

17. Ore 15,57 — si prende per circa 2" un tracciato normale della curva respiratoria del flagellum. Si hanno dei gruppi di curve dell'altezza di 15—20 mm, che si alternano con pause complete. Lo scafognatite si muove 227 volte al 1'. Il numero delle escursioni respiratorie dell'appendice flabelliforme è di 24 al 1'.

18. Ore 16 — si stimolano meccanicamente per lo spazio di 7" le mascelle.

Durante lo stimolo l'appendice flabelliforme non dava escursione alcuna, appena finito lo stimolo si ottengono delle curve abbastanza energiche, dell'altezza media di 22—25 mm e che si sono conservate al di sopra dell'ascissa sempre di 4—5 mm.

Il numero delle escursioni respiratorie è di 21 al 1'. Dopo un certo periodo di tempo (quasi 2') c'è un arresto respiratorio che dura 25", poi incominciano di nuovo le respirazioni normali, alternandosi sempre fra di loro dei periodi, non certo molto regolari, nei quali si alternano curve piuttosto elevate con curve respiratorie relativamente basse.

Lo scafognatite si muove 214 volte al 1', sempre dall'indietro in avanti ed anche 300 volte al 1' $\frac{S}{F}$ 1 : 10,19 — 1 : 14,28 (F. 21; S. 214—230).

19. Ore 16,10 — per lo spazio di 8" si stimola meccanicamente lo scafognatite di destra. La curva respiratoria dell'appendice flabelliforme si è elevata di circa 10—25 mm al disopra dell'ascissa, mentre le singole curve raggiungevano l'altezza massima di mm 4—10. Poi si è andata abbassando, non ritornando mai però all'ascissa. Le singole curve si sono alternate fra di loro, non però periodicamente, di piccola altezza (mm 1—2) con quelle di altezza più grande (mm 8—9). Dopo questa alternativa si è avuto alla fine (dopo circa 4' che si eseguiva l'esperienza) un arresto respiratorio.

Questo tracciato è stato preso per lo spazio di circa 7'. Ebbene il tipo si è mantenuto sempre uguale. Le curve sono sempre rimaste al disopra della ascissa, alternandosi fra di loro di altezza piuttosto elevata e molto piccola.

Alla fine poi, le curve piccolissime (altezza 1 mm) sono andate ritornando all'ascissa sotto forma di scala, finchè si è avuto l'arresto respiratorio.

22. Ore 16,23 — si stimola meccanicamente per lo spazio di 7" la superficie delle mascelle ed anche le regioni vicine. È stata molto caratteristica la risposta che ha dato a questo stimolo l'appendice flabelliforme. A metà dello stimolo (prima era assolutamente immobile) la curva respiratoria di questa ha cominciato ad elevarsi a scala sotto forma di 6 denti, che si elevano al disopra della ascissa di mm 3—4,5—5—7—6—9,5. La curva poi è andata discendendo a scala facendo 5 denti che si elevano dalla ascissa di mm 8,5—5—5—5—4,5. La curva di ascesa ha avuto la durata di 13" e quella di discesa di 25".

I movimenti dell'appendice flabelliforme diventano poi molto rari ed irregolari.

23. Ore 16,25 — si stimola meccanicamente con una piccola bacchetta di vetro lo scafognatite di destra per lo spazio di 5". L'appendice flabelliforme era assolutamente immobile; appena accostato lo stimolo allo scafognatite, la curva si è elevata di tanto al disopra dell'ascissa, che la penna della leva è uscita fuori della carta e non è stato potuto prendere tracciato alcuno per lo spazio

di 15". Poi la penna si è abbassata di nuovo e si sono avute delle curve respiratorie, abbastanza regolari, molto raggruppato fra di loro e che si sono mantenute sempre al disopra della ascissa anche per mm 5—10.

La caratteristica di questo tracciato è stato appunto, che le curve, delle quali è composto, si riuniscono a gruppi di 8—10 con qualche pausa intermedia.

24. Ore 16,30 — si prende un tracciato normale delle escursioni respiratorie dell'appendice flabelliforme per lo spazio di circa 7'. Questo tracciato è stato molto caratteristico ed in ciò sono confermate completamente le osservazioni fatte sinora. Si ottengono dei veri e propri gruppi di curve respiratorie, le quali all'inizio si sono conservate abbastanza alte e poi sono andate man mano diminuendo in altezza.

Si osservano 4 di questi gruppi di curve respiratorie da parte dell'appendice flabelliforme, separati fra di loro da pause più o meno lunghe. Alla fine si è avuto un piccolo gruppo di curve e poi ha cessato completamente di fare delle escursioni questa appendice flabelliforme, per riprendere di nuovo a muoversi dopo circa 70".

Volendo descrivere un po' partitamente questi gruppi respiratori, dirò che il primo gruppo respiratorio ha avuto la durata di circa 2' (altezza delle curve fra mm 5 e 22). Si è avuta poi una pausa respiratoria di 25" circa, poi si è avuto un secondo gruppo respiratorio, il quale ha avuto la durata di 70" (altezza delle curve mm 5—22), senza che si osservi una vera e propria pausa, si è avuto un terzo e quarto gruppo di curve respiratorie della durata rispettiva di 70" (altezza delle curve mm 5—22): fra l'uno e l'altro non vi è stata una pausa respiratoria.

Infine, dopo una pausa di 15", si è avuto un gruppo di 11 curve respiratorie ed infine delle respirazioni isolate e che si susseguivano anche alla distanza di tempo di vari secondi l'una dall'altra.

26. Ore 17 — per circa un'ora si seguiva l'esperienza di questo *Maja* prendendo di quando in quando (si scrivono sul cilindro affumicato con un segnale elettrico) i movimenti respiratori dell'appendice flabelliforme e dello scafognatite. Sotto forma di tabella riporto il numero dei movimenti osservati sopra questi organi, sempre per lo spazio di 1'.

Ore	Numero delle escursioni respiratorie di appendice flabelliforme (valori riportati al 1')	scafognatite	Rapporto fra i movimenti del flagellum e dello scafognatite. $\frac{S}{F}$
17,5	20	173 D. ¹⁾	1 : 8,65
17,10	24	216 I. ²⁾	1 : 9
17,15	22		
17,25	29	214 I.	1 : 7,37
17,30	28	277 D.	1 : 9,17
17,40	28	145 I.	1 : 5,17
17,45	30	256 I.	1 : 8,53
17,50	32	234 D.	1 : 7,31
17,55	26		
17,59	36	233 D.	1 : 6,47

Concludendo, da questa ultima serie di osservazioni, come anche dalle antecedenti, si può dire che il numero delle escursioni respiratorie dell'appendice flabelliforme, come dello scafognatite, hanno variato abbastanza, se non certo entro limiti molto grandi, anche in un periodo di tempo molto breve e senza che avvenga uno stimolo alcuno, almeno apparente. I movimenti dello scafognatite possono avverarsi nei due sensi, anche senza portare alcuno stimolo sul crostaceo.

30./6. 1908 — Tracciato 17.

Maja verrucosa No 25 ♂. Dimensioni cm 3,5 × 5,5. T. dell'acqua di mare 23° C.

1. Ore 13,15 — si comincia a prendere il tracciato normale delle escursioni respiratorie dell'appendice flabelliforme di destra. Sono indubbiamente molto caratteristiche le curve che si ottengono. Difatti si elevano quasi subito al disopra dell'ascissa, vanno salendo quasi verticalmente e ridiscendendo poi a scala (talvolta risalgono anche a scala). Di tali curve respiratorie molto complesse se ne hanno 7 e sono della durata complessiva di quasi 2'. Alla fine le curve ritornano all'ascissa. Sembra quasi che queste curve respiratorie, sia nella ascesa come nella discesa, subiscano una specie di allenamento.

Il numero dei movimenti respiratori fatti contemporaneamente dallo scafognatite destro è stato di 191 al 1'.

1) D. lo scafognatite si muove in senso dall'indietro in avanti.

2) I. lo scafognatite si muove in senso dall'avanti all'indietro.

3. Ore 13,17 — si striscia sulle branchie di destra una bacchetta di vetro per lo spazio di 5". Immediatamente la curva respiratoria della appendice flabelliforme si va elevando al disopra dell'ascissa (prima ha dato una curva respiratoria unica dell'altezza di 20 mm). Le tre curve principali respiratorie, che seguono, sono dell'altezza di 20—25 mm al disopra dell'ascissa: dopo 13" si ottiene di nuovo un tracciato respiratorio normale. Lo scafognatite si muove subito, invertendo il movimento, in senso antero-posteriore.

4. Ore 13,19 — si stimola meccanicamente per lo spazio di 5" la superficie dell'apparato mascellare. Le curve respiratorie della appendice flabelliforme, da 3—5 mm, si sono subito elevate a 20—23 mm e poi, dopo pochi secondi, sono ritornate all'altezza primitiva. Contemporaneamente i movimenti dello scafognatite destro, che avvengono sempre in direzione da dietro in avanti, sono di 225 al 1': il loro numero è quindi molto maggiore che non allo stato normale, quando non interviene stimolo alcuno sopra l'apparecchio respiratorio del *Maja*.

E ciò si comprende bene pensando che, lavorando di più lo scafognatite, maggiore quantità di acqua viene spinta verso la cavità anteriore e così con maggior facilità può essere allontanato lo stimolo molesto.

5. Ore 15,19 $\frac{1}{2}$ — è stato battuto nel sostegno, al quale era fissato il *Maja*. Appena avvenuto lo stimolo, si sono avute subito quattro curve respiratorie, della altezza rispettiva di mm 7—20—17—5: sono andate poi man mano diminuendo sino a divenire quasi nulle (mm $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$). Dopo 4", che non si aveva più accenno alcuno di respirazione, si è avuto un gruppo di respirazioni da parte della appendice flabelliforme molto caratteristico: ha avuto la durata di 17", è andato elevandosi e discendendo a scala. Le curve della ascesa hanno rispettivamente un'altezza di mm 5—12—23—23—23, quelle della discesa una altezza di mm 14—13,5—11,5—5,5.

Il tracciato respiratorio prosegue poi con curve abbastanza piccole (mm $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$), eccettuata una molto grande, dell'altezza di mm 21 e che ha avuto la durata di 7" e che si è avuta, quasi immediatamente, dopo questa curva respiratoria caratteristica ora descritta (Fig. 9).

Lo scafognatite di destra si muove dall'indietro in avanti 200 volte al 1'.

6. Alle ore 13,21 — si avvicina una bacchetta di vetro al *Maja* per stimolarlo: ebbene, appena l'ha vista (stimolo ottico), l'appendice

flabelliforme branchiale ha dato subito cenno di grande attività. Si osservano dei veri e propri gruppi respiratori, fatti da curve, che si elevano di molto al disopra dell'ascissa: ognuna di queste grandi curve respiratorie è costituita da altre piccole curve e sono appunto queste, che fanno assumere alle prime un aspetto denteggiato, sia nella linea di ascesa che di discesa.

Ho seguito questa curva respiratoria per lo spazio di circa 4' ed ha conservato sempre costantemente questo tipo, da me sopra descritto (Fig. 10).

7. Ore 13,42 — per lo spazio di 4" si stimolano meccanicamente le branchie a destra: immediatamente l'appendice flabelliforme ha dato una energica escursione, che si è subito elevata di molto al disopra dell'ascissa. Si è avuta una grande curva respiratoria a semicerchio della durata di 38", in alcuni punti del suo decorso denteggiata (sono le singole curve respiratorie di questa appendice), che ha raggiunto l'altezza massima di mm 28 al disopra dell'ascissa.

Finita questa grande curva si ottengono poi quattro piccole escursioni respiratorie (altezza variante fra mm 5—9), alla quale ha tenuto dietro una grande curva respiratoria, che è salita obliquamente sino a raggiungere l'altezza di mm 27 ed è poi ridiscesa denteggiata lievemente (ha durato 12"), poi si è conservata abbastanza normale, dando alle curve più o meno elevate.

8. Ore 13,44 — per lo spazio di 9" si stimola meccanicamente la superficie esterna delle mascelle ed anche dei massillipedi. Il *Maja* ha risposto subito con energiche curve respiratorie del Flagellum, che si sono conservate, per tutta la durata della osservazione, (7') sempre dello stesso tipo: rapida ascesa, quasi verticale, e discesa lenta, denteggiata. Alla fine quasi della osservazione si è avuta una curva con lenta ascesa, denteggiata, ma poi, a questo punto (30 mm al disopra dell'ascissa), si è avuto un gruppo di 5 curve respiratorie: finite queste, la curva, tutta denteggiata, è ritornata all'ascissa: ha avuto la durata di circa 35".

9—10. Ore 13,52 — ore 13,54 — per lo spazio di tempo di circa 2' si fa stare il *Maja* completamente senza acqua. Dal principio dell'osservazione, proseguendo sempre lo stesso tipo di tracciato della esperienza antecedente, e che era dell'altezza di circa 15 mm al disopra dell'ascissa, sino a che è stato tenuto l'animale senz'acqua si è avuto un tracciato (R. 48 al 1') che si è conservato sempre al disopra dell'ascissa (da mm 15 all'inizio, alla fine della osservazione

era a mm 5,0). Appena è stata fatta ritornare l'acqua, la curva respiratoria dell'appendice flabelliforme si è elevata di nuovo sino a 22 mm al disopra dell'ascissa: dopo circa 20" è ritornata di nuovo su questa e si è avuto solo per pochi secondi un tracciato normale. Perchè, quasi subito, si sono avute due caratteristiche curve respiratorie, che rapidamente si sono elevate a mm 17—22: la prima è stata della durata di 5" e la seconda di 12". Il tracciato respiratorio dell'appendice flabelliforme è stato poi quasi nullo (altezza delle curve respiratorie mm $1-\frac{1}{2}-\frac{1}{3}$) (Fig. 11).

Lo scafognatite si muove 183 volte al 1'. Fa quasi lo stesso numero di escursioni che all'inizio della osservazione (191).

11—12. Ore 13,56 — Ore 13,58 — successivamente si stimolano meccanicamente con una bacchettina di vetro prima le branchie e poi l'apparecchio mascellare. Ebbene, la risposta data dal *Maja* è stata quasi nulla, non è stata potuta vedere e studiare l'influenza di tali stimoli meccanici su queste varie parti, perchè le curve respiratorie fornite dalla appendice flabelliforme erano quasi nulle (mm 2 a mm $\frac{1}{3}$). Ho notato solo che, durante e immediatamente dopo lo stimolo, la curva respiratoria ha avuto un'altezza maggiore.

L'animale era già in cattive condizioni, e ciò per essere stato abbastanza tempo senza acqua.

30./6. 1908 Tracciato 17.

Maja verrucosa 26 ♀. Dimensione cm 5×7 . T. dell'acqua di mare 23° C.

1—2. Ore 14,44 — ore 14,50 — si prendono due tracciati normali delle escursioni respiratorie dell'appendice flabelliforme destra. Sono ambedue dello stesso tipo, la curva respiratoria si è conservata sempre al disopra dell'ascissa per un'altezza, in media, di circa mm 20—25. Le singole curve, che la compongono, hanno avuto una altezza in media di mm 5—8. Alla fine della prima osservazione la curva è ritornata di nuovo sull'ascissa ed alla fine della seconda ne dista di mm 13.

3. Ore 14,51 $\frac{1}{2}$ — per lo spazio di 10" si stimola meccanicamente la superficie esterna delle mascelle. Appena iniziato lo stimolo, si è avuto un gruppo di escursioni respiratorie da parte dell'appendice flabelliforme, che si è elevato di 3—4 mm al disopra dell'ascissa ed è tornato su questa alla fine dell'eccitazione. Poi la curva respiratoria è risalita di nuovo, si osservano 5 piccole curve respiratorie, questo secondo gruppo di respirazioni ha durato 20" e si è elevato al massimo di 5 mm al disopra dell'ascissa.

Poi non si è avuto accenno alcuno di escursione respiratoria da parte del flagellum.

4. Ore 14,53 — per lo spazio di 6" si striscia con una bacchetta di vetro sopra le branchie di destra. A metà dello stimolo l'appendice flabelliforme ha dato una curva respiratoria dell'altezza di mm 8, ha durato 4", a questa ha tenuto dietro una seconda curva dell'altezza di mm 8 e della durata di 5".

Dunque uno stimolo meccanico, portato sulle branchie, fa sì che l'appendice flabelliforme si muova molto energicamente e che contemporaneamente faccia delle piccole escursioni respiratorie.

Lo scafognatite ha compiuto 219 movimenti per ogni 1', muovendosi talvolta dall'indietro all'avanti e talvolta in senso inverso. (In quest'ultimo caso l'acqua della cavità anteriore veniva spinta indietro sulle branchie e serviva così ad allontanare gli effetti molesti dello stimolo.)

5. Ore 14,54 — per lo spazio di 6" si stimola meccanicamente lo scafognatite destro. A metà dello stimolo la curva respiratoria del flagellum si è elevata rapidamente all'altezza di mm 22 e qui è rimasta per la durata di 27". Poi è andata man mano discendendo, conservandosi però sino alla fine dell'osservazione (dopo circa 3') sempre a 5 mm al disopra dell'ascissa. Le escursioni respiratorie, nella discesa, sono state abbastanza rare.

6. Ore 14,55 — Ho stimolato meccanicamente, strisciandovi sopra con una bacchetta di vetro, per lo spazio di 9", gli arti di sinistra e la superficie inferiore ventrale. Solamente alla fine dello stimolo l'appendice flabelliforme ha cominciato a muoversi e si è avuta una grande curva respiratoria della durata di 25": è composta di singole curve in numero di 9 ed ha raggiunto l'altezza massima di mm 13. Le successive escursioni respiratorie sono state quasi nulle.

7. Ore 14,56 — per lo spazio di 9" si striscia sulle branchie a destra con una bacchetta di vetro. Quasi a metà dello stimolo si è avuto un gruppo di curve respiratorie da parte dell'appendice flabelliforme, che si è elevata di 14 mm al disopra dell'ascissa: ha durato 15", poi, per lo spazio di 30", le escursioni respiratorie sono state nulle. Dopo questa pausa la curva respiratoria del flagellum si è elevata rapidamente a 23 mm, a questa altezza è rimasta poi circa 15" (si notano 7 piccole curve respiratorie) e poi è andata man mano discendendo, conservandosi però a 5 mm sopra la ascissa. Successivamente si è avuta una completa pausa respiratoria.

8. Ore 15,2 — per lo spazio di 7" si fa lo stimolo meccanico delle branchie a destra, strisciandovi sopra una bacchetta di vetro. Alla metà dello stimolo la curva respiratoria dell'appendice flabelliforme si è rapidamente elevata sino a raggiungere un' altezza di mm 34, a questa altezza è quasi sempre rimasta la curva, composta di altre piccole curve respiratorie, per lo spazio di circa 45", poi è andata gradatamente diminuendo ed ha raggiunto l'ascissa dopo circa 1'.

Successivamente si osservano delle escursioni respiratorie molto piccole (altezza mm 1—5½) in numero di 15 in 30". Si sono alternate, senza ritmo alcuno, curve piccole con curve grandi. Lo scafognatite contemporaneamente si muoveva 176 volte al 1' in ambedue i sensi: antero-posteriore e viceversa (Fig. 12).

9. Ore 15,4 — L'appendice flabelliforme era assolutamente inerte. Si comincia a far gorgogliare CO₂ nel bacino, che contiene il *Maja* e contemporaneamente si sospende in questo la circolazione continua dell'acqua di mare. Appena ha cominciato il gorgoglio, l'appendice flabelliforme ha fatto 9 piccole escursioni respiratorie dell'altezza che varia fra mm 0,5—7, poi è restata assolutamente immobile.

10. Ore 15,4 ½ — L'appendice flabelliforme non ha mai fatto alcuna escursione respiratoria, solo ora comincia a fare una curva che si va elevando a scala a mm 7—20—26, poi, raggiunto questo culmine, va ridiscendendo a semicerchio, però si mantiene sempre a 7 mm al disopra dell'ascissa.

Lo scafognatite destro si muove in ambedue i sensi (antero-posteriore e viceversa) 98 volte al 1' e rispettivamente 161 volte al 1'.

11. Ore 15,6 — con una bacchetta di vetro si striscia per 6" sulle branchie di destra, mentre l'appendice flabelliforme branchiale non dava cenno alcuno di movimento. A metà dello stimolo si è avuta una curva respiratoria da parte di questa, che si è rapidamente elevata a mm 38. — A questa altezza è rimasta al disopra dell'ascissa, facendo contemporaneamente delle piccole curve respiratorie (21) dell'altezza di mm 3—4 per lo spazio di 47", poi è andata man mano scendendo a scala, per ritornare all'ascissa dopo 18": ha dato successivamente due curve respiratorie dell'altezza di 9 mm e poi è rimasta completamente inerte per lo spazio di 22". Poi la curva respiratoria si è innalzata di nuovo all'altezza di 25 mm, è rimasta a questa altezza 42", contemporaneamente si avevano delle piccole curve respiratorie dell'altezza di mm 2,5—3—3,5. È andata poi ridiscendendo a scala ed è ritornata all'ascissa dopo 35". — Non

si è poi avuta più alcuna curva respiratoria da parte della appendice flabelliforme branchiale.

12. Ore 15,9. — Il Flagellum, senza che si faccia stimolo alcuno, comincia a fare delle curve che si elevano rapidamente a mm 25 e contemporaneamente fa delle piccole curve respiratorie (altezza mm 2—3,5). Dopo essere rimaste sempre costantemente a questa altezza per 2', sono andate poi rapidamente discendendo.

Però la curva è rimasta sempre di circa 1 cm al disopra dell' ascissa, si è quindi rapidamente elevata a mm 20 sopra questa, facendo continuamente delle piccole curve respiratorie. — È ridiscesa alla ascissa dopo circa 2', per poi risalire immediatamente di nuovo a mm 20 al disopra di questa e rimanere a questa altezza per tutta la durata dell' osservazione (2').

Il numero delle curve respiratorie che ha fatto costantemente, quando era elevata al disopra dell' ascissa, è stato in media di 36 al 1'.

14. Ore 15,15. — Lo scafognatite fa 186 movimenti respiratori al 1', sempre nei due sensi, specialmente però in quello antero-posteriore e la appendice flabelliforme fa 31 escursioni respiratorie al 1': $\frac{S}{F} = 1:6$. — Il tracciato però di questa ultima non è molto regolare, perchè si hanno delle curve respiratorie abbastanza basse (cm 1—2—3) ed altre relativamente alte (mm 4—5).

Dopo circa 2' che si scriveva il tracciato respiratorio della appendice flabelliforme, la curva si è rapidamente elevata a mm 35. A questa altezza è rimasta, sempre facendo delle piccole escursione respiratorie (30 al 1'), per circa 35" poi è andata gradatamente discendendo sino a ritornare all' ascissa. — Si è avuta quindi una pausa respiratoria per 15", poi, nello spazio di 35", si sono avute tre curve respiratorie dell' altezza di 11 mm, della durata ognuna di 5"—6".

Alla fine dell' osservazione lo scafognatite compie 174 movimenti al 1': $\left(\frac{S}{F} = 1:5,80\right)$.

15. Ore 15,18. — Si ha di nuovo una energica escursione respiratoria da parte del flagellum, che si è elevata di mm 30 ed ha avuto la durata di circa 40". Curve respiratorie molto piccole (mm 1—2) hanno accompagnato questa curva respiratoria abbastanza grande.

16. Ore 15,19. — Seguitando a far scrivere il tracciato respira-

torio della appendice flabelliforme, si osserva, come questo rimane sempre elevato al disopra della ascissa di mm 10—15—20. — Contemporaneamente anche si nota che il tracciato di queste curve respiratorie è divenuto a tipo intermittente: ossia a periodi respiratori (30—28 R. al 1' in media) susseguono periodi di completa pausa respiratoria.

17. Ore 15,24. — Si stimolano per lo spazio di 16" la superficie delle mascelle ed anche i massillipedi. Sia durante lo stimolo, come anche 15" dopo finito questo, non si è notata variazione alcuna nel tracciato respiratorio della appendice flabelliforme. Poi questo si è avvicinato di più alla ascissa, nello stesso tempo le escursioni respiratorie del flagellum sono divenute più rare (successivamente sono state in numero di 30—28—25) poi sono aumentate di nuovo a 28—30, mentre anche la curva respiratoria si elevava al disopra della ascissa.

Lo scafognatite contemporaneamente, alla fine dell' esperienza, ha compiuto 154 escursioni al 1' $\left(\frac{S}{F} [F 29 S 154] = 1 : 5,31\right)$ (T. dell'acqua 24° C).

18. Ore 15,27. — Si sospende il gorgogliamento di CO₂ nel bacino e si fa entrare di nuovo, in circolazione continua, acqua di mare.

Il numero delle escursioni respiratorie dell' appendice era di 30, ebbene, dopo 10" che passava acqua di mare e che il ritmo respiratorio era rimasto sempre uguale, si è avuto un arresto respiratorio completo.

20. Ore 15,29. — Per lo spazio di 8" si stimolano meccanicamente le branchie a destra con una piccola bacchetta di vetro. — Si è avuto subito un accenno a curve respiratorie da parte della appendice flabelliforme. — Anche queste sono state a tipo intermittente: gruppi di respirazioni dell' altezza massima di mm 1—2 erano seguiti da una pausa completa.

Lo scafognatite destro si muoveva dall' indietro all' avanti 159 volte al 1'.

Ore 15,31. — Successivamente sono stati fatti altri stimoli meccanici nelle varie parti dell' apparecchio respiratorio del *Maja*, però i risultati sono stati quasi nulli. — Durante lo stimolo la curva respiratoria della appendice flabelliforme si è leggermente elevata, ma, finito questo, i movimenti sono stati nulli. — Sicchè non si è potuto avere un criterio esatto sopra l'influenza che hanno esercitato questi stimoli sopra la respirazione del *Maja*.

22. Ore 15,36. — Si fa di nuovo passare CO_2 , sospendendo la circolazione dell'acqua di mare.

Si prende il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme ogni successivo 1': ebbene, il numero di queste è di 36—30—37—24—24: come ben si vede, è molto variabile il loro numero.

25. Ore 15,48. — Si hanno tre gruppi respiratori, da parte della appendice flabelliforme, a tipo periodico, molto caratteristici. — Si ha una curva respiratoria molto più alta (mm 2—3), seguita da altre 5 curve respiratorie più basse (mm $1\frac{1}{2}$ —2).

26. Ore 15,49. — Si seguono delle curve respiratorie, anche queste a tipo periodico della durata ognuna di 10"—20" e di una altezza in media di mm 10—15. — Dunque sembra che il CO_2 anche nei crostacei spieghi quella azione caratteristica, che si osserva sul ritmo respiratorio degli animali superiori, di rendere, cioè, la respirazione a tipo periodico.

Tracciato 12.

Maja verrucosa 16. Dimensioni cm $6 \times 8,5$. T. dell'acqua di mare 23° C.

Le curve respiratorie della appendice flabelliforme destra, ottenute all'inizio, non sono molto valide, forse a causa del trauma operatorio portato sull'animale.

3. Ore 14,5 — per lo spazio di 8" si striscia con una bacchetta di vetro sopra le branchie di destra. — Quasi alla fine della eccitazione l'appendice flabelliforme ha dato delle curve respiratorie dell'altezza di mm 1,5, le quali sono andate poi salendo a scala sino all'altezza di mm 10, hanno avuto la durata di 30" e sono state in numero di 17. — Dopo questo tempo, dall'altezza di mm 10 si sono repentinamente abbassate a mm 1 e fra questa ed alla altezza di mm 2 sono rimaste per lo spazio di circa 2', ossia per tutto il tempo che è stato preso questo tracciato (Fig. 13).

3A. Ore 14,5. — Avendosi sempre un tracciato da parte della appendice flabelliforme, con curve dell'altezza di mm 1, si stimola per lo spazio di 4" lo scafognatite di destra. — La curva respiratoria del flagellum si è subito elevata a mm 3—6—9—15, a questa altezza è rimasta per lo spazio di circa 17", poi è ridiscesa e si osservano successivamente dei gruppi di curve che si sono alternati in gruppi di mm 1—2, mm 3—4,5, mm 5—12.

Il numero delle escursioni respiratorie del flagellum è stato

di 21 al 1'. — Contemporaneamente lo scafognatite di destra ha fatto 127 escursioni al 1' ed anche 204 al 1' ($\frac{S}{F} = 1:6,04-1:9,23$) (Fig. 14).

4. Ore 14,7. — Si stimolano meccanicamente per 7" gli arti di ambo i lati. — La curva respiratoria della appendice flabelliforme, che era assolutamente nulla, si è innalzata subito sino ad una altezza di mm 7, restando qualche mm al disopra dell' ascissa. Si sono avute 5 curve respiratorie della durata complessiva di 12". Contemporaneamente i movimenti dello scafognatite di destra sono stati di 162 al 1'.

5. Ore 14,8. — Per lo spazio di 14" si stimolano meccanicamente i massillipedi. Si è avuta, da parte dell' appendice flabelliforme, una complessa curva respiratoria, fatta di 5 curve piccole, che si sono elevate al disopra della ascissa ed hanno durato 11": prima e dopo l'eccitazione il tracciato respiratorio era nullo.

6. Ore 14,9. — Si stimolano meccanicamente gli occhi per lo spazio di 9". La risposta a questo stimolo, da parte della appendice flabelliforme, è stata quasi nulla. Dopo 3" che era finito lo stimolo, si è avuta una curva dell' altezza di mm 5 e della durata di 4": dopo 12" un' altra curva respiratoria, composta di 2, della altezza rispettiva di mm 7,5 e 6 e della durata complessiva di 6". Sembra quindi che lo stimolo degli occhi abbia pochissimo effetto sul tracciato respiratorio dell' appendice flabelliforme.

7. Ore 14,10. — Per lo spazio di 12" si striscia con una bacchetta di vetro sopra le branchie di destra. Quasi subito l'appendice flabelliforme ha iniziato un gruppo di respirazioni bellissime, che hanno durato 76": si sono elevate al disopra della ascissa di mm 5—10 ed ognuna di queste aveva un' altezza di mm 5: sono state 33 (ossia 29 al 1'). Dopo questo tempo le curve respiratorie si sono mantenute sulla ascissa, ma sono state molto rare (21 al 1') e molto basse (altezza massima mm 1—1,5). Erano isolate, oppure alcune erano raggruppate fra di loro. Lo scafognatite compie delle escursioni in direzione anteroposteriore (Fig. 15).

8. Ore 14,13 — si stimolano meccanicamente i massillipedi per lo spazio di 9". Quasi alla fine dello stimolo si è avuto un gruppo di 3 piccole respirazioni (durata 5", altezza mm 1,5—3,5—1), dopo una pausa di 7" si è avuto un altro gruppo di 3 respirazioni (durata 6", altezza mm 4,5—4,5—3), dopo una pausa di 27" un gruppo di altre due respirazioni (durata 5", altezza mm 4,5—5,5), dopo una

pausa di 17" un grande numero di respirazioni (numero 21, durata 50", altezza mm 5—7 in media). Lo scafognatite compie delle escursioni nel senso postero-anteriore.

9. Ore 14,15. — Per lo spazio di 10" si striscia con una bacchetta di vetro sopra le branchie di destra. La risposta da parte della appendice flabelliforme è stata abbastanza energica: si è avuto subito un gruppo di curve (33), che si sono elevate al disopra della ascissa sino a mm 15, hanno durato 74" (27 al 1') e sono state ognuna dell' altezza media di mm 2—2,5—3. Il flagellum, ha dato 3 curve respiratorie, dell' altezza ognuna di mm 8—9, queste sono poi discese rapidamente sino a mm 1—0,5 e sono divenute rarissime per scomparire infine completamente.

10. Ore 14,16. — Uno stimolo meccanico durato 7", e portato sui massillipedi, è rimasto senza effetto alcuno sopra l'appendice flabelliforme.

11. Ore 14,17. — Per lo spazio di 10" si striscia con una spatola di vetro sulle branchie di destra: quasi appena iniziato lo stimolo, si è avuto un gruppo di 6 respirazioni dell' altezza di 6 mm 5—8,5—7—9—10,5—11,5 e della durata di 13". Dopo di che la curva respiratoria della appendice flabelliforme si è rapidamente elevata a mm 25 per lo spazio di 21", si è mantenuta sopra la ascissa ed è andata scendendo da questa altezza sino a quella di mm 13. Questa curva respiratoria è composta di 11 curve dell' altezza media di mm 5. Dopo essersi abbassata sull' ascissa, le singole curve respiratorie sono divenute molto piccole in altezza (mm 1—2) ed anche molto rare. Queste si sono alternate con altri gruppi di curve più alte (mm 10—15) e così, alternandosi sempre curve grandi con curve piccole, il tracciato è stato seguito per circa 5'. Fra un gruppo e l'altro di curve molto spesso vi era una pausa respiratoria, durante la quale non si aveva curva respiratoria alcuna (Fig. 16).

12. Ore 14,24. — Per lo spazio di 11" si stimolano di nuovo meccanicamente nel solito modo le branchie. Questa volta la risposta da parte della appendice flabelliforme è stata molto piccola: si sono avute delle curve che da mm 0,5 si sono elevate a mm 4—4,5 e poi sono discese all' altezza primitiva: hanno avuto la durata complessiva di 45" e sono state in numero di 20.

13. Ore 14,26 — si stimolano di nuovo per 10" meccanicamente le branchie di destra: lo stimolo è rimasto senza effetto alcuno sui movimenti della appendice flabelliforme; sia durante, come dopo lo stimolo, è rimasta assolutamente immobile. Sembra dunque che, uno

stesso stimolo ripetuto varie volte di seguito in un medesimo punto, finisce col rimanere senza effetto alcuno: l'eccitabilità del crostaceo viene presto esaurita.

Lo scafognatite di destra contemporaneamente si muoveva nei due sensi 163 volte al 1'.

14. Ore 14,29. — Per un 1' si fa stare completamente senza acqua il *Maja* e contemporaneamente si prende sempre il tracciato respiratorio della appendice flabelliforme. Come si vede dal tracciato, le curve sono state molto piccole (altezza mm 0,5—2): si alternavano però gruppi di piccole curve con gruppi di grandi curve e sono state in media in numero di 27 al 1'. Anche dopo che era ritornata l'acqua, seguitando a far scrivere le curve respiratorie della appendice flabelliforme, ancora per altri 3' si osserva bene (14') che le curve singole rimangono sempre alla stessa altezza minima di mm 0,5. Verso la fine della osservazione le singole curve respiratorie si sono elevate a mm 3,5—4, però si alternavano a gruppi con altre più basse. Lo scafognatite di destra si muoveva alternativamente nei due sensi, ma specialmente dall'avanti all'indietro, 210—270—220—220—140 volte al 1' (Fig. 17).

15. Ore 14,33 — per lo spazio di 6" si stimolano meccanicamente le branchie a destra nella solita maniera. Appena iniziato lo stimolo, la curva respiratoria della appendice flabelliforme si è elevata da mm 0,5 a mm 4—4,5 ed a questa altezza è rimasta anche dopo 10" che era finita la stimolazione. Dunque l'appendice flabelliforme ha fatto delle escursioni molto più valide per allontanare lo stimolo molesto dalle branchie, queste escursioni non sono però aumentate di numero (Fig. 18).

16. Ore 14,35. — Con una pipetta a foro quasi capillare si versano 10 cc. di latte nello scafognatite di destra, il quale fuoriesce dai massillipedi sotto forma di una corrente continua (sono tanto forti i movimenti dello scafognatite che questa corrente è continua e non si può vedere con questo mezzo il ritmo troppo rapido dello scafognatite). La immissione del latte dura per circa 15" e, durante questo tempo, l'appendice flabelliforme ha dato prima delle curve respiratorie quasi di altezza minima (mm 0,3—0,5; al massimo mm 1), poi, dopo 15", le curve singole si sono elevate sino a mm 8—9, per poi ridiscendere man mano a mm 1—0,5, dopo 40" che era finita l'immissione del latte. Lo scafognatite di destra ha fatto 270—250—240 movimenti al 1' da dietro in avanti (Fig. 19).

Si fa passare per 10' una forte corrente di acqua di mare per

liberare il bacino da tutti i residui di latte e per ripulirlo completamente.

18. Ore 14,55 — 19. Ore 14,58. — Uno stimolo meccanico portato sulle branchie di destra in due riprese, ogni volta per lo spazio di 10", ha avuto per effetto di fare aumentare solo per pochi secondi e solo di qualche millimetro le curve respiratorie della appendice flabelliforme dopo eseguito lo stimolo. Il numero delle escursioni respiratorie di questa è stato sempre costante, ossia a 30 al 1'.

19. Ore 15,8. — Metto ghiaccio all'esterno del bacino in cui era il *Maja* per abbassare la temperatura dell'acqua che era a 23° C. Alle ore 15,25 la temperatura era a 21° C. Il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme da 30 al 1' è sceso a 25—28—29, però non raggiungono nemmeno l'altezza di mm 0,5 (si sarebbe quindi avuto diminuzione di numero delle escursioni respiratorie e di altezza anche). Il *Maja* però si va rapidamente esaurendo ed alle 15,30 alla temperatura di 21° C è morto.

Tracciato 12.

Maja verrucosa 17. Dimensioni cm 6 × 8. T. dell'acqua di mare 23° C, però si va raffreddando successivamente sino ad avere una temperatura di 20° C. Il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme è di 28 al 1'.

1. Ore 16,7 — lo stimolo meccanico dei massillipedi, fatto per lo spazio di 15", ha avuto per effetto, alla fin, dello stimolo, di fare elevare la curva respiratoria della appendice flabelliforme sino all'altezza di mm 31, ha avuto la durata di 15", poi le singole curve respiratorie sono rimaste all'altezza di mm 1—0,5 ed alla fine della osservazione, dopo circa 3', erano nulle.

Questo animale ha avuto la caratteristica di rispondere, qualunque stimolo si portava sulle varie parti del suo apparecchio respiratorio, o in altre regioni del suo corpo, sempre costantemente con delle curve molto elevate da parte della appendice flabelliforme. Queste curve, dopo un tempo più o meno lungo, dopo essere rapidamente ascese, sono anche rapidamente discese. Siccome i risultati sono stati pressochè costanti, riporto questi sotto forma di tabella. (Vedi Tabella riassuntiva a pag. 525.)

3./7. 1908 Tracciato 19. *Maja verrucosa* 29. Dimensioni cm 4,5 × 6. Temperatura dell'acqua di mare 24° C.

1. Ore 10,47. — L'appendice flabelliforme branchiale esegue 39 escursioni respiratorie al 1', dell'altezza di mm 1—1,5—2 e lo

No. di osservazione ed ora	Temperatura dell'acqua di mare (Gradi Celsius)	Regione stimolata meccanicamente	Durata dello stimolo (in minuti secondi)	Altezza delle curve prima dello stimolo (in mm)	No. di respirazioni al 1'	Altezza della curva espiratoria (in mm)	Durata della curva espiratoria (in 1')	Altezza delle curve dopo la curva espiratoria (in mm)	Numero delle respirazioni al 1', dopo la curva espiratoria	Osservazioni
2. 16,12	20	Massillipedi	15	0,5-1	30	0	0	1,5-2	30	Risposta quasi nulla
3. 16,13 ^{1/2}	20	Scafofnatite destro	10	1-1,5	24	30	40	1,5-5	28	(Fig. 20)
4. 16,15	"	Branchie a destra	10	1,5-2	30	27,5	30	3-5,5	30	(Fig. 21)
5. 16,18	"	Massillipedi	10	1,5-3	28	15-35	8-35	5-6,5	30	Si ottengono due curve con intervallo di 10"
6. 16,20	"	Branchie a destra	10	1,5-2	18	10-42	7-45	4-6	28	Idem con intervallo di 40"
7. 16,23	"	Spontanea	—	2-5	28	44	45	2-3	30	Spontanea
8. 16,25	"	Branchie a destra	15	2-3	30	34	65	2-4	28	(Fig. 22)
9. 16,27	"	Massillipedi	10	2-4	28	39	45	3-3,5	30	(Fig. 23)
10. 16,29	"	Ottico	—	3-3,5	30	46-47	60-55	2-2,5	28	Oscuramento bacino (Fig. 24)
11. 16,38	22,5	Si agita acqua bacino	15	2-2,5	30	65	60	0,5-1	30	Circola di nuovo acqua di mare e si agita molto
12. 16,40	23	Branchie a destra	10	0,5-1	30	28-33	50	0,5-3	30	—
13. 16,42	"	Ottico	—	0,5-3	30	33	35	2-2,5	25	Oscuramento bacino
14. 16,44	"	Ottico	—	2-2,5	25	55	75	3-5	28	—
15. 16,45	"	Spontaneo	—	2-3	28	57	80	2-11	28	Si muove continuamente
16. 16,47	"	Ottico	—	2-11	28	57	65	2-4	30	Idem
17. 16,50	"	Spontaneo	—	1-6	28	60	70	2-4	30	—
18. 16,52	"	Ottico	—	1-6	30	75	70	2-7	30	—
19. 17,5	"	Spontaneo	—	2-7	30	60	60	2-7	30	Va aumentando a scala

NB. Dalle 17,30 alle 17,45 si ha un gruppo di 10 escursioni spontanee che si conservano sempre sullo stesso tipo di quelle già osservate: sono precedute da curve respiratorie del flagellum, dell'altezza di mm 1-5, che si elevano rapidamente a mm 60-65 durano 55-70" e ritornano poi all'altezza primitiva. — Il numero delle escursioni respiratorie del flagellum, prima e dopo, è sempre quasi di 30 al 1'.

scafofnatite di destra si muove talvolta in senso antero-posteriore e talvolta in senso inverso 144 volte al 1' ($\frac{S}{F} = 1 : 3,69$). Si striscia con una bacchetta di vetro, per lo spazio di 8", sopra le branchie di destra. Le curve respiratorie della appendice flabelliforme si vanno subito elevando, dopo due secondi che si esegue lo stimolo, a mm 5-7-10-26—: alcune di queste rimangono anche per 5-10 mm al disopra della ascissa. Dopo 16" che è finito lo stimolo, le curve

rimangono per 10" all' altezza di mm 4—5, poi ritornano all' altezza primitiva (mm 2—1—3—) (Fig. 25).

2. Ore 10,48. — Seguitando sempre a far scrivere il tracciato delle curve respiratorie della appendice flabelliforme si stimolano meccanicamente i massillipedi per lo spazio di 6". Appena quasi è terminato lo stimolo, si ha un gruppo di 4 curve della durata di 5" e dell' altezza di mm 4—5, poi un gruppo di 3 curve dell' altezza di mm 15, infine si hanno delle curve, che variano fra l' altezza di mm 3—8 per finire ad una altezza di mm 0,5—1 (Fig. 26).

3. Ore 10,48. — Uno stimolo meccanico portato su ambedue gli occhi, per lo spazio di 8", riesce senza effetto alcuno sul tracciato respiratorio dell' appendice flabelliforme.

4. Ore 10,49. — Mentre l' appendice flabelliforme va facendo delle curve respiratorie minime, che non raggiungono nemmeno l' altezza di mm 0,5—1, stimolo meccanicamente, per la durata di 7", lo scafo-gnatite di destra. Verso la metà dello stimolo le curve si vanno rapidamente elevando: se ne ha un gruppo di 4 della durata di 6" e dell' altezza di mm 9 e 15. Finito questo gruppo se ne ha un altro di 16 e della durata di 24", dell' altezza variante fra mm 4—5—8—5—3. Finalmente si hanno delle curve, che non sorpassano l' altezza di mm 1,5—2.

5. Ore 10,50. — Per 3" si stimola meccanicamente la appendice flabelliforme destra: le curve respiratorie di questa sono rimaste invariate per circa 10", poi sono andate rapidamente elevandosi, sino a raggiungere l' altezza di mm 24 (5"). Sono però rapidamente discese da mm 9 a mm 3—2—1,5 (durata 26"), pur mantenendosi sempre sull' ascissa. La curva respiratoria si è andata poi elevando al disopra di questa sino a mm 28 ed è rimasta elevata per 18" (le singole curve respiratorie erano dell' altezza media di mm 6—8). Poi le curve sono andate man mano discendendo da mm 8—6 sino a mm 1—0,5 ed hanno raggiunto quest' altezza dopo circa 1' (Fig. 27).

6. Ore 10,54. — Si stimolano meccanicamente, strisciandovi sopra con una bacchetta di vetro, per lo spazio di 6", le branchie di destra. Alla metà dello stimolo le curve si sono elevate da mm 5 (la normale era di mm 1) sino a mm 15, rimanendo sempre costantemente sulla ascissa. Dopo 14" che le curve erano abbastanza aumentate in altezza, si sono andate elevando sulla ascissa sino a mm 28: l' altezza di ognuna ha variato fra mm 2 e e mm 10, anzi sono alternate curve grandi e curve piccole. E' rimasta al disopra della ascissa 38" e poi è

ritornata su questa: le curve respiratorie si sono lentamente abbassate, per lo spazio di circa 4', da mm 10—8—7 a mm 2—1—0,5. E' stata una vera e propria discesa a scala molto regolare. Lo Scafognatite di destra ha fatto sempre costantemente dall'avanti all'indietro (per allontanare lo stimolo molesto) 160 movimenti al 1'. Dunque concludendo, tutti questi stimoli meccanici, portati sulle varie parti dell'apparecchio respiratorio, hanno avuto sempre per effetto costante di fare aumentare in frequenza ed in altezza le escursioni respiratorie della appendice flabelliforme branchiale (Fig. 28).

7. Ore 10,56. — Si fa rimanere il *Maja* senza acqua per circa 3'. Le curve respiratorie della appendice flabelliforme sono andate subito elevandosi, non solo nell'altezza propria, ma anche al disopra dell'ascissa. Difatti sono state ottenute delle curve respiratorie, che si elevano sino all'altezza di mm 5—15, alcune di queste stanno anche di 5 mm al disopra della ascissa (R. 49 al 1' in media). Lo scafognatite di destra contemporaneamente si muoveva 170 volte al 1', sempre nel senso antero-posteriore ($\frac{S}{F} = 1 : 3,46$) (Fig. 29).

8. Ore 10,56. — Ritorna di nuovo l'acqua a contatto con l'intero *Maja*. Le curve respiratorie della appendice flabelliforme si alternano fra di loro, circa ogni 10", di grande (sino a mm 9—12) e di piccola altezza (sino a mm 3,5—3). Dopo circa 2' di questo tracciato a tipo alternato, la curva respiratoria, senza che intervenga stimolo alcuno, si eleva sino a mm 29 al disopra della ascissa (le singole curve respiratorie hanno un'altezza che varia fra mm 5 e mm 10, anche qui conservandosi sempre il tracciato a tipo alterno). Dopo circa 20" le curve respiratorie ritornano sull'ascissa e si ha un tracciato uguale a quello ottenuto e descritto anteriormente (R. 40 al 1'). Lo scafognatite di destra si muove in ambedue i sensi 120 volte al 1' ($\frac{S}{F} = 1 : 3$). Dunque l'assenza dell'acqua fa sì che le curve respiratorie della appendice flabelliforme diventino molto più valide in altezza, ma sono maggiori anche di numero rispetto a quando il *Maja* si trova immerso completamente nell'acqua. Anche i movimenti dello scafognatite sono molto maggiori, quando il crostaceo è senz'acqua (Fig. 30).

9. Ore 11,1. — Si comincia ad aspirare l'acqua di mare dal bacino e il *Maja* viene a trovarsi man mano all'asciutto. All'inizio dell'osservazione si sono alternate curve respiratorie della appendice flabelliforme fra mm 4 e 10: anzi sembra, come nelle osservazioni

precedenti, che salgono e discendono periodicamente a scala ogni 10" (R. 32 al 1'). Dopo 45" di questo caratteristico tracciato, la curva respiratoria del flagellum si va elevando rapidamente a mm 30 al disopra della ascissa: rimane quasi sempre a quest' altezza per 32" (le singole curve respiratorie variano in altezza fra mm 3—9). Poi, per circa 22", le curve respiratorie rimangono ad una altezza di mm 7—11, alternate fra di loro (R. 42 al 1'). Sembra che man mano che il *Maja* è allo stato asfittico aumentino il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme (Fig. 31).

10. Ore 11,3. — Il *Maja* si trova adesso completamente senz'acqua. La curva respiratoria, sopra descritta, si va rapidamente innalzando al disopra della ascissa sino a raggiungere l'altezza di mm 28 (le singole curve respiratorie della appendice flabelliforme avevano ognuna un' altezza di mm 1—2).

Dopo 26" che si è conservata quasi sempre a quest' altezza, va lievemente discendendo, però, per tutta la durata della osservazione, non tocca mai di nuovo l'ascissa, ma sta sempre al disopra di questa per 2—12 mm. Le singole curve respiratorie conservano un' altezza variante fra mm 2—3 (R. 36 al 1').

Ciò che significa dunque che, procedendo l'asfissia, diminuisce il numero delle respirazioni (Fig. 32).

11. Ore 11,5. — Appena a quest' ora si mette nel bacino acqua di mare bollita, quindi completamente libera di gas, la curva respiratoria della appendice flabelliforme ritorna subito all' ascissa. Nei primi 45" l'altezza delle singole curve varia fra mm 1—6, e il numero delle escursioni respiratorie è di 39 al 1'. Dopo 2' dalla immisione dell' acqua senza gas, l'altezza delle singole curve è di mm 0,5—2 (R. 32 al 1'): dunque sono diminuite in numero e in altezza (Fig. 33). Repentinamente, senza che intervenga stimolo alcuno, la curva respiratoria si eleva a mm 32 molto rapidamente a scala nello spazio di 8". E nei successivi 28" va ridiscendendo a scala (le singole curve respiratorie hanno un' altezza di mm 0,5—1) sulla ascissa. Consecutivamente, per lo spazio di 2', ossia per tutto il tempo che è stato preso il tracciato, le singole curve si mantengono ad una altezza di mm 3—6 (R. 36 al 1'). Il numero dei movimenti dello scafognatite di destra è stato in media di 139 al 1' ($\frac{S}{F} = 1 : 3,86$) (Fig. 34).

12. Ore 11,10. — Seguitando a prendere il tracciato, si stimolano meccanicamente le branchie, strisciandovi sopra con una bacchetta

di vetro per lo spazio di 5". Le curve respiratorie sono andate innalzandosi fino all' altezza di mm 12: a quest' altezza sono rimaste per circa 45", poi sono ritornate a mm 5—6. Il numero delle escursioni respiratorie del flagellum è di 37 al 1' (Fig. 35).

13. Ore 11,11. — Repentinamente in questo punto, senza che intervenga stimolo alcuno, nello spazio di 4" circa, la curva respiratoria si eleva all' altezza di mm 30. A quest' altezza di mm 30—32 rimane per circa 10" (altezza delle curve 4—5) e nei successivi 20" va ritornando a scala sull' ascissa. E' stato dunque un vero e proprio atto espiratorio, se così vuol chiamarsi, da parte della appendice flabelliforme. Le curve sono poi ritornate alla ascissa conservando un' altezza di mm 3—6. Il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme è di 36 al 1' e lo scafognatite si muove alternativamente nei due sensi 135 volte al 1' ($\frac{S}{F} = 1 : 3,75$). Stando le singole curve respiratorie ad una altezza di mm 1—2,5, nello spazio di 9" si vanno elevando a scala fino a 33 mm, a quest' altezza rimangono per 8" e poi vanno rapidamente discendendo alla ascissa in 4". Le curve singole, da una altezza di mm 5 circa, vanno man mano discendendo ad una di mm 2—1—0,5 (si nota anche qui il tipo alternante delle varie curve). Il numero delle escursioni respiratorie dell' appendice flabelliforme è di 43 al 1' e lo scafognatite destro si muove 112 volte al 1', sempre nei due sensi, ma specialmente in quello anteró-posteriore ($\frac{S}{F} = 1 : 2,60$). Dunque, ponendo un *Maja verrucosa* in acqua di mare priva di gas, le escursioni respiratorie della appendice flabelliforme vanno diminuendo in altezza, mentre il numero rimane quasi costante ed alla fine aumenta leggermente. Così pure lo scafognatite, man mano che il *Maja* rimane immerso in questa acqua bollita, diminuisce il numero dei suoi movimenti. Ciò dipende da un vero e proprio fenomeno di asfissia, da mancanza di O₂ nell'acqua, necessario per lo scambio dei gas nelle branchie e consecutivamente nel sangue. Va diminuendo contemporaneamente il coefficiente delle escursioni respiratorie del flagellum e dello scafognatite.

14. Ore 11,14. — Si manda di nuovo acqua di mare normale nel bacino ed in questo momento il *Maja* è completamente immerso in questa. Le curve respiratorie della appendice flabelliforme non si elevano che di mm 1,5—2—2,5—3 e per circa 7" stanno per 7 mm al disopra della ascissa (Fig. 36). Seguitando a prendere il tracciato di tali curve respiratorie, queste, alla distanza di 1' l'una dal-

l'altra, si elevano al disopra della ascissa ambedue le volte, come appare bene dal tracciato, per 35 mm. In 7" toccano il culmine, qui rimangono per 6"—7"—10" e si accostano all'ascissa dopo 8"—9". Ho contemporaneamente preso il numero dei movimenti, che va facendo lo scafognatite di destra: durante questi forti atti espiratori compie da 150 a 162 movimenti al 1' e, dopo questi, in media 177 movimenti al 1'. Vengono compiuti sempre nei due sensi, ma specialmente in quello antero-posteriore. Le curve postespiratorie vanno discendendo da mm 6 a mm 1. Il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme all'inizio era di 37 al 1' ($\frac{S}{F} = 1:4,05 - 1:4,37$), dopo gli atti espiratori salirono a 43—41 al 1' ($\frac{S}{F} = 1:4,11 - 1:4,31$). Dunque, dopo un periodo di asfissia, le escursioni respiratorie del flagellum diventano molto più valide, il coefficiente $\frac{S}{F}$ va aumentando anche di valore.

17. Ore 11,18. — Si stimolano meccanicamente per lo spazio di 5" le branchie di destra, strisciandovi sopra con una bacchetta di vetro. La curva respiratoria della appendice flabelliforme, sia prima, come dopo lo stimolo, si è elevata di 4—5 mm al disopra della ascissa. Anche le singole curve, dopo lo stimolo, sono salite dall'altezza di mm 2—3 a quella di mm 4—6. Però sono andate gradatamente diminuendo e nello spazio di 1' hanno raggiunto l'altezza primitiva (R. 36 al 1').

18. Ore 11,19. — Seguitando a far scrivere il tracciato, senza affatto interrompere, si stimolano per lo spazio di 8" i massillipedi con una bacchettina di vetro. La curva respiratoria della appendice flabelliforme si è andata subito elevando in 7" sino a 35 mm al disopra della ascissa ed in 20" è andata di nuovo ridiscendendo a scala, portandosi di nuovo sull'ascissa. Le curve respiratorie del flagellum sono andate abbassandosi da mm 5 a mm 3—2 (R. 38 al 1'). Dopo circa 1' che il tracciato proseguiva così normalmente, la curva respiratoria, nello spazio di 7", si è subito elevata a mm 32 ed in 22" ha, di nuovo a scala, raggiunto l'ascissa; le curve respiratorie successive da mm 6—5 sono discese a mm 3—2 (R. 34 al 1'). Sembra dunque che le escursioni respiratorie, compiute dalla appendice flabelliforme, siano minori di numero e più basse, quando l'atto espiratorio avviene spontaneamente, di quando è provocato.

19. Ore 11,21. — Si porta una bacchetta di vetro per 2" sopra

lo scafognatite destro: la curva respiratoria della appendice flabelliforme da 2 mm si va subito elevando a mm 17, questa poi va discendendo gradatamente a scala (è veramente caratteristica questa discesa): da mm 12, nello spazio di circa 50", raggiunge pian piano l'altezza di mm 2 (R. 35 al 1') (Fig. 37).

20. Ore 11,22¹/₄ — mentre si stava prendendo il tracciato delle curve respiratorie dell'appendice flabelliforme e si notava il numero dei movimenti dello scafognatite (136 al 1') di destra, la curva si va rapidamente elevando sino a raggiungere l'altezza di mm 36 in 7", rimane a questa altezza per circa 6" e poi raggiunge di nuovo l'ascissa dopo circa 20", scendendo man mano a scala.

Le curve successive, nello spazio di 50" circa, vanno gradatamente diminuendo da mm 6 a mm 4—3 (R. 39 al 1').

21. Ore 11,23¹/₂ — per 9" si stimola meccanicamente lo scafognatite destro con una bacchetta di vetro. La curva respiratoria della appendice flabelliforme si va subito elevando di qualche millimetro al disopra dell'ascissa. Raggiunge un'altezza massima di 13 mm e si abbassa poi sino a mm 4 (R. 34 al 1'): rispetto al periodo antecedente, meno valida è l'altezza della curva della appendice flabelliforme, e minore il numero delle escursioni respiratorie. Dopo 1' circa che si prendeva il tracciato normale, la curva respiratoria della appendice flabelliforme si è elevata a mm 35 ed è stata dello stesso tipo di quelle sinora studiate, sicchè non mi dilungo sopra nella minuta descrizione. Lo scafognatite di destra prima di questa espirazione si muoveva 136 volte al 1' $\frac{S}{F} = 1:4$, dopo questa ha aumentato di molto il numero delle escursioni: è arrivato sino a 173 al 1' $\left(\frac{S}{F} = 1:5,08\right)$ (Fig. 38).

Indubbiamente quindi anche lo scafognatite prende una parte molta attiva, aumentando le sue escursioni, a questi atti espiratori provocati da uno stimolo portato direttamente su questo, aumenta contemporaneamente anche il coefficiente $\frac{S}{F}$.

21 A. Ore 11,23¹/₂ — per lo spazio di 10" si stimolano i massilipedi. La risposta da parte della appendice flabelliforme è stata molto caratteristica: le sue curve respiratorie, dell'altezza di mm 5—6, per lo spazio di 7", si sono elevate sino all'altezza di mm 10—12, poi rapidamente sono discese a mm. 1—1,5, pur mantenendosi sempre di mm 1—2 al disopra della ascissa. Le curve

quindi erano piccolissime ed in tale stato sono rimaste per 22", poi rapidamente si sono elevate a 32 mm, dove stanno per 10", poi discendono a scala, per raggiungere l'ascissa dopo 25" circa.

Raggiunta l'ascissa, per 30" circa si ha un gruppo omogeneo di curve respiratorie, tutte dell'altezza di mm 4—4,5. La curva quindi risale rapidamente a 32 mm al disopra della ascissa e ritorna a questa dopo circa 25". Sull'ascissa poi si mantiene costantemente, dando delle singole curve dell'altezza di mm 4,5—5,5 (R. 41 al 1'). Dunque le escursioni respiratorie del flagellum, dopo uno stimolo dei massillipedi, diventano molto più numerose.

22. Ore 11,33^{1/2} — per lo spazio di 7" si stimolano di nuovo meccanicamente i massillipedi. Durante la stimolazione le curve sono rimaste pressochè invariate in altezza (mm 3—4). Poi, appena finito lo stimolo, sono andate elevandosi (mm 10—14) per discendere di nuovo a mm 7—8. Dopo circa 30" che era finito lo stimolo, la curva respiratoria della appendice flabelliforme si è andata rapidamente elevando a mm 25—29: è ridiscesa poi mano mano a scala (questa curva espiratoria ha avuto la durata di 25") sulla ascissa. Le curve singole sono andate poi man mano aumentando da mm 3 a mm 8 (R. 40 al 1'). Dopo 68" circa la curva si è andata elevando a mm 31 (durata di questa curva espiratoria 22" circa). Le curve postespiratorie si sono mantenute all'incirca ad un'altezza di mm 2—6 (R. 34 al 1'). Lo scafognate di destra contemporaneamente ha fatto 100 movimenti al 1'. $\left(\frac{S}{F} = 1:2,94\right)$. (Fig. 39.)

23. Ore 11,37. — Seguitando a prendere ancora il tracciato delle stesse curve respiratorie, l'appendice flabelliforme dà una vera e propria curva espiratoria, che raggiunge l'altezza di mm 33 ed è della durata di circa 25". Appena le singole curve sono ritornate alla ascissa, raggiungono subito un'altezza di circa mm 5 e su quella si mantengono di questa grandezza (R. 33 al 1').

24—25—26. Ore 11,38 — Ore 11,40 — Ore 11,41. — Senza che intervenga stimolo alcuno, si hanno tre belle curve espiratorie da parte della appendice flabelliforme, dello stesso tipo di quella sinora studiata. Distanza di 40" circa l'una dall'altra, hanno raggiunto l'altezza massima di mm 30—32 al disopra della ascissa e sono state della durata media di 25" circa. Raggiungono il massimo dell'altezza al disopra della ascissa in 6"—7", poi rimangono a quest'altezza massima per circa 10", compiendo nel frattempo 5—7 respirazioni e poi vanno ridiscendendo a scala. La media

delle escursioni respiratorie postespiratorie del flagellum è di 40 (Figg. 40, 41, 42).

27. Ore 11,43. — Per lo spazio di 5" si fa lo stimolo dei massillipedi. Durante lo stimolo le curve respiratorie della appendice flabelliforme, che erano dell'altezza di mm 5, sono diventate quasi nulle. Finito questo, si sono elevate sino a mm 20 al disopra dell'ascissa, sono ritornate poi sopra questa e sono andate gradatamente discendendo da mm 12 a mm 3—2,5—2. Dopo circa 35", che si scriveva il tracciato, si è avuta una curva espiratoria, che si è elevata di mm 32 al disopra della ascissa ed ha durato complessivamente circa 15". Le curve sono ritornate poi tutte sulla ascissa, si sono conservate tutte all'altezza di mm 6—10 per lo spazio di 43" (R. 38 al 1'). Successivamente, alla distanza di circa 50" l'una dall'altra, senza che si facesse stimolo alcuno sul *Maja*, si sono avute 3 curve respiratorie da parte della appendice flabelliforme, che sono state tutte dello stesso tipo. Si sono elevate ad una altezza di circa 30 mm al disopra della ascissa, l'ascesa ha avuto luogo nel termine di 7", sono rimaste per 5"—8" all'altezza massima e poi a scala sono andate discendendo, avendo una durata complessiva di 25" circa. Le curve postespiratorie sono state molto regolari, conservando un'altezza di circa 5 mm (R. 37 al 1').

30. Ore 11,48. — Si stimolano meccanicamenti i massillipedi per lo spazio di 8". Durante lo stimolo le curve respiratorie della appendice flabelliforme si sono abbassate, diventando talvolta nulle, dall'altezza di mm 5, alla quale si trovavano prima dello stimolo. Finito questo, si sono elevate sopra alla ascissa di mm 10 circa, ma dopo 7" sono discese a mm 2—3 ed a quest'altezza sono poi costantemente rimaste. Dunque, durante lo stimolo dei massillipedi, in queste due osservazioni (29—30) si sarebbe avuto un effetto inibitorio e consecutivamente uno dinamogeno.

31. Ore 12,30. — Si è lasciato riposare l'animale senza stimolarlo per quasi $\frac{3}{4}$ d'ora. Preso il tracciato delle curve respiratorie dell'appendice flabelliforme, queste raggiungono un'altezza di appena un mm. Si stimolano meccanicamenti i massillipedi per 7": alla fine dello stimolo le curve si sono andate elevando sino a mm 6, salendo o ridiscendendo però gradatamente nello spazio di 20".

Alla fine dell'osservazione le curve singole avevano l'altezza di mm 1. Anche in questo caso si è verificato, quanto è stato visto antecedentemente (Fig. 43).

32. Ore 13,32. — Si hanno delle curve, da parte della appendice

flabelliforme, che vanno discendendo da mm 10 a mm 2 per divenire nulle durante 10", quando si stimolano meccanicamente i massillipedi. Finito lo stimolo, le curve respiratorie sono rare e quasi nulle in altezza. Dopo 20", che quello era finito, si è avuto un bel gruppo di 8—10 curve, che sono rapidamente salite ad una altezza di mm 13 (4 curve) e rapidamente sono poi discese sino a mm 1—0,5 ed a quest' altezza sono rimaste per tutta la durata dell' osservazione. L'effetto inibitorio in questa osservazione è durato molto a lungo e tardi è sopraggiunta l'azione dinamogena (Fig. 44).

33—35. Ore 12,35—12,45. — Successivamente si stimolano di nuovo i massillipedi, le branchie di destra, gli occhi, ma i risultati sono quasi nulli: le curve sono divenute rare e non raggiungono l'altezza di mm 0,5, sicchè qualunque paragone riesce impossibile, perciò si sospende l'esperienza.

16./6. 1908 — Tracciato No. 6.

Maja verrucosa No. 6. Dimensioni cm 4 × 6. Temperatura dell'acqua di mare 21° C.

Questa ricerca è stata molto interessante, perchè, con o senza stimoli portati sul *Maja*, si sono avuti dei bellissimi gruppi periodici respiratori da parte della appendice flabelliforme. Il tracciato infatti non si è conservato mai assolutamente regolare.

Ore 11,10. All' inizio si ha un gruppo di curve da parte del flagellum, che sono tutte elevate al disopra della ascissa, anche di mm 10—15. Queste curve respiratorie, che si elevano anche di mm 20 ognuna, o sono isolate, oppure si riuniscono a gruppi e poi vanno ridiscendendo a scala. Lo scafognatite di destra si muove senza interruzione 133 volte al 1'. Caratteristico poi anche si è, che dei periodi di grande attività sono alternati con periodi di completa pausa respiratoria. Ciò sta a dimostrarci che nei crostacei (*Maja*) è possibile una respirazione a tipo periodico, almeno da parte del flagellum, senza che intervenga stimolo alcuno sull' animale. Lo stimolo, portato colla legatura sul flagellum, non può certo essere la causa di questo tipo respiratorio speciale, perchè altrimenti sarebbe stato osservato in tutti gli esemplari di *Maja*, che sono stati argomento di studio (Fig. 45).

1. Ore 11,29. — Per lo spazio di 13" si stimolano meccanicamente i massillepedi. Lo stimolo è stato fatto, mentre non si aveva movimento alcuno da parte dell' appendice flabelliforme. Ebbene, appena finito lo stimolo, si ottengono da parte di questa delle curve respiratorie, che hanno raggiunto l'altezza di mm 32, sono

state in numero di 7, durano circa 25", mentre la prima era isolata, le altre sono riunite in gruppi di 2. Dopo di che la curva respiratoria del flagellum è discesa alla ascissa e non si è avuta più alcuna curva per lo spazio di circa 1'. Dopo sono cominciate di nuovo delle curve regolari dell' altezza media di mm 23—24 e che si sono conservate costantemente a mm 5—10 al disopra dell' ascissa. Queste curve hanno durato per 4'. Contemporaneamente, notando il numero dei movimenti fatti dallo scafognatite di destra, si nota che sono di 132 al 1'. Dal tracciato noto che i movimenti di questo non sono sempre regolari perfettamente, alcune volte maggiori (145) ed altre volte di meno (126). Alla fine della osservazione, cioè quando l'appendice flabelliforme va compiendo quel gruppo di curve respiratorie tutte completamente regolari, i movimenti dello scafognatite, che si compiono costantemente in senso postero-anteriore, sono in numero di 105 al 1'. Dunque lo scafognatite compie maggiore numero di movimenti, quando il flagellum è in maggiore attività (Fig. 46).

2. Ore 11,33. — Si stimolano meccanicamente per lo spazio di 20" i massillipedi. Appena iniziato lo stimolo, l'appendice flabelliforme, che era completamente inerte, ha dato una coppia di curve, che si sono elevate sino a mm 24, che stanno a mm 5 circa al disopra della ascissa. Poi si è avuta una pausa di 20" circa, durante i quali la curva è discesa all' ascissa, poi si è sollevata di nuovo per dare due curve respiratorie, che hanno raggiunto l'altezza di mm 16 e 19, dopo di che per circa 70" è rimasta completamente nulla. Contemporaneamente lo scafognatite di destra si muove 140 volte al 1'. Dopo questa lunga pausa di 70" circa l'appendice flabelliforme branchiale comincia di nuovo a muoversi. La curva respiratoria si va elevando a mm 9, poi, per lo spazio di circa un 1', si hanno delle curve abbastanza elevate, ma molto irregolari. Dopo di che, si ha di nuovo una pausa di circa 45". A questa pausa susseguono due bei gruppi di curve respiratorie da parte dell' appendice flabelliforme. Ogni gruppo ha avuto la durata media di 70" all'incirca, le curve sono state in numero di 30—35 per ogni gruppo, si sono elevate circa di mm 5, colla loro base al disopra della ascissa ed hanno avuto un' altezza media di mm 21—24. E' un vero e proprio tipo di respirazione periodica: i due gruppi di curve distano l'uno dall'altro di 70" (Fig. 47).

Lo scafognatite di destra ha compiuto in media 115—120 movimenti al 1', prevalentemente nel senso postero-anteriore.

3. Ore 11,52. — Ho voluto vedere, se stimolando meccanicamente quasi tutta la superficie del *Maja*, questo stimolo avesse influenza sopra il numero dei movimenti dello scafognatite. Ebbene, prima dello stimolo, il numero di questi è stato di 140 al 1' e durante questo è stato di 141 al 1'. Dunque sembra che non abbia influenza alcuna. Le escursioni della appendice flabelliforme prima dello stimolo erano nulle, finito questo, si ottengono delle curve, che sono andate discendendo da mm 5 a mm 2—1. Anche successivamente sono state molto rare e di poca altezza (al massimo 5 mm).

4. Ore 12,1. — Mentre il *Maja* si va continuamente muovendo, anche l'appendice flabelliforme compie delle escursioni respiratorie che variano tra mm 2—7. Lo scafognatite di destra si muove contemporaneamente 87 volte al 1'. Successivamente è stato preso il tracciato delle curve respiratorie della appendice flabelliforme sino alle ore 12,19 e contemporaneamente, di quando in quando, sono stati stimolati i massillipedi, lo scafognatite, le branchie; però la risposta è stata quasi nulla. Si è avuto sempre un tracciato molto irregolare: durante o dopo lo stimolo le curve respiratorie della appendice flabelliforme sono state più frequenti (prima erano nulle o molto rare) e più valide, però ciò è stato di breve durata. Alla fine di questa ricerca si ottengono però delle curve molto caratteristiche da parte dell'appendice flabelliforme branchiale e che meritano una piccola descrizione. Queste curve si elevano in media di mm 5 e poi vanno discendendo lievemente a piano inclinato. Raggiunta l'altezza di mm 4—5, repentinamente discendono alla ascissa. Contemporaneamente ho preso nota dei movimenti che fa lo scafognatite di destra ogni 6': ebbene, i risultati ottenuti sono stati questi: si osservano successivamente 141—147—160 movimenti al 1', prevalentemente nel senso postero-anteriore.

16./6. 1908 — Tracciato No. 6.

Maja verrucosa No. 7. Dimensioni cm 4×6. Temperatura dell'acqua di mare 21° C.

Ho preso il tracciato delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme dalle 13,50 alle 14,34. Contemporaneamente ho anche stimolato meccanicamente i massillipedi, le branchie, lo scafognatite. Ebbene, dal principio sino alla fine della osservazione, si è avuta, come appare molto bene dal tracciato, una caratteristica respirazione periodica, che gli stimoli meccanici non hanno potuto assolutamente far cambiare.

Si tratta di gruppi di curve della durata media di 7"—10"—15":

all' inizio della osservazione si elevano anche al disopra della ascissa, ma alla fine rimangono costantemente su questa. Ogni gruppo dista l'uno dall' altro di 20"—30". Riporto, per farsi un concetto generale di queste caratteristiche curve, alcuni tracciati presi alla distanza di 5"—10' l'uno dall' altro, avvertendo che il tracciato della linea inferiore è stato preso in media 10' dopo quello della linea superiore. Così possono vedersi molto chiaramente le differenze. Lo scafognatite di destra contemporaneamente si muoveva quasi sempre nel senso postero-anteriore, in modo abbastanza regolare. Ho notato ogni 8' il numero di questi movimenti: ebbene, sono stati successivamente di 112—177—219—141—180. Il maggior numero dei movimenti dello scafognatite corrisponde sempre, a quando si porta uno stimolo meccanico sopra una parte qualunque dell' apparecchio respiratorio del *Maja*. E ciò naturalmente viene eseguito per allontanare, per mezzo di una maggiore corrente di acqua, gli effetti deleteri dello stimolo meccanico (Figg. 48, 49, 50).

1./7. 1908 — Tracciato No. 18.

Maja verrucosa 27. Dimensioni cm $4 \times 5\frac{1}{2}$. Temperatura dell'acqua di mare 24° C.

In questa esperienza, sia spontaneamente, come anche in seguito a stimoli meccanici, portati sopra le varie parti dell' apparecchio respiratorio del *Maja*, da parte della appendice flabelliforme branchiale, si ottengono dei tracciati molto caratteristici, che molto brevemente riassumo, corredandoli delle figure necessarie, perchè risaltino meglio le varie caratteristiche ed anche le differenze che passano fra di loro.

1. Ore 15,4. — L'appendice flabelliforme branchiale, senza che intervenga stimolo alcuno, fa delle escursioni, che si vanno man mano elevando sino all' altezza di mm 14. In questo punto la curva si eleva al disopra della ascissa sino a raggiungere da questa l' altezza di mm 13, poi va ridiscendendo di nuovo a scala molto irregolarmente. Dopo 30" circa dall' inizio dell' esperienza, stando la curva sull' ascissa, si eleva in 7" all' altezza di mm 33 al disopra dell' ascissa, rimane quasi sempre a quest' altezza per circa 40", poi va lentamente scendendo sino a non dare più curva alcuna, quando ritorna di nuovo sull' ascissa.

2. Ore 15,7. — Si stimolano meccanicamente le branchie, strisciandovi sopra con una bacchetta di vetro per lo spazio di 6". Quasi alla fine della stimolazione, e per la durata di circa 75", si ha un gruppo di curve del tutto omogenee (eccettuati 6", durante i

quali le curve sono quasi nulle) dell' altezza di mm 20. Alla fine della osservazione l'altezza delle curve è ridotta a mm 1 (R. 36 al 1') (Fig. 51).

3. Ore 15,19. — Si stimolano meccanicamente i massillipedi per lo spazio di 6". Il tracciato, che ne sussegue, da parte della appendice flabelliforme è molto caratteristico. Si alternano periodicamente dei gruppi di curve, che si innalzano al disopra dell' ascissa di mm 30 circa, con altri gruppi che rimangono sull' ascissa, le curve dei quali hanno un' altezza media di mm 5—15. I primi gruppi sono in genere quelli, che durano più a lungo (eccetto uno di brevissima durata (10"), gli altri hanno tutti una durata di 30"—45"), mentre i secondi hanno una durata media di 15" (eccettuato uno della durata di 5"). I movimenti dello scafognatite di destra, mentre le curve sono sull' ascissa, sono in media 130 al 1' e, mentre le curve sono elevate al disopra della ascissa, sono 173 al 1'. Sembra dunque che una maggiore attività da parte del flagellum porti con sè una maggiore attività motoria da parte dello scafognatite (Fig. 52).

7. Ore 15,19. — Si stimolano meccanicamente per lo spazio di 9" i massillipedi. Durante la stimolazione le curve respiratorie della appendice flabelliforme si elevano solo una volta all' altezza di mm 16. Finita questa, si ha un gruppo di 7 curve che stanno quasi tutte all' altezza di mm 20 e sono della durata di circa 10". Finite queste curve molto alte, il tracciato diventa nullo (Fig. 53).

8. Ore 15,21. — Si stimola meccanicamente per lo spazio di 11" lo scafognatite di destra. Durante tutto il tempo della stimolazione non si ha quasi risposta alcuna da parte della appendice flabelliforme. Finito lo stimolo, per 15" circa si ha un tracciato irregolare, le curve si elevano alternativamente al disopra dell' ascissa, o rimangono su questa. Raggiunta poi un' altezza di 20—25 mm, nello spazio di 25" vanno regolarmente discendendo a scala, diventando poi nulle.

10. Ore 15,22. — Avvicinandosi improvvisamente con la mano al disopra del *Maja* per 15", il tracciato respiratorio della appendice flabelliforme, che era nullo, fornisce per lo spazio di 45" delle curve, che variano fra un' altezza di mm 5—25. Dopo questo tempo si elevano al disopra dell' ascissa di quasi 20 mm (ogni singola curva, ha l'altezza di mm 5) e, al disopra di questa, dati dei lievi e passeggeri abbassamenti, rimangono per la durata di circa 3', poi vanno ritornando all' ascissa e ad un' altezza molto piccola (mm 0,5—1).

Durante il decorso di questa esperienza, stimolando ripetute volte le varie parti dell'apparecchio respiratorio, si ottengono altre risposte da parte del flagellum, però non sono state che modificazioni più o meno rilevanti, del tipo di quelle che finora abbiamo studiato, perciò non mi dilungo anche sopra questi tracciati, che possono considerarsi come delle variazioni più o meno lievi di quelli, che abbiamo già commentato. Studiando questi risultati si vede bene, come stimolando meccanicamente le branchie, la appendice flabelliforme fornisca delle curve, che costantemente ritornano alla ascissa e sono anche abbastanza ampie. Ciò appunto avviene, perchè la appendice flabelliforme deve allontanare nel più breve tempo possibile ed energicamente tutti quegli stimoli molesti, che colgono le branchie. Mentre invece, quando questi stimoli colgono altre parti dell'apparecchio respiratorio, allora le curve si elevano completamente al disopra della ascissa, oppure alternativamente la toccano e se ne allontanano. Sembra che il *Maja* con la sua appendice flabelliforme tenti ambedue i mezzi per allontanare lo stimolo molesto.

6. Ore 15,17. — Verso, per lo spazio di 20", con una pipetta, nello scafognatite di destra, 20 cc. di una soluzione di cocaina al 2%: essendo questa colorata con violetto di metile si vede fuoriuscire continuamente al davanti dei massillipedi. Appena iniziata questa immissione, le curve respiratorie della appendice flabelliforme si sono andate elevando anche di 27 mm al disopra della ascissa, poi sono andate lentamente discendendo su questa. Alla fine della immissione, quasi sempre toccando con la loro base l'ascissa, si sono conservate sempre valide (altezza mm 15—20—25), perchè, dopo circa 40", sono ritornate nulle. Sembra dunque, che la cocaina abbia un effetto quasi nullo sopra la funzionalità della appendice flabelliforme, quando vengano ad essere anestetizzate con questo mezzo altre regioni dell'apparecchio respiratorio del *Maja*.

Forse all'inizio si è avuta una azione leggermente eccitante (maggiore lavoro da parte del flagellum), alla quale ha tenuto dietro una nettissima azione deprimente (le curve respiratorie del flagellum sono divenute quasi nulle). E questo fatto va d'accordo, con quanto noi sappiamo sulla azione della cocaina nei vertebrati, che cioè, all'inizio, messa a contatto dei centri nervosi, ha azione eccitante e successivamente una nettissima influenza depressiva.

12. Ore 15,48. — In questo *Maja* ho voluto anche provare l'avvelenamento con CO₂. Difatti, chiusa l'immissione di acqua di mare normale, comincio a far gorgogliare nel bacino, dove si trova

il *Maja*, questo gas per lo spazio di 8". Il tracciato diventa subito nullo: le singole curve hanno appena un' altezza di mm 0,5—1, elevandosi anche di mm 5 al disopra della ascissa.

13. Ore 15,50. — Si nota, come appare bene dalla figura, una forma periodica, però non molto regolare. Poi le singole curve respiratorie dell' appendice flabelliforme raggiungono al massimo un' altezza di mm 0,5—1. Lo scafognatite di destra fa 152 movimenti al 1' in senso postero-anteriore (Fig. 54).

14. Ore 15,54. — Passa di nuovo acqua di mare normale. Ebbene, come si vede bene dal tracciato, il tipo periodico persiste ancora, quasi subito dopo l'immissione di questa acqua normale (Fig. 55).

20—21. Ore 16,2 — ore 16,3. — Questa stessa forma periodica, quantunque in maniera molto lieve, si nota anche, sia nella prima curva respiratoria della appendice flabelliforme, che è stata spontanea, come anche nella seconda curva respiratoria, consecutiva ad uno stimolo meccanico, portato sulle branchie per la durata di 4". In questa curva la forma periodica si vede specialmente alla fine (Fig. 56).

1./7. 1908 — Tracciato 18.

Maja verrucosa 28 ♀. Temperatura dell' acqua di mare 24° C.

In questo *Maja* ho eseguito varie stimolazioni meccaniche nelle varie regioni del corpo, specie nelle parti che costituiscono l'apparecchio respiratorio. Ebbene, le curve ottenute consecutivamente da parte dell'appendice flabelliforme, come anche quelle che questa compiva spontaneamente, sono state tutte dello stesso tipo, sicchè, senza perdermi in particolari inutili, descriverò due che rappresentano appunto i prototipi di queste curve.

13. Ore 10,51. — L'appendice flabelliforme del *Maja* compie una escursione spontanea. Poi non si muoveva affatto, repentinamente, salendo quasi perpendicolarmente, nello spazio di 2" ha raggiunto l'altezza di mm 27, al disopra della ascissa, e sopra questa rimane, non dando più, come sempre del resto, fra una curva espiratoria e l'altra, alcuna curva respiratoria.

17. Oro 11: — Si pone uno schermo sopra il bacino (stimolo ottico), nel quale è contenuto il *Maja*. La curva respiratoria della appendice flabelliforme, che prima era nulla, si è rapidamente elevata a mm 25, poi si hanno altre tre curve respiratorie che si elevano sino a mm 28—30—31 al disopra della ascissa.

La curva va poi rapidamente discendendo e ritorna alla ascissa

dopo 20" dall'inizio. Rimane 20" quasi assolutamente immobile, successivamente si hanno altre quattro curve espiratorie, tre delle quali rassomigliano perfettamente a quella ora descritta, solo sono di maggior durata. La terza curva ottenuta è molto caratteristica, perchè si eleva rapidamente a mm 31 e subito ridiscende, senza compiere altri atti respiratori, sulla ascissa. In complesso tutte queste curve hanno avuto la durata di circa 7'. Fra un gruppo espiratorio e l'altro le curve respiratorie sono assolutamente nulle o quasi.

Dunque stimoli, anche differenti fra loro, come si vede bene dai nostri tracciati, hanno avuto lo stesso effetto sulle curve respiratorie, che fornisce l'appendice flabelliforme di *Maja verrucosa*. Sempre costantemente poi, fra un atto espiratorio e l'altro, le curve respiratorie del flagellum non si sono mai avute. Nel decorso di questa esperienza ho anche voluto prendere di quando in quando il numero dei movimenti che compie continuamente lo scafognatite di destra. Riassumo molto brevemente i risultati da me ottenuti:

6. Ore 10,35: — durante le contrazioni spontanee della appendice flabelliforme, lo scafognatite destro compie 231 movimenti al 1'.

7. Ore 10,52: — stimolando le branchie, i movimenti sono 232 al 1'.

8. Ore 11,9 $\frac{1}{2}$: — stimolando i massillipedi, i movimenti sono 139 al 1'.

Sembra quindi che i movimenti dello scafognatite siano maggiori, quando il flagellum compie delle curve spontanee respiratorie, o anche in seguito a stimolo delle branchie (in questo caso si comprende, perchè la corrente maggiore di acqua, che lo scafognatite porta sulle branchie, serve ad allontanare lo stimolo nel più breve tempo possibile).

Mentre invece uno stimolo, portato sui massillipedi, non ha quasi influenza alcuna sul numero dei movimenti dello scafognatite: sembra dunque, che esista una certa indipendenza funzionale fra questi due ultimi apparecchi respiratori. Nei primi casi si avrebbe quindi un effetto dinamogeno e nell'ultimo un effetto inibitorio.

26./6. 1908 — Tracciato 15.

Maja verrucosa No. 21. Dimensioni cm 6,5 \times 9. Temperatura dell'acqua di mare 22,5° C.

Durante il decorso di questa esperienza, dalle ore 10,3 alla 10,25, sono stati portati degli stimoli meccanici sopra le varie parti del sistema respiratorio di questo *Maja*: ebbene, la risposta allo stimolo,

da parte dell' appendice flabelliforme, o è avvenuto immediatamente, oppure anche dopo un tempo più o meno lungo, che quello era stato eseguito. Riporto molto brevemente i risultati di due esperienze, dove ho potuto constatare questi due differenti modi di reazione. Ambedue le volte ho stimolato per lo spazio di 10" i massillipedi.

2. Ore 10,3 — le curve respiratorie della appendice flabelliforme erano di una altezza che variava fra mm 1—2. Eseguito lo stimolo anzidetto, le curve respiratorie si sono elevate a mm 35—36, talora anche di vari mm al disopra della ascissa. A questa altezza sono rimaste per circa 30", poi sono andate rapidamente decrescendo, per aumentare poi di nuovo, raggiungere l'altezza primitiva e discendere definitivamente alla ascissa. Gli stessi risultati sono stati ottenuti stimolando meccanicamente per 10":

5. Ore 10,15 — le branchie, 8. ore 10,23 — lo scafognatite di destra.

3. Ore 10,16 — le curve respiratorie della appendice flabelliforme hanno una altezza di mm 1—2 e stanno anche di qualche mm al di sopra della ascissa. — Appena eseguito lo stimolo, ed anche 35" dopo, il tracciato delle curve non ha subito variazione alcuna.

Le curve poi si vanno rapidamente elevando a mm 35 ed a questa altezza quasi sempre rimangono per tutta la durata della osservazione (circa 3'), alternandosi talvolta con curve di altezza minore (anche 4—5—8 mm). Analoghi risultati sono stati ottenuti non entrando minutamente nella descrizione di questi:

4. Ore 10,14. — Stimolazione meccanica dei massillipedi per 10": si è avuta la risposta dopo 1".

7. Ore 10,19 — con uguale stimolazione: dopo 30".

9. Ore 10,25 — stimolazione meccanica delle branchie per 10": le curve respiratorie della appendice flabelliforme sono rimaste inalterate per 15".

In questa esperienza mi sono anche voluto occupare della influenza che poteva avere la temperatura sopra il numero dei movimenti degli scafognatiti (destro).

Dalle ore 10,3 alle ore 10,25 il *Maja* è stato costantemente ad una temperatura di 22,5° C. I movimenti dello scafognatite destro al 1' erano: ore 10,3 : 154; ore 10,6 : 164; ore 10,14 : 166; ore 10,25 : 140.

Raffreddando l'acqua di mare a 20° C alle 10,25, alle ore 12,55

il numero dei movimenti dello scafognatite di destra erano ridotto solamente a 40 al 1'.

Contemporaneamente anche la eccitabilità del *Maja* era di molto diminuita, perchè, stimolando le varie parti dell'apparecchio respiratorio, la risposta da parte della appendice flabelliforme è stata quasi sempre nulla.

Forse questo repentino cambiamento di temperatura (la differenza fra l'una e l'altra è solo di 2,5° C) è stato causa di questa grande diminuzione di eccitabilità.

27/6. 1908 — Tracciato 15.

Maja verrucosa 22. Dimensioni cm 4,5 × 7. Temperatura dell'acqua di mare 22,5° C.

Durante il decorso di questa esperienza ho stimolato meccanicamente le varie parti del sistema respiratorio, come anche ho avuto agio di osservare le escursioni spontanee, che è andato facendo il *Maja* colla sua appendice flabelliforme. — Ed ho potuto così farmi un concetto abbastanza esatto sul modo di comportarsi delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme.

1—2. Ore 9,47. — Ore 9,49 — stimolando per 10" meccanicamente, la prima volta le branchie di destra e la seconda volta i massillipedi, ambedue le volte la appendice flabelliforme ha risposto con 2 gruppi espiratori uguali quasi fra di loro. — Solo nell' 1. sono abbastanza allontanati (10") l'uno dall'altro e di più lunga durata (ognuno 45"), mentre nel 2. sono molto ravvicinati (3") e durano molto di meno (15"—20"). — Del resto l'altezza, ambedue le volte, si è conservata pressochè costante (mm 20—22).

Come appare bene dai tracciati, in questo caso lo stimolo, portato in parti differenti dell'apparecchio respiratorio, ha avuto come conseguenza la stessa risposta da parte della motilità della appendice flabelliforme respiratoria: si può considerare una vera e propria forma periodica.

3—4. Ore 9,51. — Ore 9,53. — Si stimolano meccanicamente per 6", prima lo scafognatite di destra e poi le branchie di destra.

Ambedue le volte l'appendice flabelliforme branchiale ha risposto con due curve, che si rassomigliano molto fra di loro.

La prima curva si è elevata da mm 0,5—1, prima a mm 18, poi a mm 27 ed ha avuto la durata di 45", andando poi discendendo a scala sino a raggiungere l'ascissa, dove ha fatto di nuovo delle curve di mm 0,5—1.

La seconda curva si è elevata a scala nello spazio di 7" sino

ad un'altezza di mm 26; a questo punto è rimasta per circa 35", poi è andata di nuovo discendendo a scala, non ha toccato però l'ascissa, perchè si è avuta una escursione spontanea, senza che intervenisse almeno alcuno stimolo apparente.

5—6. Dalle 9,54 alle 9,59 — è stata potuta seguire questa bellissima curva spontanea, che va facendo il flagellum. — Le prime sei curve, della durata di circa di 3', rimangono sempre per circa 40 mm al disopra dell'ascissa: ogni singolo gruppo raggiunge poi un'altezza massima di 30 mm circa.

L'ultimo di questi gruppi di curve vi si avvicina molto più tardi degli altri, ed a questo tengono dietro sei gruppi di curve, che si elevano al massimo di 5—6 mm: ognuno dei gruppi ha la durata di circa 15".

Anche in questo caso noi indubbiamente abbiamo a che fare con una vera e propria forma periodica (Fig. 57, Fig. 58).

7. Ore 10. — Stimolando in questo momento meccanicamente i massillipedi per 6", segue il tipo periodico delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme branchiale, però questi periodi sono appena accennati, perchè i singoli gruppi respiratori si elevano di appena 2—3 mm ed alla fine si ha una serie continua di curve respiratorie, che raggiungono l'altezza di mm 6,5—1 (Fig. 59).

10. Ore 10,34. — Stimolando ancora i massillipedi meccanicamente per lo spazio di 20", da parte della appendice flabelliforme branchiale si hanno 2 curve respiratorie, della durata ognuna di circa 80" e che si elevano al di sopra della ascissa di mm 25 al massimo, ed a scala poi vanno man mano discendendo.

Si tratta dunque di 2 veri e propri gruppi respiratorie.

Alle ore 10,40 ho riscaldato l'acqua a 26° C aggiungendone della più calda a quella del bacino che era costantemente a 22,5° C.

Ho contato il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme branchiale, ambedue le volte: a 22,5° C è di 40 al 1', a 26° C è di 36 al 1'.

Facendo ritornare di nuovo acqua di mare a 22,5° C nel bacino, il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme è di 41 al 1'.

Dunque sembra, che la temperatura elevata faccia diminuire il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme branchiale (produce forse una narcosi che ha per effetto di far rallentare queste escursioni). Difatti alle ore 11,2, essendo l'acqua a 23°, il numero di queste escursioni era di 37 al 1'.

Durante il decorso di questa esperienza mi sono anche occupato di vedere il numero dei movimenti, che ha compiuto lo scafognatite di destra ogni 1'. — Riporto le osservazioni fatte in proposito:

Temperatura 22,5° C (F = R 40).

2. Ore 9,48 — 206, dopo uno stimolo meccanico delle branchie.

$$\frac{S}{F} = 1 : 5,15.$$

3. Ore 9,54 — 263, all' inizio di una escursione spontanea del flagellum $\frac{F}{S} = 1 : 6,57$.

5. Ore 9,58 — 200, alla fine di un gruppo di escursioni spontanee del flagellum. Sembra dunque, che il soverchio lavoro della appendice flabelliforme branchiale abbia come conseguenza di far diminuire il numero dei movimenti degli scafognatiti. $\frac{S}{F} = 1 : 5,0$.

6. Ore 9,59 — 247, durante una curva espiratoria spontanea

$$\frac{S}{F} = 1 : 6,17.$$

9. Ore 10,32 — 250, durante una curva espiratoria spontanea

$$\frac{S}{F} = 1 : 6,25.$$

Temperatura dell' acqua di mare 26° C (F = R. 36).

11. Ore 10,40 — 285 } Contemporaneamente l'appendice flabelliforme va compiendo un tracciato normale
11. Ore 10,42 — 190 }
11. Ore 10,44 — 200 } (altezza delle singole curve: mm 1—1,5).

11. Ore 10,45 — 180, $\frac{S}{F} = 1 : 7,91; 1 : 5,27; 1 : 5,55; 1 : 5,11$.

Sembra dunque che, all' inizio, la temperatura elevata dell' acqua abbia per effetto di fare aumentare il numero dei movimenti degli scafognatiti, però questo aumento dura breve tempo, perchè il numero va gradatamente diminuendo.

12. 10,46 — 196, Temperatura dell' acqua di mare 22,5° C

$$(F = R. 41) \frac{S}{F} = 1 : 4,77.$$

14. 11,2 — 270, Temperatura dell' acqua di mare 23° C (F = R. 37)

$$\frac{S}{F} = 1 : 7,29.$$

Però bisogna notare che nel 14 il *Maja* fa una escursione espi-

ratoria spontanea con la appendice flabelliforme branchiale, mentre in 12 il tracciato è normale.

25./6. 1908. — Tracciato 14.

Maja verrucosa 19. Temperatura dell'acqua di mare 23° C.

1. Ore 10,15. — Stimolando meccanicamente le branchie, si hanno 2 gruppi di curve respiratorie da parte della appendice flabelliforme, che sono della durata di circa 15" ognuna e vanno mano mano diminuendo da mm 10 a mm 1—0,5.

3. Ore 10,17. — Stimolando meccanicamente lo scafognatite destro per la durata di 7", all'inizio della stimolazione la curva respiratoria diventa nulla, poi alla metà si va elevando sino a mm 3 ed a questa altezza rimane circa 10", per poi andare gradatamente diminuendo.

3. Ore 10,20. — Per lo spazio di 10" si stimolano meccanicamente gli arti ed il carapace: la curva respiratoria della appendice flabelliforme è rimasta nulla, sia durante lo stimolo, come anche 15" dopo che questo era finito. — Poi la curva si è elevata repentinamente a mm 6 ed a scala è ridiscesa poi alla ascissa nello spazio di 12", dando delle curve respiratorie di una altezza media di mm 1—0,5.

7. Ore 10,26. — Senza che intervenga stimolo alcuno il *Maja* compie una curva molto caratteristica (già osservata in 5) con la sua appendice flabelliforme. — Questa si eleva verticalmente all'altezza di mm 18 e poi va gradatamente discendendo verso la ascissa.

La caratteristica appunto di queste curve respiratorie consiste nella rapida ascesa, come anche nella graduale discesa. — Il primo fatto però è cosa molto rara ad essere osservato. — Seguitando a prendere sempre il tracciato, alle ore 10,27 (8) tolgo l'acqua dal bacino; la curva respiratoria per circa 15" è nulla, pur mantenendosi sempre sopra la ascissa. — Dopo questo tempo la curva si eleva ancora di più al di sopra della ascissa e presenta delle piccole curve respiratorie della altezza all'incirca di mm 0,5—1 ognuna.

Dopo un 1' circa si fa ritornare di nuovo l'acqua, allora la curva respiratoria in questione ritorna subito all'ascissa e seguita a presentare quelle piccole curve respiratorie dell'altezza di mm 0,5: alla fine della osservazione sono quasi nulle.

9. Ore 10,30¹/₂ — si toglie di nuovo l'acqua dal bacino. — Contemporaneamente la curva respiratoria della appendice flabelliforme

si eleva sino a 5 mm al disopra della ascissa ed a questa altezza costantemente rimane.

Si notano bene le singole curve respiratorie, che sono in numero di 38 al 1'. — Il tracciato poi diventa quasi nullo, perchè le singole curve sono quasi completamente sparite, non raggiungendo l'altezza di mm 0,5.

10. Ore 10,35. — Si rimette acqua di mare bollita (l'acqua rimane così priva di gas) nel bacino. — Come appare chiaramente dal tracciato, la curva respiratoria si è subito abbassata sulla ascissa, per circa 15" si sono ottenute delle piccole curve dell'altezza di mm 1—0,5, poi non se n'è avuta più alcuna assolutamente, quantunque di quando in quando si prendesse il tracciato sulla carta affumicata. — Solo alle 10,40 si sono avute 3 piccole curve dell'altezza di mm 1.

Dunque l'acqua senza gas ha realmente una azione asfittica molto manifesta sopra il *Maja*.

Alle ore 10,41 si fa passare di nuovo acqua di mare normale nel bacino, però solo nella osservazione 14 (Ore 10,49) si ha di nuovo un tracciato respiratorio abbastanza regolare da parte della appendice flabelliforme. — La curva respiratoria, come appare bene dal tracciato, si va innalzando ed abbassando rispetto alla ascissa. — Su questa si notano poi le singole curve respiratorie dell'altezza media di mm 1 e che sono in numero di 36 al 1'.

Lo scafognatite di destra fa 152 movimenti al 1'. $\frac{S}{F} = 1 : 4,22$.

Nelle ore successive, in questo stesso *Maja*, sono state spesse volte stimulate, non solamente le varie parti costituenti l'apparato respiratorio, ma anche altre regioni del corpo dell'animale. — Ebbene, la risposta a questi stimoli da parte dell'appendice flabelliforme è stata sempre uguale e costante. — Per non perdersi in discussioni inutili ne riporto solo una di queste osservazioni, perchè le altre sono perfettamente uguali. La curva respiratoria del flagellum è stata più o meno alta, ha tardato più o meno per ritornare alla ascissa, ma il tipo della curva si è conservato assolutamente costante.

19. Ore 11,21. — Per lo spazio di 7" si stimolano i massillipedi. — Le singole curve respiratorie che erano regolari (R. 39 al 1') e dell'altezza di $1\frac{1}{2}$ —1 mm ognuna, sono nulle durante tutto il tempo dello stimolo. Finito questo, la curva respiratoria si è ele-

vata a mm 8 al disopra dell' ascissa, salendo a scala, nello spazio di 10" circa.

Raggiunto questo limite, dopo circa 20", ha raggiunto di nuovo la ascissa e li ha proseguito regolarmente, come prima che si facesse lo stimolo (R. 47 al 1').

Sembra quindi, che il numero delle escursioni respiratorie aumenti dopo eseguito lo stimolo. — Lo scafognatite destro contemporaneamente si muove 282 volte al 1' in senso postero-anteriore. — $\frac{S}{F} = 1 : 7,23$; $1 : 6$; dunque, dopo lo stimolo, il coefficiente $\frac{S}{F}$ va diminuendo.

Talvolta, invece di un atto espiratorio da parte della appendice flabelliforme, se ne hanno due, come si avvera appunto nelle due curve respiratorie, che brevemente descrivo.

25. Ore 12,8. — Si stimolano meccanicamente le branchie strisciandovi sopra con una bacchetta di vetro per 10".

26. Ore 12,9. — Si stira l'appendice flabelliforme branchiale per 5": ambedue le volte si osservano due gruppi espiratori molto caratteristici. — Sono stati più validi i secondi che i primi, e ciò si comprende pensando, che appunto la reazione, in questo caso, da parte dell'appendice flabelliforme doveva essere più forte, perchè direttamente stimolata.

I primi hanno difatti avuto complessivamente la durata di 20" e gli ultimi di 40".

Le curve dei primi si sono elevate a un massimo di mm 6 al disopra della ascissa, le curve dei secondi si sono elevate sino a mm 9. — La prima curva postespiratoria è quasi nulla, mentre la seconda è fatta da singole curve abbastanza appariscenti — (mm 1—1½).

Le respirazioni postespiratorie del flagellum nel secondo caso sono di 43 al 1'.

Lo scafognatite destro si muove contemporaneamente 235 volte in senso anteroposteriore (per allontanare lo stimolo molesto).

$\frac{S}{F} = 1 : 5,46$.

Lo scafognatite stesso, quando si stimolavano le branchie meccanicamente, si muoveva, come nella osservazione 25, 215 volte al 1'. In una osservazione precedente, con lo stesso stimolo delle branchie, dava, sempre nello stesso senso, 176 movimenti al 1'.

25./6. 1908. — Tracciato 14.

Maja verrucosa, 20 ♀. Dimensioni cm 5 × 7. Temperatura dell'acqua di mare 23° C.

1. Ore 16,20. — Il tracciato riprodotto (Fig. 60) mostra come l'appendice flabelliforme, oltre che fare delle escursioni molto regolari, che variano da una altezza di mm 2 ad una di mm 8, ne compie anche contemporaneamente un numero sempre quasi costante (R. 21—22 — al 1'). — Lo scafognatite si muove regolarmente 190 volte al 1' ($\frac{S}{F} = 1:9,04; 1:8,63$).

Dopo 2' circa che si prendeva il tracciato, sono passato con uno schermo sopra il bacino, dove stava il *Maja* (stimolo da oscuramento), ebbene le curve singole, per lo spazio di tempo di 15", si sono abbassate a mm 2—3, poi sono andate salendo a scala nello spazio di 20" sino all'altezza di 30—42 mm. — E dopo 15" sono andate di nuovo scendendo regolarmente a scala sulla ascissa.

Il tracciato è poi ritornato regolare, però la curva si è elevata di nuovo sino a 45 mm dopo 20", ed a questa altezza, abbassandosi solo talvolta di qualche mm, è rimasta per tutta la durata dell'osservazione (5'). — Questi abbassamenti leggeri avvenivano sotto forma periodica, specialmente all'inizio dell'osservazione. — Riproduco la prima sezione di questo caratteristico tracciato (Fig. 60).

Lo scafognatite, mentre la curva era al massimo della sua elevazione, compiva 210 movimenti al 1'. — Contemporaneamente il numero delle escursioni respiratorie dell'appendice flabelliforme era di 33 al 1'. $\frac{S}{F} = 1:6,36$.

La risposta ai vari stimoli, portati sopra le varie parti dell'apparecchio respiratorio e sul corpo, da parte della appendice flabelliforme è stata differente, però molto spesso la reazione è stata uguale per parecchie delle osservazioni fatte. — Tento di raggrupparle insieme per evitare inutili ripetizioni.

5. Ore 16,59 stimolazione per 7" delle branchie

7. Ore 17,7 " " dello scafognatite destro

8. Ore 17,6 " " delle branchie

9. Ore 17,8 " " del Tergite.

Appena iniziato lo stimolo, mentre antecedentemente a questo le curve respiratorie dell'appendice flabelliforme stavano sempre ad un'altezza di circa mm 1, si sono andate man mano elevando in altezza (in media per 15"); nei 15" successivi, sono andate poi

regolarmente diminuendo in altezza fino a ritornare a quella primitiva.

La caratteristica si è che sono sempre rimaste sull'ascissa, come appare chiaramente dalla Fig. 65 (7) e che rassomiglia completamente ai tracciati ottenuti nelle osservazioni 8 e 9. — 4. Ore 16,58: — Si stimolano meccanicamente i massillipedi per lo spazio di 10". Le curve respiratorie, che erano di una altezza media di 20—30 mm, durante lo stimolo si sono abbassate a mm 2—3—4, poi, finito questo, sono ritornate all'altezza primitiva ed infine sono andate abbassandosi nuovamente di molto.

10. Ore 17,94. — Si stimolano meccanicamente le branchie di destra; mentre prima e dopo lo stimolo le curve respiratorie dell'appendice flabelliforme sono state quasi nulle (al massimo alte mm 1—1,5), durante lo stimolo ne ha date due dell'altezza di millimetri 16—18.

Un fatto molto interessante ha richiamato la mia attenzione durante il decorso di questa esperienza e ciò appare manifestamente dai tracciati che riporto. — Dopo eseguito lo stimolo, si è avuto sempre costantemente un tipo nettissimo di respirazione periodica.

Osservazioni	Ore	Stimolo	Figura
2	16,27	Stiramento flagellum	61
4	16,58	Massillipedi	62
5	16,59	Branchie	63
6	17,3	Agitazione acqua del bacino	64
10	17,9	Branchie	66

Ebbene, con questi stimoli, completamente differenti fra di loro, questo fatto della respirazione periodica dopo lo stimolo si può dire che sia stato costante. — Naturalmente, come si vede dai tracciati, le curve delle varie osservazioni sono differenti fra di loro, ma il fenomeno del periodismo sussiste indubbiamente.

Nella osservazione 2 le curve si elevano rapidamente a mm 20—30 e vanno poi scendendo a scala e contemporaneamente sono molto ravvicinate fra di loro. — Riproduco solo una parte di queste caratteristiche curve (Fig. 61).

Mentre invece, nelle altre osservazioni (4—5—6—10), si tratta di curve isolate completamente fra di loro (fra 2—15") e di altezza anche molto varia (mm 2—3 sino a mm 20—25).

Questo periodismo è un fatto veramente molto interessante ed

è sicuramente in dipendenza degli stimoli, che hanno colpito l'animale. Certamente è indipendente da un fattore chimico.

Contemporaneamente ho voluto notare, durante tutto il decorso di questa esperienza, il numero dei movimenti dello scafognatite di destra, che riassumo brevemente:

	Numero dei Movimenti al 1'	Osservazioni
1. Ore 16,20	142	} Il <i>Maja</i> non aveva avuto alcuno stimolo, mentre si ha la forma periodica.
2. Ore 16,21	140	
2. Ore 16,27 $\frac{1}{2}$	165	
4. Ore 16,58	180	} Immediatamente prima di fare lo stimolo.
5. Ore 16,59	162	
5. Ore 17,00	142	Dopo eseguito lo stimolo mecca- nico delle branchie a destra.
7. Ore 17,5	131	} Immediatamente prima di eseguire lo stimolo.
11. Ore 17,13	161	

Come si vede bene da questi risultati ottenuti, non si può avere da questa esperienza una norma certa e trarre delle conclusioni fisse sopra le variazioni, che possono subire i movimenti dello scafognatite.

Sembra che vari continuamente il numero dei movimenti in questa parte dell'apparecchio respiratorio dei crostacei.

20/6. 1908. — Tracciato No. 9.

Maja verrucosa ♂. No. 10. Dimensioni cm 6 \times 8,5. Temperatura dell'acqua di mare 23°, 5 C.

Durante tutto il decorso di questa esperienza l'appendice flabelliforme ha fatto sempre delle rare escursioni respiratorie (R. 23 al 1') e contemporaneamente queste curve non sono molto elevate (mm 0,5—3 in media). Si nota, come appare bene dal tracciato che riporto, un accenno ad una respirazione periodica (Fig. 67).

All'inizio, prendendo il tracciato normale, si è avuto, nello spazio di circa 10", un certo numero di curve espiratorie. Le prime quattro di queste, che si ottengono alla distanza di 2" l'una dall'altra, sono molto caratteristiche e meritano una sommaria descrizione:

Ore	Altezza della curva espiratoria sulla ascissa (mm)	Durata (valore in 1")	Altezza delle singole curve respiratorie in mm
13,34	6	12	2,5—3
13,36	10	20	2,5—3
13,38	26	20	5—6
13,40	27	40	5—7

L'ultima di queste curve è seguita poi da altre due curve dell'altezza di mm 20—22, che si elevano quasi verticalmente e, nello spazio di tempo di 10", ritornano poi alla ascissa (Fig. 68).

Sono perfettamente identiche fra di loro. Dai risultati sopra riportati sembra dunque, che queste curve espiratorie vadano man mano aumentando. Fra l'una e l'altra il tracciato è stato quasi nullo. Le curve respiratorie, quando si sono avute, non hanno passato l'altezza di mm 0,5. Caratteristiche in questa esperienza sono state le curve ottenute, sempre immediatamente dopo che era finito lo stimolo. Riporto molto sommariamente, insieme con i tracciati, i risultati di tre di queste curve.

No.	Ora	stimolo meccanico per 7"	Altezza massima delle curve respiratorie	Durata delle curve	Osservazioni
2	13,47	Scafognatite	22—15—10	35"	vanno calando a scala
4	13,50	Branchie a destra	10	20"	
5	13,54	Massillipedi	10	30"	va salendo e discendendo a scala

Molte volte, dopo uno stimolo qualunque meccanico portato sulle varie parti dell'apparecchio respiratorio, non si è avuta variazione alcuna, oppure minima, nel tracciato fornito dalla appendice flagelliforme respiratoria.

Ho notato anche i movimenti dello scafognatite durante il decorso dell'esperienza. Ebbene, all'inizio di questa erano: ore 13,34: 154 al 1'; ore 13,35: 204 al 1'.

Alle ore 14,7, mentre il *Maja* eseguiva delle curve spontanee del flagellum, i movimenti di questo scafognatite destro erano di 207 ed alla fine dell'esperienza (ore 14,11), quando già il *Maja* era in cattive condizioni, erano 108 al 1'. All'inizio non ci sarebbe stata

grande differenza, alla fine si è avuta una diminuzione, date le cattive condizioni, nelle quali si trovava l'animale.

20./6. 1908. — Tracciato No. 9.

Maja verrucosa ♀ No. 11. Dimensioni $5 \times 8,5$. Temperatura dell'acqua di mare $23,5^{\circ}$ C.

Dalle ore 15,12 alle ore 15,40 ho preso di continuo il tracciato delle escursioni respiratorie della appendice flagelliforme di questo *Maja*. Ebbene si sono continuamente alternati (ogni 1'—2'—4') periodi respiratori, nei quali le curve sono rimaste sulla ascissa, e periodi, nei quali queste si sono più o meno elevate al disopra della ascissa. Mi limito solamente alla discussione molto sommaria di uno di questi caratteristici periodi.

Ore 15,14. Le curve respiratorie della appendice flagelliforme branchiale, nello spazio di $45''$, si vanno elevando singole sulla ascissa, da mm 1,5—2 a mm 25; scendono quindi di nuovo, per innalzarsi poi rapidamente al disopra di questa di mm 37 (ogni singola curva è dell'altezza media di mm 10—11).

Rimangono costantemente al disopra della ascissa, conservando sempre la stessa forme e le stesse dimensioni, per circa 3', poi vanno gradatamente discendendo a scala per raggiungere la ascissa dopo circa $30''$.

Questa è una caratteristica di tali respirazioni, che si osservano: salgono repentinamente verticalmente in $1''$ — $2''$, rimangono per un tempo più o meno lungo al disopra dell'ascissa e la discesa avviene sempre a scala molto lentamente.

Ho voluto anche contare il numero delle escursioni respiratorie della appendice flagelliforme per ogni 1': quando le curve stanno sulla ascissa sono in media di 28 (altezza mm 2—12), quando stanno al disopra della ascissa sono circa 36 (altezza mm 12—15) e, mentre vanno discendendo a scala (mm 1—2), il numero è di 28. Dunque, appare manifesto da questi risultati, che il numero delle maggiori escursioni si abbia, quando la appendice flagelliforme è in fortissima tensione e va facendo escursioni respiratorie al disopra della ascissa.

Una caratteristica delle curve respiratorie della appendice flagelliforme di questo *Maja* si è che spesso, mentre questa va compiendo un tracciato normale delle curve respiratorie, queste vanno salendo sempre in altezza, pur rimanendo sempre costantemente sulla ascissa. Ciò si vede manifestamente dal tracciato che riporto, dove anche

si può notare una certa forma periodica, della quale meglio parleremo ora (Fig. 69).

Appunto, un' altra caratteristica del tracciato respiratorio della appendice flagelliforme di questo *Maja*, è stato il ritmo periodico, che si è avverato molto spesso lungo il decorso di questa esperienza. Riassumo molto brevemente i principali risultati da me ottenuti ed osservati sopra questo periodismo respiratorio.

I. Ore 15,41. — Si hanno quattro gruppi di curve respiratorie della durata ognuna di circa 10"—12", con delle pause fra l'uno e l'altro gruppo di 5"—8" (Fig. 70).

II. (1.) Ore 15,42 — dopo aver stimolato meccanicamente i massillipedi per lo spazio di 12", si osservano dei gruppi periodici di curve molto caratteristici. All' inizio si alternano, come si vede bene dal tracciato, curve di altezza piccola e curve abbastanza elevate; si nota anche alla fine un innalzamento a scala (5 curve che vanno successivamente a mm 7—8,5—10—10,5—25 nello spazio di tempo di 6").

Successivamente, oltre questi fatti sopra notati e descritti, si ha un gruppo di curve della durata di 15" e dell' altezza media di mm 30, che è fra due gruppi di curve, che hanno un' altezza media di mm 10—15. — Si tratta, in questa osservazione anche, di un vero e proprio periodismo (Fig. 71).

III. Ore 15,52. — Anche in questo caso, per la durata di circa 20", si alternano continuamente una curva dell' altezza di mm 3—4 con un' altra di mm 10—11 (Fig. 72).

Oppure talvolta, per un periodo di tempo anche più lungo, si alternano, non solamente singole curve più alte e più basse, ma anche gruppi di curve più e meno elevate (Fig. 73). Un' altra caratteristica si è anche che curve respiratorie singole del flagellum (Fig. 74) ovvero raggruppate fra di loro (Fig. 75), oppure anche consecutivamente l'una all' altra (Fig. 76), possono elevarsi a scala.

IV. (4.) Ore 15,58. — Dopo aver stimolato meccanicamente lo scafognatite di destra per 4" le curve respiratorie della appendice flabelliforme si vanno elevando, poi diminuiscono man mano. Consecutivamente si ha un gruppo di 7 curve della durata di circa 15", che vanno man mano aumentando (mm 7—11,5—12—12), poi diminuiscono (mm 7—7).

7. Ore 16,7 — metto 4 cc di alcool a 36°, colorato con violetto di metile, goccia a goccia, con una pipetta, sullo scafognatite di destra: l'immissione ha durato circa 8" e l'alcool veniva mandato anterior-

mente per mezzo di movimenti che faceva lo scafognatite nel senso posteriore-anteriore. Si è avuto subito, da parte della appendice flabelliforme branchiale, un gruppo di curve abbastanza irregolari e che si sono elevate sino a circa mm 30, poi sono andate lentamente decrescendo, lasciando delle pause fra l'una e l'altra curva respiratoria. — —.

Si prosegue poi questa esperienza, dalle ore 16,43 alle ore 17,34, stimolando alternativamente le varie parti del corpo (arti, regione dorsale, regione ventrale, occhi, telson), ma specialmente le varie parti dell'apparecchio respiratorio. Come appare chiaramente dai tracciati, qualche volta, durante il periodo dello stimolo, si è avuto un leggiero arresto delle curve respiratorie della appendice flabelliforme. Quasi sempre però invece si è avuto un aumento, non solo in altezza ma anche in numero, di queste respirazioni. Questi due fatti, di ordine assolutamente diverso, si ottenevano indifferentemente, qualunque fosse stata la parte che veniva ad essere eccitata meccanicamente.

16. Ore 16,49 — si stimolano meccanicamente gli arti di sinistra per lo spazio di 11". Le curve respiratorie sono pressochè normali, prima e dopo lo stimolo (altezza mm 12—28).

Quasi alla fine di questa osservazione si sono alternate vicendevolmente, per un certo tempo, una curva respiratoria bassa (mm 8—15) con una più alta (mm 20—25).

Lo stesso fatto si avverava anche (quantunque qui si alterassero maggior numero di curve piccole fra due più elevate) nel tracciato, che si osserva anteriormente a questa esperienza.

18. Ore 16,52. — Si stimolano meccanicamente, per lo spazio di 15", i massillipedi. Le curve respiratorie della appendice flagelliforme si sospendono quasi durante tutto il tempo dello stimolo. Finito questo, le curve del flagellum aumentano di qualche mm in altezza, rispetto al periodo anteriore allo stimolo. Ed anche in questo caso si alternano poi vicendevolmente fra di loro curve alte e curve basse (Fig. 77).

19. Ore 16,54. — Per lo spazio di 10" si stimolano meccanicamente gli occhi di ambedue i lati. Il *Maja* ha modificato quasi subito, appena si inizia lo stimolo, le escursioni respiratorie della appendice flagelliforme. Poi, quasi appena finito lo stimolo, si inizia una forma respiratoria alterna di una curva grande (mm 20 in media) con una piccola (mm 7—10). Alla fine dell'osservazione si alternavano anche due curve piccole con una grande (Fig. 78).

30. Ore 17,24. — Si stimolano meccanicamente, per lo spazio di 10", i massillipedi. Durante tutto il tempo dello stimolo si sospende ogni curva respiratoria del flagellum. Finito questo, si hanno delle curve abbastanza valide, che si elevano anche a mm 22 e vanno poi degradando. Alla fine si alternano fra di loro gruppi di curve formati da singole curve alte e che poi si vanno abbassando.

Ho fatto delle osservazioni anche sopra il numero dei movimenti dello scafognatite, che riporto brevemente.

19. Ore 16,54. — Dopo lo stimolo meccanico degli occhi, e successivamente della appendice flabelliforme branchiale, si hanno 121 movimenti al 1' dello scafognatite.

Riassumo gli altri risultati sotto forma di tabella:

Numero	Ora	Regione stimolata meccanicamente	Numero movimenti al 1'
21	17	Scafognatite destro	95
21	17,1	" "	101
23	17,3	Massillipedi	117
25	17,16	"	94
25	17,17	"	146
30	17,24	"	135
31	17,26	Telson	105
33	17,30	Regione dorsale	84

Dal tracciato delle varie esperienze appare manifesto, che il ritmo col quale si muove lo scafognatite non è perfettamente omogeneo; alcune volte accelera e altre volte ritarda il proprio movimento.

Non si può trarre alcuna conclusione sul maggiore o minor numero di movimenti dello scafognatite a seconda della regione che viene stimolata, perchè i risultati, come appare dalla nostra tabella, sono stati molto vari.

Certo si è però che, durante lo stimolo delle varie parti dell'apparecchio respiratorio, i movimenti dello scafognatite sono minori, di quando lo stimolo è già stato fatto da vario tempo. In primo tempo avremo a che fare con un fenomeno inibitorio, in secondo tempo con un fenomeno di dinamogenia, il quale fa sì che lo scafognatite, muovendosi di più, allontani lo stimolo molesto con la maggior quantità di acqua che fa scorrere nei due sensi. Mentre invece lo stimolo della superficie esterna del *Maja* avrebbe un effetto inibitorio sullo scafognatite.

21./6. 1908 — Tracciato 10.

Maja verrucosa No. 12. ♂. Temperatura dell'acqua di mare 24° C.

Durante il decorso di questa esperienza (ore 15,2 — ore 16,9) ho eseguito vari stimoli meccanici in varie parti del corpo e specialmente sulle varie regioni dell'apparecchio respiratorio. Ebbene, la risposta a questi vari stimoli è stata sempre uguale, per quanto riguardava la risposta da parte della appendice flagelliforme. Appena eseguito lo stimolo, oppure immediatamente dopo, la curva respiratoria si è elevata di molto al disopra della ascissa e, dopo essere rimasta per un tempo più o meno lungo alla medesima altezza e aver fatto contemporaneamente anche delle piccole escursioni, si è poi andata abbassando a scala. Talvolta, invece di uno di questi gruppi espiratori, se ne sono avuti anche molti. Fra un gruppo espiratorio e l'altro, le escursioni respiratorie della appendice flagelliforme sono state quasi nulle.

Riporto solamente qualcuna delle osservazioni da me fatte, perchè, data la grande somiglianza che corre fra l'una e l'altra, non si incorrerebbe che in ripetizioni inutili.

4. Ore 15,15. — Si stimolano meccanicamente per 10" i massillipedi. Come appare bene dal tracciato, il *Maja* ha risposto a questo stimolo con quattro atti espiratori con la sua appendice flagelliforme.

In ognuno di questi la curva si eleva rapidamente sino all'altezza di mm 25 circa: il primo atto espiratorio rimane al disopra della ascissa, a questa altezza, per 15", il secondo per 10", il terzo per 5", il quarto infine per 25". Fra un atto espiratorio e l'altro le curve respiratorie sono assolutamente quasi nulle. Il numero delle singole respirazioni (altezza mm 6—7 ognuna), quando le curve sono al massimo dell'altezza sopra la ascissa, nel primo atto espiratorio sono 8, nel secondo 4, nel terzo sono 2, nel quarto infine sono 16.

10. Ore 15,29. Si pone uno schermo sopra il bacino, dove era contenuto il *Maja* (stimolo ottico da oscuramento). Si ottengono subito tre piccole espirazioni della durata complessiva di circa 20": si sono elevate all'altezza di mm 13—12—17.

11. Ore 15,30. — Si stimolano meccanicamente le branchie per 15", strisciandovi sopra con una bacchetta di vetro. Appena finito lo stimolo, si è avuta una prima curva espiratoria, che ha durato 12", le singole curve (5) si sono elevate (altezza di ognuna mm 9) fino ad un'altezza di mm 20. Dopo 10" di una pausa completa

si è avuta un'altra curva espiratoria più bassa dell'altra, perchè questa si è elevata solo a mm 18 e poi è rapidamente discesa all'ascissa, avendo avuto una durata di circa 10". Si può dire, che questa osservazione rassomigli perfettamente a quella antecedente, solo, in questo caso, si hanno due curve espiratorie invece di una.

12—14. Ore 15,33 — ore 15,38.

Stimolando in primo tempo il *Maja*, mettendo uno schermo sopra il bacino (stimolo ottico da oscuramento), la curva respiratoria del flagellum s'innalza di 20—22 mm al disopra della ascissa, per fare di nuovo spontaneamente una curva espiratoria della medesima altezza. Ebbene, stando la curva a quest'altezza, stimolando successivamente, i massillipedi in primo tempo, ed in secondo tempo lo scafognatite di destra, meccanicamente, per la durata ogni volta di 10", la curva è rimasta costantemente a questa altezza di 20—22 mm, senza mai discendere. Del tracciato 12 riporto solo una porzione molto caratteristica con tre atti espiratori, che si succedono molto tempo dopo eseguito lo stimolo da oscuramento (Fig. 79).

Sembra dunque, che uno stimolo che si aggiunge all'altro, quando già il *Maja* è stato abbastanza stimolato ed eccitato, abbia influenza di far stare l'appendice flagelliforme branchiale in uno stato espiratorio permanente.

Alla fine della esperienza si è avuto un tracciato delle curve respiratorie della appendice flagelliforme, che merita di essere studiato:

17.—19. Ore 15,58 — ore 16.

Appena all'inizio si stimolano i massillipedi, la curva respiratoria (che è fatta di singole curve dell'altezza di mm 0,5—1) si va elevando di circa 7 mm al disopra della ascissa. Al disopra di questa si mantiene continuamente di 1—2 mm, facendo contemporaneamente delle piccole curve respiratorie dell'altezza di mm 0,5—1. Stimolando consecutivamente, in due tempi differenti, lo scafognatite di destra e poi la regione ventrale, si ha sempre lo stesso elevamento al disopra dell'ascissa ed il successivo ritorno su questa (Fig. 80—82).

Il *Maja*, essendo esaurito per le quasi continue eccitazioni, è ancora però al caso di poter fare dei piccoli atti espiratori colla appendice flagelliforme.

Lo stesso fatto è stato da me riscontrato nelle osservazioni successive N. 20—22 (ore 16,3 — ore 16,7), dove si stimolano successivamente i massillipedi, gli occhi e la regione dorsale, gli arti di sinistra e di destra. Il tracciato ottenuto sembra una fotografia di quello ora descritto.

Durante il decorso di questa esperienza, contemporaneamente, ho notato anche il numero dei movimenti dello scafognatite di destra, durante e dopo eseguiti stimoli meccanici nelle varie regioni dell'animale.

Numero	Ora	Regione stimolata meccanicamente	Numero dei movimenti dello scafognatite destro al 1'
3	15,5	scafognatite	150
3	15,7	—	233
11	15,31	branchie	182
12	15,34	branchie	215
19	16,1	regione ventrale	172

Dall' esame della tabella si conclude che, appena eseguito lo stimolo, o poco dopo, sopra una parte qualunque dell'apparecchio respiratorio, lo scafognatite compie pochi movimenti rispetto a quelli di maggior numero, che compie, dopo un po' di tempo che è passato lo stimolo.

In primo tempo forse rimane inibito e poi entra, passato questo stato speciale, in grandissima attività.

Reagisce anche molto forte ad uno stimolo meccanico qualunque, che venga portato sopra una parte del corpo, anche che non faccia parte dell'apparecchio respiratorio.

29./6. 1908 — Tracciato No. 16.

Maja verrucosa No. 23. Dimensioni cm 5 × 6. Temperatura dell' acqua di mare 25° C.

Nel decorso di questa esperienza, che ha durato circa tre quarti d'ora, ho stimolato le varie parti dell'apparecchio respiratorio, come anche altre parti del corpo, con uno stimolo meccanico (bacchetta di vetro) ed ho notato le variazioni che avvenivano nel tracciato respiratorio della appendice flabelliforme. Riassumo brevemente i principali risultati ottenuti e quelli più caratteristici, lasciando di lato tutti quelli, che si sono somigliati fra di loro, per non incorrere in ripetizioni inutili.

3. Ore 10,40. — L'appendice flagelliforme compie delle escursioni che variano fra un'altezza di mm 20—26. Dopo 15" di questo tracciato, la curva si eleva repentinamente al disopra dell'ascissa di mm 18—19, dando delle curve di una altezza variabile fra mm 5—8, per la durata di 15". Poi, in 15", va di nuovo discendendo sulla ascissa, dando delle curve respiratorie di una altezza media di

mm 2—5 (R. 23 al 1'). Contemporaneamente, alla fine dell'osservazione, lo scafognatite di destra fa 188 movimenti al 1', sempre in senso postero-anteriore ($\frac{S}{F} = 1 : 8,17$). Riproduco questo tracciato per mostrare appunto, come il flagellum, senza anche che intervenga stimolo alcuno su *Maja*, possa cambiare repentinamente il tipo respiratorio (Fig. 83).

4. Ore 11,41 — mentre si va ottenendo questo tracciato, si stimolano meccanicamente le branchie di destra per 5". La curva respiratoria si eleva rapidamente a mm 30. Si hanno poi altre tre piccole curve dell'altezza di mm 2—3 e che stanno sempre al disopra dell'ascissa di mm 30. Poi, dopo 10", la curva va ridiscendendo a scala e, dopo 25" è a mm 10 al disopra della ascissa. Contemporaneamente le curve respiratorie sono diventate molto piccole e non raggiungono l'altezza di mm 0,5.

5. Ore 10,48. — Si ha un gruppo di 10 escursioni respiratorie della appendice flabelliforme branchiale, che variano fra una altezza di mm 20—25 e sono della durata di circa 30". Repentinamente la curva si eleva, dopo ciò, a mm 25 al disopra dell'ascissa (altezza delle singole curve mm 4—7). Si hanno 13 escursioni respiratorie, nello spazio di circa 30" (26 al 1'). Nel successivo 1' si ha un altro periodo di curve respiratorie, che somiglia perfettamente a quello ora brevemente descritto. Questi periodi, come appare bene dal tracciato che riporto (Fig. 84), si susseguono fino alla fine dell'osservazione che è durata ancora quasi 3'. Lo scafognatite di destra, sia quando le curve respiratorie erano al disopra dell'ascissa, sia quando erano su questa, ha fatto costantemente 210 movimenti al 1', sempre in senso postero-anteriore ($\frac{S}{F} = 1 : 8,07$). Questo è stato un bellissimo esempio di respirazione periodica, ottenuto senza fare stimolo alcuno sul *Maja*.

6. Ore 10,40. — L'appendice flabelliforme compie delle escursioni respiratorie, dell'altezza di mm 6—12 (R. 26 al 1'). Improvvisamente la curva si eleva a mm 20 al disopra dell'ascissa e scende poi di nuovo per rimanere costante ad una altezza di mm 12—15 (altezza delle singole escursioni respiratorie mm 2) (R. 27 al 1'). Lo scafognatite di destra, quando le curve respiratorie sono al disopra della ascissa, compie 200 movimenti circa al 1'. ($\frac{S}{F} = 1 : 7,40$).

7. Ore 10,51 — mentre si aveva un tracciato abbastanza regolare

e le curve stavano sempre elevate al disopra dell'ascissa di mm 15—16, per lo spazio di 10" si stimolano meccanicamente i massillipedi.

Come appare bene dal tracciato, non si è avuta variazione alcuna in questo, sia durante, come anche dopo lo stimolo (R. 20 al 1'). Sembra quindi che uno stimolo, portato sopra una parte dell'apparechio respiratorio del *Maja*, mentre l'appendice flabelliforme branchiale è in forte contrazione, non abbia effetto alcuno.

12. Ore 11,2. — Si hanno delle escursioni respiratorie da parte della appendice flabelliforme dell'altezza di mm 5—6 (R. 24 al 1'). Si stimola meccanicamente per 10" lo scafognatite destro: le curve della appendice, per 20", si vanno elevando (formano quasi due gruppi) sino ad una altezza di mm 22, poi dopo vanno rapidamente discendendo, conservandosi sempre ad una altezza fra mm 1—6.

Durante lo stimolo, e immediatamente dopo, queste escursioni respiratorie erano di 26 al 1': lo stesso numero si era conservato anche molto tempo dopo lo stimolo.

13. Ore 11,4. — Si fa stare per circa 45" il *Maja* senz'acqua e contemporaneamente si prende il tracciato delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme. Per circa 20" le curve procedono assolutamente normali, poi si ha un atto respiratorio, nel quale l'appendice fa una curva che si eleva rapidamente a mm 32, poi va ridiscendendo di nuovo a scala sulla ascissa, avendo avuto una durata di circa 20". Si fa ritornare allora l'acqua (14). Si ottiene di nuovo un tracciato normale per 45": dopo ciò si ha una curva espiratoria, che somiglia a quella ora descritta (non è stata quindi riportata nella Fig. 85). Il numero delle escursioni respiratorie, quando il *Maja* era all'asciutto, fu di 27 al 1', quando ritornò l'acqua fu di 26 al 1': resta quindi quasi regolare. La unita figura (Fig. 85) dimostra bene il decorso di parte dell'esperienza in parola.

Si ebbe poi quell'atto espiratorio, forse perchè l'appendice reagiva allo stimolo, sicuramente molesto, prodotto dall'aria sulle branchie.

29./6. 1908. — Tracciato No. 16.

Maja verrucosa No. 24. Dimensioni cm 5,5 × 7,5. Temperatura dell'acqua di mare 25° C.

Durante il decorso di questa esperienza ho potuto osservare dei bellissimi gruppi respiratori che si sono ripetuti periodicamente, sia spontaneamente, come anche dietro uno stimolo portato nelle varie parti del *Maja*. Merita che si riassumano brevemente questi risultati, corredando la descrizione coi relativi tracciati. Inoltre ho

voluta studiare anche l'influenza, che spiegava la temperatura sopra la respirazione del *Maja*: difatti dalle ore 16,10 alle ore 16,20 l'ho tenuto in acqua a temperatura di 25° C e da quest' ora alle 17,19 in acqua a 23° C.

2. Ore 16,10. — L'appendice flabelliforme, senza che intervenga stimolo alcuno nel *Maja*, dopo aver dato delle curve di una altezza media di mm 15, eleva rapidamente la sua curva sino ad una altezza media di mm 18—20 al disopra dell' ascissa (le singole curve hanno una altezza di mm 10—13): ritorna poi all' ascissa dopo circa 30". Su questa si hanno delle curve di una altezza tra mm 10—16, qui rimane per circa 10", poi si hanno (ogni 15") due caratteristici gruppi di curve, che si elevano al disopra dell' ascissa di mm 18—20. Finiti questi due gruppi, si ha un nuovo gruppo di curve, uguale a quello anteriormente descritto, però questo è di più lunga durata del primo (circa 4') (Fig. 86).

4. Ore 16,15. — Senza fare alcuno stimolo sul *Maja* l'appendice flabelliforme compie, per la durata di circa 5', dei bellissimi gruppi di curve, dei quali ne riproduco alcuni. Ognuno di questi gruppi ha la durata media di 10": le curve si elevano al disopra dell' ascissa di mm 15—20, le singole curve che sono sopra questa hanno una altezza di mm 15 in media. Questi gruppi sono alternati con altrettanti, le cui curve stanno sempre nell' ascissa, sono di durata minore (5—7"), l'altezza di queste varia fra mm 15—20 (Fig. 87). In questo tracciato ho riprodotto anche una parte di quello ottenuto nella osservazione 3, dove è anche manifesta una respirazione periodica.

Sia nella prima, come nella seconda osservazione, il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme si è conservato costante. Alla temperatura di 25°, quando le basi delle curve respiratorie del flagellum erano sulla ascissa, il numero delle escursioni era in media di 36 al 1' e, quando erano elevate al disopra della ascissa ed il flagellum era in forte contrazione, si aveva una media di 40 escursioni al 1'. Lo scafognatite faceva in media 234 movimenti al 1', quasi sempre in senso postero-anteriore. $\left(\frac{S}{F}\right)$ nel primo caso = 1:6,50 — $\frac{S}{F}$ nel secondo caso = 1:5,85).

6. Ore 16,25. — All'inizio di questa osservazione l'appendice flabelliforme fornisce delle curve, che vanno salendo a scala: nello spazio di circa 12" vanno da mm 5 a mm 35. Poi si riabbassano di nuovo, si hanno consecutivamente due piccoli gruppi espiratori, e

quindi il tracciato diventa a forma periodica: le singole curve periodicamente si innalzano e si abbassano, pur rimanendo sulla ascissa colla loro base.

9. Ore 16,32. — Si prende di nuovo il tracciato normale della appendice flabelliforme; all' inizio si hanno delle curve di una altezza, che varia fra mm 2—15. Dopo circa 35" si hanno dei bellissimoi gruppi espiratori, che si vanno ripetendo periodicamente.

Il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme, a questa temperatura di 23° C, fu in media di 42 al 1', quando le curve erano sull' ascissa, e, quando erano più o meno elevate su questa, di 41—44 al 1'. Lo scafognatite destro faceva in media 188—214—276 movimenti al 1'. Da ciò si conclude, che, a 23° C, sembra che il numero delle respirazioni della appendice flabelliforme sia maggiore che a 25° C.

Sui movimenti dello scafognatite nulla si può concludere, perchè questi sono variati molto repentinamente e spesso indipendentemente dallo stato di attività, nel quale si trovava l' appendice flabelliforme (sia se le curve di questa stavano sull' ascissa, ovvero erano più o meno elevate su questa).

Il quoziente $\frac{S}{F} = 1:4,47; 1:5,09; 1:6,57$, quando le curve respiratorie del flagellum riposano sulla ascissa colla loro base; $\frac{S}{F}$, quando le stesse curve si elevano al disopra della ascissa colla loro base varia tra le cifre suddette è uguale ad 1:4,27, 1:4,86, 1:6,27.

8—10. Ore 16,30 — ore 16,57. — Uno stimolo meccanico portato sulle branchie, per lo spazio di 10" ogni volta, ha avuto per effetto di far sospendere subito, e per un tempo piuttosto lungo, le escursioni respiratorie della appendice flabelliforme. Sicchè avrebbe avuto un vero e proprio effetto inibitorio, come appare manifesto dal tracciato 10 che riproduco (Fig. 88).

Lo scafognatite di destra contemporaneamente ha fatto 256—255—267 movimenti al 1', più insomma del normale, sempre in senso antero-posteriore e ciò per liberare la branchia dallo stimolo molesto.

Alla fine di questa esperienza ho ottenuto anche un altro caratteristico tracciato:

14. Ore 17,18. — Stimolando meccanicamente, per lo spazio di 10", i massillipedi, le curve respiratorie della appendice flabelliforme si sono lievemente elevate. Dopo circa 25" si sono innalzate di circa 10 mm al disopra della ascissa. Mentre erano a questa altezza,

ho stimolato di nuovo i massillipedi, ebbene non si è avuta la minima variazione nel tracciato, che è proseguito così omogeneo sino alla fine della osservazione, sempre mantenendosi a 10 mm al disopra della ascissa.

11./6. 1908. — Tracciato No. 1.

Maja verrucosa No. A (1). Temperatura dell'acqua di mare 21° C.

In questa esperienza, notando solamente con un segnale elettrico sulla carta affumicata le singole escursioni respiratorie, sia dello scafognatite di destra, come anche della appendice flabelliforme, ho potuto vedere, quale influenza avessero i movimenti che andava facendo il *Maja* con tutti gli arti, più o meno energicamente, sopra la respirazione.

A. Ore 12,50 — il *Maja* si muove fortemente, senza che inter venga stimolo alcuno ed in B. va rallentando di nuovo i suoi movimenti. Lo scafognatite destro che, allo stato di riposo del *Maja*, faceva 81 movimenti e la appendice flabelliforme branchiale 18 al 1' ($\frac{S}{F} = 1:4,50$), mentre l'animale si muoveva molto fortemente, ne compieva 124, contemporaneamente la appendice flabelliforme branchiale rimase quasi del tutto inerte: quando l'animale cessò di muoversi, allora lo scafognatite compieva 72 movimenti al 1' e la appendice flabelliforme branchiale 19: erano insomma ritornate le stesse condizioni che all'inizio della esperienza.

Dunque movimenti molto forti del *Maja* sono capaci di avere una influenza sull'apparecchio respiratorio; difatti, in questo stato di iperattività dell'animale, mentre aumentano i singoli movimenti dello scafognatite, quelli della appendice flabelliforme diminuiscono di molto.

Naturalmente, in questo frattempo, il *Maja* non riceve alcuno stimolo e rimangono costanti le condizioni fisiche e chimiche dell'acqua ambiente.

C. Ore 13. — Il *Maja* fissato nell'apparecchio di contensione, si muove molto fortemente.

Durante questi movimenti lo scafognatite di destra fa 106 movimenti al 1' e la appendice flabelliforme branchiale contemporaneamente 9 movimenti nello stesso periodo di tempo ($\frac{S}{F} = 1:11,77$). Finiti questi movimenti molto forti, e ritornato il *Maja* completa-

mente calmo, lo scafognatite si muove rispettivamente 71 volte e la appendice flabelliforme branchiale 23 volte al 1' ($\frac{S}{F} = 1:3,08$).

Dunque anche in questa osservazione si è avverato, quanto è stato visto in quella A e B: cioè, durante i movimenti molto forti che compie il *Maja*, gli scafognatiti aumentano i loro movimenti, mentre nulli diventano quelli della appendice flabelliforme branchiale. Viceversa avviene, quando il *Maja* ritorna allo stato di completo riposo.

11./6. 1908. — Tracciato No. 1.

Maja verrucosa No. B (2). Ore 15. Temperatura dell'acqua di mare 21° C.

In questa esperienza si segnano con vari segnali elettrici sopra la carta affumicata i movimenti ritmici che compiono alcune parti che compongono l'apparecchio respiratorio del *Maja* ed anche quelli delle antennule. Il *Maja* sta completamente fermo per tutta la durata dell'esperienza ed i valori, riportati sotto forma di tabella, si riferiscono al 1' (vedi tabella pag. 566).

12./6. 1908. — Tracciato No. 1.

Maja verrucosa No. C (3). Temperatura dell'acqua di mare 21° C.

Anche in questo *Maja* si segnano con segnali elettrici nella carta affumicata il numero dei movimenti eseguiti nel periodo di 2 ore dalle 9 alle 11 delle seguenti parti dell'apparecchio respiratorio e di altre appendici limitrofe. Il *Maja* si muoveva quasi continuamente.

Movimenti per ogni minuto primo (vedi tabella pag. 567).

13./6. 1908. — Tracciato No. 2.

Maja verrucosa No. D (4). Temperatura dell'acqua di mare 21° C.

1. Ore 11,10. — Ho preso il numero dei movimenti dell'esopodite del I massillipede destro: sono in media 275 al 1'.

2. Ore 11,11 — ore 11,12: ho strisciato con una bacchetta di vetro per 2" sopra le branchie a destra.

La prima volta lo scafognatite destro faceva 245 movimenti al 1', e la seconda volta 277, contemporaneamente l'esopodite del primo massillipede destro si muoveva 275—363 volte al 1'. Si è avuto quindi un aumento nel numero dei movimenti di queste due parti dell'apparecchio respiratorio, molto più la seconda volta che la prima. Questo aumento si spiega pensando che il maggiore lavoro, sia dello

No. ora	I Anten- nula destra	II I Massilli- pede sinistro (Eso- podite)	III Scato- gnatite destra	IV Appendice flabelliforme branchiale destra	Rapporto fra i movi- menti, dei massillipe- di e del flagellum M : F	Rapporto fra i movi- menti dello scato- gnatite e del flagellum S : F	Rapporto fra i movi- menti dei massillipe- di e quelli dello scato- gnatite M : S
A 15	43-72	352-354	211	23	1 : 15,30-1 : 15,39	1 : 9,17	1 : 1,66-1 : 1,67
B 15,15	46	291	262	22	1 : 13,22	1 : 11,90	1 : 1,11
C 15,30	—	181	165	21	—	1 : 7,85	—
D 15,32	—	—	—	20	—	1 : 9,05	—
E 15,35	—	—	158	22	—	1 : 7,19	—
F 16,10	—	—	195	1)	—	—	—
G 16,15	20 ²⁾	—	157	2)	—	—	—
H 16,21	16 S, 15 D	—	—	3)	—	—	—
I 16,27	—	—	214 ³⁾	—	—	—	—
J 16,52	—	—	—	18 ³⁾	—	—	—
K	—	—	—	—	—	—	—
Media	—	—	—	—	1 : 15,63	1 : 9,03	1 : 1,48

1) L'appendice flabelliforme branchiale non si muove più affatto.

2) Hanno smesso di muoversi: l'antenna sinistra, i massillipedi e l'appendice flabelliforme destra.

3) I massillipedi di sinistra smettono di muoversi di quando in quando. — Hanno sospeso di muoversi lo scato-
gnatite di destra e l'appendice flabelliforme dello stesso lato.

4) Si muove solo lo scato-
gnatite di destra, le altre parti, soggetto di ricerca, stanno ferme.

5) Si muove solo ritmicamente la appendice flabelliforme branchiale, le altre parti mobili del sistema respiratorio stanno completamente ferme.

S = sinistra. D = destra.

No.	Antennule	I Massillipede sinistro (Esopodite)	Scafofnatite destro	Appendice flabelliforme destra	Rapporto fra i movimenti dei massillipedi e quelli del flagellum destro M : F	Rapporto fra i movimenti dello scafofnatite e quelli del flagellum destro S : F	Rapporto fra i movimenti del massillipede e quelli dello scafofnatite M : S
1	S. 38	—	—	28	—	—	—
2	—	—	—	28	—	—	—
3	S. 32	—	—	—	—	—	—
4	—	286	—	—	—	—	—
5	—	—	161	27	—	1 : 5,96	—
6	—	—	160	28	—	1 : 5,71	—
7	—	190	155	30	1 : 6,33	1 : 5,16	1 : 1,22
8	—	—	166	26	—	1 : 6,38	—
9	—	181	154	26	1 : 6,96	1 : 5,92	1 : 1,17
10	—	148	—	30	1 : 4,93	—	—
11	—	197	169	28	1 : 7,03	1 : 6,03	1 : 1,16
12	—	—	—	26	—	—	—
13	S. 31	—	—	—	—	—	—
14	—	—	213	26	—	1 : 8,19	—
15	—	190	160	30	1 : 6,33	1 : 5,33	1 : 1,18
16	—	—	201	29	—	1 : 6,93	—
17	—	—	144	29	—	1 : 4,96	—
18	—	—	170	30	—	1 : 5,66	—
19	—	—	140	26	—	1 : 5,03	—
20	—	335	—	—	—	—	—
21	—	303	—	—	—	—	—
22	—	—	138	—	—	—	—
23	—	—	—	30	—	—	—
24	—	—	162	26	—	1 : 6,23	—
25	—	—	222	30	—	1 : 6,80	—
26	D.32, S.32	—	—	—	—	—	—
27	—	—	180	30	—	1 : 6,00	—
28	—	—	183	28	—	1 : 6,53	—
29	—	—	150	30	—	1 : 5,00	—
30	—	—	180	26	—	1 : 6,92	—
31	—	—	168	30	—	1 : 5,60	—
32	—	312	—	30	1 : 10,40	—	—
33	—	—	143	—	—	—	—
34	—	222	—	—	—	—	—
35	—	225	212	—	—	—	1 : 1,06
36	—	—	—	30	—	—	—
37	—	—	160	29	—	1 : 5,51	—
38	—	182	—	29	1 : 6,27	—	—
39	—	—	—	30	—	—	—
40	—	185	—	30	1 : 6,16	—	—
				Media	1 : 6,80	1 : 6,04	1 : 1,15

scafognatite come dei massillipedi, serve ad aumentare la corrente dell'acqua di mare per scacciare lo stimolo molesto portato sulle branchie.

4. Ore 11,17. — Si stimolano meccanicamente i massillipedi per 5". L'appendice fiabelliforme branchiale ha risposto subito con una curva espiratoria molto caratteristica. Questa si è elevata a 15 mm. Le singole curve, che la compongono, sono andate aumentando in altezza (da mm 2—2,5 a mm 5—6) e contemporaneamente sono divenute bigemine. La curva espiratoria ha durato 35", poi le curve singole sono tornate all'ascissa e si è avuto di nuovo un tracciato normale (Fig. 89). Durante il tempo che dura questo tracciato regolare i massillipedi fanno 440 movimenti al 1', contemporaneamente lo scafognatite di destra ne compie 324.

Comparando queste cifre, con quelle ottenute allo stato normale, si nota indubbiamente una iperattività: si ha maggiore scambio di acqua per allontanare lo stimolo. Dopo 3' dallo stimolo, i massillipedi fanno 317 movimenti al 1' e lo scafognatite destro 300; dunque si è avuta una diminuzione, perchè lo stimolo era già allontanato e queste due parti dell'apparecchio respiratorio ritornano alla loro attività normale.

5. Ore 11,25. — Dopo avere stimolato meccanicamente lo scafognatite di destra per 10", questo fa, dopo 3' che è stato stimolato, 222 movimenti al 1' (I massillipede sinistro [esopodite] 240), dopo 6" 189, dopo 8" 169. Dunque più ci allontaniamo dallo stimolo e minor numero di movimenti viene a compiere lo scafognatite: ritorna man mano in condizioni assolutamente normali.

I maggiori movimenti, sempre compiuti nei due sensi, ma specialmente quello postero-anteriore, hanno messo in movimento maggiore quantità di acqua per allontanare gli effetti dello stimolo.

6. Ore 11,45. — L'animale si sta muovendo continuamente, e contemporaneamente si sono avuti due gruppi di curve espiratorie ognuno della durata di circa 2'. L'elevazione al di sopra dell'ascissa è stata al massimo di mm 5. Lo scafognatite di destra dopo 2', finiti questi gruppi espiratori, faceva 265 movimenti al 1' ed i massillipedi 400. Dopo 3" erano rispettivamente 314: scafognatite — 390: I massillipede sinistro (esopodite) al 1'.

7. Ore 11,50. — Stimolando meccanicamente per 5" lo scafognatite di destra, dopo un 1' che era stato fatto lo stimolo, i movimenti di questo erano 290 e quelli del I massillipede sinistro (eso-

podite 474. Dunque il movimento di quello è sempre maggiore, anche che non vengano ad essere direttamente stimolati i massillipedi.

8. Ore 11,22. — Si stimolano meccanicamente i massillipedi; dopo 1' dallo stimolo, l'appendice flabelliforme ha dato delle belle curve respiratorie che sono andate gradatamente diminuendo da mm 6—5 a mm 3—2. Durante lo stimolo non compieva movimento alcuno.

13./6. 1908. — Tracciato No. 3.

Maja verrucosa No. E (5). Temperatura dell'acqua di mare 21,2° C.

1. Ore 15,27. — Si stimolano meccanicamente i massillipedi per lo spazio di 5". La appendice flabelliforme prosegue le sue escursioni respiratorie dell'altezza massima di mm 2—3, alcune volte regolari ed alcune volte intermittenti. Il I massillipede sinistro (esopodite) compieva 315 movimenti al 1', lo scafognatite destro 224 (prima dello stimolo 226) $\frac{M}{S} = 1 : 1,40 - 1 : 1,39$.

2. Ore 15,30. — Si stimola meccanicamente lo scafognatite di destra per 6". Dopo lo stimolo, da parte della appendice flabelliforme si è avuto un tracciato molto caratteristico, perchè alcune (2—3) curve respiratorie di questa, pur rimanendo della stessa altezza (mm 2—3—3,5), si sono fuse fra di loro. Il I massillipede sinistro (esopodite) dopo lo stimolo, compieva 380 movimenti al 1' e lo scafognatite di destra 300 movimenti: $\frac{M}{S} = 1 : 1,21$.

Dopo 3' che seguitava a scendere sulla ascissa il tracciato normale delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme, ho voluto segnare i movimenti dell'esopodite del 1° massillipede sinistro, che sono intermittenti. Ecco i risultati ottenuti sotto forma di tabella:

Numero dei movimenti	28	9	30	18	21	18	30
Durata di ogni periodo in 1"	4 $\frac{1}{2}$	2 $\frac{1}{2}$	5 $\frac{1}{2}$	4 $\frac{1}{2}$	4 $\frac{1}{2}$	3 $\frac{1}{2}$	5 $\frac{1}{2}$
Pausa fra un periodo e l'altro in 1"		1	1 $\frac{1}{2}$	1 $\frac{1}{2}$	1	1	1 $\frac{1}{2}$

Come si vede, l'intermittenza non è affatto regolare.

3—4. Ore 15,50—15,53 — si stimolano meccanicamente per 5", prima i massillipedi e poi lo scafognatite di destra. Sia prima, come anche dopo lo stimolo, si sono avute quelle caratteristiche curve

raggruppate fra di loro (a 2—3) e della durata più che doppia di quelle uniche.

Alle ore 15,49 l'esopodite del I massillipede destro faceva (sempre a tipo intermittente) 400 movimenti al 1' e lo scafognatite destro 268 ($\frac{M}{S} = 1 : 1,49$).

Alle ore 15,51 il primo faceva 331 movimenti ed il secondo 218. $\frac{M}{S} = 1 : 1,51$. Dunque, dopo lo stimolo meccanico dei massillipedi, diminuisce non solo il numero dei movimenti di questi, ma anche quelli dello scafognatite: indubbiamente quindi corre uno strettissimo rapporto funzionale tra queste due parti dell'apparecchio respiratorio.

5. Ore 15,55 — uno stimolo meccanico portato sopra le branchie a destra riesce senza effetto alcuno sopra il tracciato della appendice flabelliforme e si sospende l'esperienza, perchè il *Maja* non risponde più molto bene agli stimoli.

14./6. 1908. — Tracciato No. 3.

Maja verrucosa No. 1. Dimensioni cm 4,5 × 6. Temperatura dell'acqua di mare 21,2° C.

1. Ore 9,55. — Si stimolano meccanicamente i massillipedi per lo spazio di 10". La curva respiratoria dell'appendice flabelliforme (altezza media mm 5, R. 28 al 1'), appena iniziato lo stimolo, si va elevando (altezza mm 8—10 R. 39 al 1') e si mantiene a questa altezza per tutta la durata dell'osservazione. Lo scafognatite di destra si muove, prima della stimolazione 203 volte al 1' $\frac{S}{F} = 7,25$, durante la stimolazione 191 e dopo la stimolazione 218 volte al 1'; $\frac{S}{F} = 5,33$, sempre in senso postero-anteriore (per allontanare lo stimolo con una maggiore corrente di acqua). Dunque lo stimolo dei massillipedi ha per effetto non solo di far aumentare il numero delle escursioni respiratorie dell'appendice flabelliforme, ma anche di farle aumentare in altezza.

Contemporaneamente i movimenti dello scafognatite diminuiscono durante la stimolazione dei massillipedi, per aumentare dopo che questa è stata fatta.

2—5. Ore 10,10—10,13—10,15—10,24 — uno stimolo meccanico della durata di 7" portato successivamente sui massillipedi e sullo

scafognatite destro, sulle branchie e sui massillipedi ha avuto per effetto di far aumentare lievemente in altezza le escursioni respiratorie della appendice flabelliforme, però solo in via transitoria, perchè, dopo 15"—20" il tracciato ritorna assolutamente normale, come era prima della stimolazione. In genere c'è un aumento anche nel numero dei movimenti sia degli esopoditi dei massillipedi (da 300 a 384) come dello scafognatite (da 225 a 257), dopo eseguiti questi stimoli meccanici nelle varie parti dell'apparecchio respiratorio.

$$\left(\frac{M}{S} = 1:1,33-1:1,49\right).$$

Alle ore 10,40 resta sospeso per circa 1' il movimento dei massillipedi da ambedue i lati e seguita a muoversi solamente lo scafognatite.

6—8. Ore 10,42 — ore 10,44 $\frac{1}{2}$ — ore 10,48. — Si stimolano successivamente, ogni volta per 5", i massillipedi, lo scafognatite destro e le branchie. Dopo la stimolazione, la curva respiratoria della appendice flabelliforme si è elevata di molto al disopra del normale, però dopo 20" il tracciato era tornato normale di nuovo.

I movimenti dei massillipedi hanno variato tra 343—385 al 1': in genere sono aumentati, quando si portava uno stimolo meccanico sopra una parte qualunque dell'apparecchio respiratorio.

Contemporaneamente, per la stessa ragione, lo scafognatite (di destra) ha fatto 204—228 movimenti al 1' $\left(\frac{M}{S} = 1:1,68 - 1:1,64\right)$.

9. Ore 10,49. — Come appare bene dal tracciato che riporto, quando il *Maja* compie dei movimenti continui con gli arti, aumenta non solo il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme, ma anche la loro altezza (Fig. 90).

Aumentano contemporaneamente anche i movimenti sia dei massillipedi come anche dello scafognatite. Ciò è indubbiamente una conseguenza dell'aumentato lavoro da parte del *Maja*.

10. Ore 10,54. — La curva respiratoria della appendice flabelliforme [R. 39 al 1' (altezza delle singole curve mm 3)] era costantemente a 20 mm al disopra della ascissa. Stimolati meccanicamente i massillipedi (R. 48 al 1'), per 5" la curva si è elevata ancora di più al disopra dell'ascissa (le singole curve hanno conservato la stessa altezza costantemente: R. 36 al 1'). Dunque il numero delle escursioni respiratorie del flagellum, dopo lo stimolo dei massillipedi,

sarebbe diminuita. Lo scafognatite destro ha fatto in media 396 movimenti al 1'.

11. Ore 11,10. — Si prende successivamente per 20" il tracciato normale della appendice flabelliforme. Ebbene, come appare bene da qualcuno dei gruppi di curve, che io riporto (Fig. 91), si è avuto costantemente dall'inizio alla fine della osservazione un respirazione periodica. Le curve andavano man mano aumentando in altezza e successivamente andavano gradatamente decrescendo. Anche in questo tracciato ho potuto constatare, che quando il *Maja* si muove, anche il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme aumenta, così anche la loro altezza.

14./6. 1908. — Tracciato No. 4.

Maja verrucosa No. 2. Dimensioni cm $4,5 \times 6$. Temperatura dell'acqua $21,2^{\circ}$ C.

1. Ore 14,5. — Lo scafognatite destro fa 332—386 movimenti al 1'. In questo punto ho potuto osservare, quale grande influenza abbiano i movimenti molto energici spontanei compiuti dal *Maja* sopra la curva respiratoria della appendice flabelliforme.

Questa, appena il *Maja* ha incominciato a muoversi, ha dato delle curve, che non solamente si innalzano quasi del doppio, ma contemporaneamente anche di qualche mm al disopra dell'ascissa.

Appena il *Maja* ha cessato di muoversi, il tracciato è ritornato al normale (altezza mm 3 R. 25 al 1').

Dopo questi grandi movimenti compiuti dal *Maja* lo scafognatite destro fa movimenti 250—180 al 1'.

2. Ore 14,7. — In questo momento si ha una respirazione a tipo periodico da parte della appendice flabelliforme. Le curve ritmicamente si elevano, per poi andare completamente scendendo a scala.

Contemporaneamente lo scafognatite destro compie 174—208—240—248 movimenti al 1'. Non mi sembra però che questi siano in relazione con la maggiore o minore attività mostrata dalla appendice flabelliforme branchiale del *Maja*.

3—4. Ore 14,11 — ore 14,13 $\frac{1}{2}$. — Si stimolano meccanicamente per 5" prima i massillipedi e poi lo scafognatite di destra, ambedue le volte l'appendice flabelliforme ha dato un tracciato a tipo periodico, come quello sopra descritto.

5—8. Ore 14,16—14,45.

In questo frattempo ho potuto osservare, prendendo successiva-

mente 4 volte il tracciato della appendice flabelliforme, dei tipi molto belli di respirazione periodica da parte di questa. Ritmicamente si notano delle elevazioni nelle curve respiratorie, che poi vanno diminuendo gradatamente di altezza e ciò quasi sempre a periodi più o meno fissi: 5: (Fig. 92), 7: (Fig. 93).

Lo scafognatite di destra contemporaneamente faceva 195—242 movimenti al 1'.

9. Ore 15,10. — Le escursioni respiratorie della appendice flabelliforme branchiale vanno continuamente affievolendosi, sinchè diventano nulle, come dimostra bene il tracciato che riporto (Fig. 94). Il numero dei movimenti dello scafognatite di destra contemporaneamente è ridotto a 156 in media al 1'.

14./6. 1908. — Tracciato No. 4.

Maja verrucosa No. 3. Temperatura dell'acqua di mare 21,2° C.

Nel decorso di questa esperienza ho voluto vedere le variazioni che subivano i movimenti dello scafognatite di destra andando a stimolare le varie parti dell'apparecchio respiratorio del *Maja*. I numeri, che io riporto in seguito, ci stanno ad indicare tali movimenti per ogni 1' (allo stato normale, all'inizio, erano 91).

1. Ore 16,48 — stimolo meccanico dei massillipedi per 5" : 96.

2. Ore 16,50 — stimolo meccanico delle branchie per 8" : 83.

3. Ore 16,52 — normale: 85: si muove alternativamente nei due sensi.

4. Ore 16,55 — stimolo meccanico dei massillipedi per 7" : 73.

5. Ore 16,56 — stimolo meccanico delle branchie per 8" : 74.

6. Ore 16,57 — stimolo meccanico delle branchie per 5" : 90.

7. Ore 16,58 — stimolo meccanico degli occhi per 5" : 74.

8. Ore 16,59 — stimolo meccanico dei massillipedi per 8" : 90.

9. Ore 17,5. — Lo scafognatite si muove continuamente a bilanciere nei due sensi antero-posteriore e postero-anteriore e compie successivamente senza che intervenga stimolo alcuno, per ogni 1': 63—57—52—53—56 movimenti.

Normalmente si muove sempre da dietro verso l'avanti. Da questa esperienza si conclude che i movimenti dello scafognatite sono molto maggiori, quando si stimolano i massillipedi, di quando si stimolano le branchie. Come appare poi dal tracciato, questi movimenti non sono sempre continui, ma spesse volte intermittenti.

15./6. 1908. — Tracciato No. 4.

Maja verrucosa No. 4. Temperatura dell'acqua di mare 21,3° C.

Durante il decorso di questa esperienza ho segnato il numero dei movimenti delle seguenti parti dello apparecchio respiratorio:

No. ore	(Movimenti per ogni 1')		Appendice flabelliforme	Rapporto fra i movimenti dell'esopodite del I massillipede e quelli del flagellum M : F		Rapporto fra i movimenti dello scafognatite e quelli del flagellum S : F	Rapporto fra i movimenti dell'esopodite del I massillipede e quelli dello scafognatite M : S	Osservazioni
	Esopodite del I massillipede destro	Scafognatite destro						
A	10,15	200	24	1:8,33	1:6,41	1:1,29		Alle ore 10,19 si stimolano meccanicamente i massillipedi per 5". Lo scafognatite sospende di minuti per tutto la durata dello stimolo. Lo stesso avviene ripetendo lo stesso stimolo alle ore 10,22. I movimenti dello scafognatite sono poi diminuiti.
B	10,20	—	—	—	—	—	—	
C	10,22	—	28	—	1:5,85	—	—	
D	10,30	295	—	—	—	—	—	
E	10,33	—	34	—	1:6,11	—	—	
F	10,41	—	25	—	1:7,44	—	—	
G	10,44	—	35	—	1:5,88-1:5,20	—	—	
H	10,47	—	21	—	1:8,66-1:9,80	—	—	
I	10,50	327	28	1:11,67	1:7,92	1:1,47	—	
K	10,52	—	24	—	1:7,91	—	—	
L	10,55	182	33-30	1:5,51 1:6,06 (1:3,21-1:3,53) (1:3,09-1:3,40)	1:1,71-1:1,78-1:1,00	—	—	
M	11,3	—	31	—	(1:5,43-1:6,0)	—	—	
N	11,8	—	30	—	1:6,96	—	—	
O	11,12	—	30	—	1:6,86	—	—	
				(Media) 1:7,89	1:6,53	1:1,45		

Sono state stimolate meccanicamente le branchie. - Lo scafognatite ha rallentato i movimenti, così anche il flagellum. Lo scafognatite ha aumentato i movimenti dopo lo stimolo.

Mentre alla fine il *Mcgia* muoveva le zampe, lo scafognatite faceva 208 movimenti e la appendice flabelliforme 29.

Da queste esperienze si conclude come, mentre le escursioni respiratorie della appendice flabelliforme rimangono pressochè costanti, i movimenti invece, sia dei massillipedi come degli scafognatiti, sono soggetti a molte variazioni in più od in meno, anche senza causa eccitante almeno apparente, perchè, mentre si facevano queste osservazioni normali, non era intervenuto stimolo alcuno.

In genere si può dire, che quando aumentano le escursioni respiratorie della appendice flabelliforme, contemporaneamente aumentano anche i movimenti, sia degli scafognatiti come dei massillipedi, avviene il contrario, quando diminuiscono le escursioni delle appendici flabelliformi.

E ciò si comprende bene, pensando agli strettissimi rapporti che corrono fra le varie parti dell'apparecchio respiratorio.

Il numero dei movimenti degli esopoditi dei massillipedi è stato costantemente superiore a quello degli scafognatiti. La maggiore o minore intensità, con la quale si sono mossi questi apparecchi, dipende sicuramente dall'andamento ritmico periodico che ha la respirazione nei crostacei.

Naturalmente queste differenze si vedono specialmente nei massillipedi e negli scafognatiti che sono elementi molto più attivi e più importanti per la respirazione rispetto alla appendice flabelliforme branchiale, la quale ha un ufficio molto grande ed importante, ma di ordine secondario rispetto ai primi apparecchi.

15./6. 1908. — Tracciato No. 5.

Maja verrucosa No. 5. Dimensioni cm 6×9 . Temperatura dell'acqua di mare $21,3^{\circ}$ C.

Ho eseguito molte eccitazioni meccaniche sopra le varie parti dell'apparecchio respiratorio di questo *Maja* per la durata di circa 2 ore. Da parte della appendice flabelliforme sono state ottenute, specialmente nei primi minuti, delle curve respiratorie che sono a tipo perfettamente periodico. Si alternano fra di loro, per periodi di tempo più o meno lunghi, gruppi di curve che si elevano al disopra della ascissa.

Riporto solamente una di queste osservazioni per non incorrere ripetizioni inutili.

5. Ore 14,54 — si stimola lo scafognatite destro per lo spazio di 8". Durante tutto il periodo della stimolazione, le curve sono rimaste sull'ascissa. Poi per la durata di circa 5' si susseguono 5 periodi, quasi a distanza uguale fra di loro, nei quali le curve si elevano a mm 15—20 al disopra dell'ascissa (altezza delle singole

curve mm 15—25). A questi si alternano periodicamente altri periodi, nei quali le escursioni respiratorie dell'appendice flabelliforme rimangono sull'ascissa (altezza delle singole curve mm 5—20).

Indubbiamente qui si tratta di un vero e proprio periodismo respiratorio da parte della appendice flabelliforme (Fig. 95).

Il numero delle escursioni della appendice flabelliforme, quando le curve sono sulla ascissa, è di 32, e, quando le curve si trovano elevate al disopra di questa, è di 30.

Lo scafognatite di destra ha fatto contemporaneamente il seguente numero di movimenti per ogni 1': immediatamente prima dello stimolo 170 ($\frac{S}{F} = 1 : 5,48$), subito dopo lo stimolo 221 ($\frac{S}{F} = 1 : 7,12$).

8. Ore 15,15 — si stimolano meccanicamente per lo spazio di 8" i massillipedi.

14. Ore 15,59 $\frac{1}{2}$. — Si stimola meccanicamente per lo spazio di 14" lo scafognatite di destra.

Ambedue le volte si è ottenuta una risposta a questo stimolo, da parte della appendice flabelliforme, quasi perfettamente uguale; difatti queste due curve respiratorie, come appare chiaramente dai tracciati, si somigliano perfettamente fra di loro. Alla fine quasi dello stimolo la prima volta, e alla metà la seconda volta, si è avuto un gruppo di curve respiratorie, che sono state molto alte (alcune si sono elevate fino a 40 mm).

Lo scafognatite di destra ha compiuto contemporaneamente 193 movimenti al 1', durante la stimolazione nella osservazione 8. Nella osservazione 14: immediatamente prima dello stimolo 180, durante lo stimolo 136, immediatamente dopo lo stimolo 112, 80" dopo lo stimolo 216. Dunque durante la stimolazione dello scafognatite i movimenti di questo diminuiscono per poi aumentare di nuovo. — — —

Viene ora un altro gruppo di curve ottenute sempre da parte dell'appendice flabelliforme, nelle quali osservazioni il tipo periodico è ancora molto più manifesto. Difatti, fra un gruppo e l'altro di curve, che si sono elevate di molto, pur rimanendo sempre con la loro base sull'ascissa, quasi sempre c'è una pausa respiratoria completa, o almeno le singole escursioni respiratorie della appendice flabelliforme non sono molto valide.

Ciò si vede manifestamente dunque nelle seguenti osservazioni:

11. Ore 15,28 (Fig. 96). 12. Ore 15,33 (Fig. 96). 15. Ore 16,7. — Si stimolano tutte tre le volte rispettivamente per 19", 9", 19" i massillipedi. Ebbene, costantemente, gruppi di curve più alte si sono periodicamente elevate al disopra dell'ascissa. È veramente caratteristico il tracciato ottenuto in queste tre osservazioni. Lo scafognatite di destra si muoveva, nella osservazione 12, immediatamente prima dello stimolo, 216 volte al 1', durante lo stimolo 186 volte al 1'. Nella osservazione 15, immediatamente prima dello stimolo 192 volte al 1', durante lo stimolo 157, immediatamente dopo 164.

Dunque, anche in queste osservazioni, i movimenti degli scafognatiti, anche stimolando i massillipedi, diminuiscono durante e immediatamente dopo la stimolazione.

Quasi alla fine della esperienza sono stati ottenuti ancora dei tracciati caratteristici da parte dell'appendice flabelliforme, senza fare stimolo alcuno sul *Maja*.

19. Ore 16,35. — Il tipo delle curve è nettamente bigemino, quasi per tutta la durata dell'osservazione, come appare bene dal tracciato.

20. Ore 16,37. — Si hanno delle curve a tipo periodico, che si elevano rapidamente e quasi verticalmente al disopra dell'ascissa e poi vanno ridiscendendo a scala in un tempo più o meno breve (Fig. 96). (Nella Fig. 96 ho riportato solo una parte del tracciato delle osservazioni 11, 12, 20: i fatti, che ho descritto, appaiono molto manifesti.)

Si tratta naturalmente di curve ottenute dalla appendice flabelliforme del *Maja*, quando aveva subito già molte eccitazioni durante due ore, quindi di un animale già molto affaticato: però questo periodismo come sopra ho accennato, si è osservato anche all'inizio della osservazione.

18./6. 1908. — Tracciato No. 7.

Maja verrucosa No. 8. Dimensioni cm $6 \times 7,5$. Temperatura dell'acqua di mare 23° C.

Le curve fornite dalla appendice flabelliforme, durante tutta l'osservazione, sono state quasi sempre tutte dello stesso tipo, almeno per la prima metà di questa esperienza, ossia per circa un'ora. Basta quindi riportarne una, perchè si abbia un concetto esatto sull'andamento di questa.

B. Ore 9,44. — Si hanno dapprima due curve da parte della appendice flabelliforme branchiale dell'altezza rispettiva di mm 8 e 11, situate fra di loro alla distanza di tempo di circa 25"; dopo

una pausa di circa 45" il *Maja* compie dei movimenti molto forti. Allora le curve respiratorie, pur conservando sempre lo stesso tipo, si elevano anche al disopra dell'ascissa e se ne ha un gruppo che dura circa un 1'. Il *Maja* ha fatto dei movimenti molto forti per circa 30", sicchè il tracciato è rimasto modificato, sia prima come anche dopo che l'animale ha eseguito questi movimenti. Finito questo gruppo di curve, si è avuta una lunga pausa di circa 70", dopo di che sono state ottenute altre due curve.

Lo scafognatite di destra ha dato prima di questa osservazione 163 movimenti al 1' e, dopo finiti i vari periodi respiratori, 242, sempre nel senso postero-anteriore.

F, G—H. Ore 10,5, ore 10,13, ore 10,17. — Nello spazio di tempo fra le 10,8 e le 10,15, mentre il *Maja* faceva dei fortissimi movimenti, l'appendice flabelliforme branchiale ha dato tre caratteristici gruppi di escursioni respiratorie (altezza delle singole curve mm 1—2) che si sono elevati di quasi mm 15—20 al disopra dell'ascissa. Il primo e l'ultimo gruppo hanno durato circa 40" e quello mediano circa 10". Fra l'uno e l'altro gruppo le escursioni respiratorie erano quasi nulle. Alla fine, dopo circa 3', le curve respiratorie si sono elevate di nuovo lievemente al disopra della ascissa (mm 2 al massimo, altezza di ogni singola curva mm 1) poi sono andate divenendo quasi nulle, ritornando sull'ascissa. Riproduco la prima metà circa della osservazione H: (Fig. 97).

N. Ore 10,37 $\frac{1}{2}$. — Mentre il *Maja* si va continuamente muovendo, l'appendice flabelliforme, che era prima completamente ferma, fornisce delle curve, molto lontane l'una dall'altra, dell'altezza di mm 5—15 (fra l'una e l'altra non si osserva alcuna escursione respiratoria). Il caratteristico di queste curve si è che salgono quasi verticalmente e vanno poi discendendo molto lentamente sull'ascissa, in maniera che sono relativamente di lunga durata.

P. Ore 10,47. — Mentre il *Maja* si andava muovendo energicamente, si è avuto di nuovo un tracciato da parte della appendice flabelliforme. Si tratta di 8 curve compiute nello spazio di circa 1', dello stesso tipo di quello ora descritto e che sono andate man mano elevandosi in altezza (da mm 2 a mm 9).

R. Ore 10,57. — Appena il *Maja* ha cominciato a muoversi e per tutta la durata di questi movimenti (circa 25") ha dato delle curve della altezza di mm 0,5 e che si sono succedute continuamente nel numero di 15, rimanendo sempre sull'ascissa, o discostandosene nemmeno di mm 0,5.

Dunque indubbiamente i movimenti compiuti dal *Maja* hanno una grande influenza sopra la respirazione in genere e specialmente sulle curve respiratorie della appendice flabelliforme.

22./6. 1908 — Tracciato No. 11.

Maja verrucosa No. 13. Dimensioni cm 7×10 . Temperatura dell'acqua di mare 23° C.

Ore 10,10. — Le escursioni respiratorie dell'appendice flabelliforme branchiale sono 31 al 1' e lo scafognatite si muove continuamente nel senso postero-anteriore 208 volte al 1' ($\frac{S}{F} = 1:5,70$).

Con qualunque stimolo meccanico, portato sopra le varie parti dell'apparecchio respiratorio, la curva respiratoria della appendice flabelliforme si eleva di molto al disopra dell'ascissa (anche di mm 40), qui si hanno sempre delle curve respiratorie di un'altezza variabile fra 5—8 mm. Dopo un certo tempo poi la curva ritorna di nuovo alla ascissa.

Il numero delle escursioni respiratorie della appendice flabelliforme, quando sono molto elevate al disopra dell'ascissa, è in media di 36' al 1' e contemporaneamente lo scafognatite destro compie continuamente nel senso postero-anteriore 187 movimenti al 1'

($\frac{S}{F} = 1:5,19$).

Non esisterebbe insomma una grande differenza fra il periodo normale e quello di grande attività.

Riporto a titolo di esempio di quelle curve, che ho sommariamente sopra descritto, due osservazioni, da me fatte nel decorso di questa esperienza.

5. Ore 10,26. — Si stimolano meccanicamente i massillipi per 5". Le singole curve respiratorie, che erano di una altezza di mm 0,5, si sono quasi verticalmente elevate ad una altezza di mm 25 al disopra dell'ascissa. Sono rimaste sempre a questo punto per circa 36", aumentando contemporaneamente in altezza (mm 4—5). Dopo questo tempo la curva respiratoria, compiendo sempre dei piccoli atti respiratori (altezza mm 0,5—1), è andata ritornando alla ascissa, che ha toccato dopo circa 80".

6. Ore 10,28 — si stimola meccanicamente lo scafognatite destro per lo spazio di 8". Appena finita la stimolazione, la curva respiratoria della appendice flabelliforme si è elevata quasi verticalmente di mm 23 al disopra della ascissa. A questa altezza è rimasta (essendo le singole curve alte mm 5—6) per circa 10", poi è ritornata

di nuovo a discendere (altezza delle curve in questo stato mm 0,5) per mantenersi a mm 10 al disopra dell' ascissa. A questo punto è risalita di nuovo a mm 25 al disopra della ascissa ed a quest' altezza (ogni singola curva è alta mm 5—6) è rimasta per tutta la durata dell' osservazione (circa 40").

Durante il decorso di questa esperienza ho messo dei liquidi estranei ma inerti (olio di vaselina) a contatto delle varie parti dell' apparecchio respiratorio. Vediamo, quale è stata l'influenza spiegata sull' attività respiratoria della appendice flabelliforme branchiale.

Come esempio del differente modo di reagire del flagellum ai vari stimoli portati sul *Maja*, valga questa figura che io riproduco (Fig. 98).

Nel numero 1 (ore 10,13) ho oscurato il bacino (stimolo visivo) dove era il *Maja* per 11", nel numero 2 (ore 10,15) ho stimolato meccanicamente i massillipedi per 10" e nel numero 3 (ore 10,20) ho stimolato meccanicamente lo scafognatite di destra per 6". Lo stimolo visivo (1) ha fatto immediatamente abbassare sulla ascissa la curva respiratoria del flagellum. Lo stimolo meccanico dei massillipedi (2) ha avuto un leggero effetto dinamogeno, le singole respirazioni del flagellum si vanno elevando leggermente sull' ascissa. Finalmente lo stimolo meccanico dello scafognatite (3) ha avuto sopra le curve del flagellum, come azione postuma, un effetto espiratorio (Fig. 98).

7. Ore 10,38. — Per lo spazio di 7" si immettono al disopra dei massillipedi 10 cc di olio di vaselina. Le curve respiratorie della appendice flabelliforme rimangono inalterate all' altezza di mm 0,5—1 e sempre costantemente sulla ascissa. Però, dopo circa 20", queste curve, pur conservandosi sempre della stessa altezza, si elevano per circa 15" a mm 3 al disopra della ascissa e poi ritornano allo stato normale (Fig. 99).

8. Ore 10,40. — Da parte della appendice flabelliforme branchiale si hanno delle curve respiratorie che raggiungono costantemente un' altezza di mm 0,5. Per lo spazio di 8" si versano, goccia a goccia quasi, nello scafognatite destro, 10 cc di olio di vaselina. Quasi alla fine, che era finito questo versamento, la curva respiratoria si eleva sino a mm 26 quasi verticalmente. Toccato questo limite, va poi discendendo lentamente per conservarsi però (altezza delle singole curve mm 0,5—1) all' altezza di mm 10 per tutta la durata dell' osservazione (Fig. 100).

Quasi immediatamente dopo che era finita l'immissione dell'olio di vaselina sullo scafognatite di destra, questo compieva 135 movimenti al 1', un po' meno quindi che allo stato normale. Da queste due ultime osservazioni si conclude che, mettendo a contatto delle varie parti dell'apparecchio respiratorio una sostanza inerte, questa ha influenza sopra le curve respiratorie della appendice flabelliforme facendole elevare di molto, e mettendo questa contemporaneamente in uno stato espiratorio.

22./6. 1908. — Tracciato No. 11.

Maja verrucosa ♂ No. 14. Dimensioni cm 6 × 9. Temperatura dell'acqua di mare 23° C.

Anche in questa esperienza, stimolando meccanicamente una parte qualunque dell'apparecchio respiratorio, si è avuta sempre da parte della appendice flabelliforme branchiale una netta curva espiratoria, così anche quando il *Maja* cominciava a fare dei movimenti molto forti. Come appare dal tracciato che riproduco (Fig. 101), al principio della osservazione si è avuto un tipo di respiro periodico, senza che fosse intervenuto stimolo alcuno. Piccole curve respiratorie del flagellum si alternano con una certa regolarità con gruppi di curve espiratorie.

Riporto solamente qualcuna di queste osservazioni e non tutte per non incorrere in inutili ripetizioni.

3. Ore 13,57. — Il tracciato della appendice flabelliforme branchiale si inizia con delle curve molto piccole (altezza mm 0,5—1), si ha poi una curva che si eleva di 13 mm al disopra dell'ascissa e poi una serie di curve abbastanza omogenee (altezza mm 2—5 R. 27 al 1'). Per circa 10" non si ha più curva alcuna. Poi, appena il *Maja* comincia a fare dei movimenti molto forti, la curva si eleva a mm 20 al disopra dell'ascissa (altezza delle singole curve in media mm 5—R. 30 al 1'), rimane per circa 30" a questa altezza e poi, appena il *Maja* va diminuendo la sua attività, in 25" ritorna all'ascissa.

Lo scafognatite destro, sia quando la appendice flabelliforme faceva delle curve respiratorie, elevate di molto sull'ascissa, oppure che rimanevano su questa, compieva sempre 164' movimenti al 1' sempre nel senso postero-anteriore ($\frac{S}{F} = 1 : 6,07 - 1 : 5,46$). Una caratteristica di questa esperienza è stata che, sia all'inizio (ore 13,45) come anche alla fine dell'esperienza (ore 14,45) senza che

intervenisse stimolo alcuno sul *Maja*, si sono avuti dei veri e propri periodi respiratori da parte della appendice flabelliforme branchiale.

All' inizio questi periodi respiratori erano dati da curve, che si sono elevate anche a mm 20 al disopra dell' ascissa ed alla fine si avevano gruppi di curve che si elevavano solo di 5—7 mm al disopra di questa.

Dunque sembra che questo periodismo respiratorio sia una caratteristica della respirazione di questi animali: almeno ciò si avvera per alcune parti del loro apparecchio respiratorio.

10. Ore 14,9¹/₄ — appena si lascia il *Maja* senza acqua, cessano quasi completamente le escursioni respiratorie della appendice flabelliforme branchiale.

11. Ore 14,11 — facendo ritornare l'acqua a contatto delle branchie del *Maja*, si hanno di nuovo delle curve respiratorie da parte della appendice flabelliforme che si elevano sino anche a mm 9 al disopra dell' ascissa. Però, dopo 15" di questo tracciato abbastanza regolare, le singole curve vanno molto diminuendo sino a ridursi ad un' altezza di mm 0,5.

22./6. 1908. Tracciato No. 11.

Maja verrucosa No. 15. Dimensioni cm 4,5 × 6—5. Temperatura dell' acqua di mare 23° C.

7. Ore 15,53 — il *Maja* è completamente senz' acqua. Ebbene, l'appendice flabelliforme branchiale compie subito una curva espiratoria, che si eleva al disopra della ascissa a mm 20, poi va man mano diminuendo; si conserva però sempre a mm 5 al disopra di questa, quando, dopo circa 2', si fa ritornare di nuovo l'acqua a contatto dell' animale, in modo che possa respirare di nuovo normalmente.

8. Ore 15,55. — Dopo che l'acqua era ritornata a contatto delle branchie del *Maja*, che ne era rimasto senza per circa 2', si sono avuti dei bellissimi periodi respiratori. — Ossia sono state ottenute delle curve che si sono elevate anche a 40 mm al disopra della ascissa e sono andate poi man mano degradando su questa avendo una durata complessiva di 1'—2'—3'.

Questo fenomeno è abbastanza manifesto nell' osservazione 8 (altezza delle curve respiratorie: media mm 20: durata di ogni curva espiratoria 90"—2'; altezza delle curve respiratorie, quando sono al massimo dell' ascissa mm 3—4: altezza delle curve respiratorie nella discesa mm 0,5—1).

È dunque un vero e proprio periodismo, che si avvera, quando

uno stimolo qualunque meccanico o chimico (mancanza di acqua e quindi di O_2 combinato) venga ad influenzare il *Maja* per un tempo più o meno lungo.

I movimenti dello scafognatite destro all' inizio erano in media 153 al 1' e, mentre la appendice flabelliforme branchiale stava compiendo questi caratteristici periodi, erano in media 141 al 1': dunque sono lievemente diminuiti di numero.

Tracciato No. 13.

Maja verrucosa No. 18. Dimensioni cm 6×8 . Temperatura dell'acqua di mare 23° C.

Al principio di questa osservazione l'appendice flabelliforme branchiale ha fornito delle curve molto interessanti, perchè si sono avuti dei punti, dove queste sono andate salendo in altezza molto caratteristicamente l'una appresso all'altra. Nel tracciato che io riporto, e che è della durata circa di 2', si vede molto manifestamente il fatto, al quale io qui sopra ho brevemente accennato (Fig. 102).

Lungo il decorso di questa esperienza poi ho fatto stimoli meccanici sulle varie parti del corpo. — Il *Maja* ha risposto spesso a questi stimoli, sia con atti espiratori da parte della sua appendice flabelliforme, come anche con gruppi di curve respiratorie, che molto brevemente riassumo.

1. Ore 10,24. — Si stimolano meccanicamente le branchie per lo spazio di $10''$. — Alla fine della stimolazione si ha una curva espiratoria da parte della appendice flabelliforme, che si eleva rapidamente sino a 55 mm. — Rimane quasi sempre a questa altezza, dando singole curve respiratorie (altezza media mm 5—10) per circa 2', poi ridiscende sull'ascissa. — Qui abbiamo delle curve molto regolari, che si elevano in altezza fra 15—20 mm (R. 28 al 1'). I movimenti dello scafognatite destro erano 174 al 1' durante la escursione espiratoria e 181 mentre compieva il tracciato regolare, del quale sopra abbiamo parlato ($\frac{S}{F} = 1:6,21 - 1:6,46$).

3. Ore 10,33. — Dopo aver stimolato lo scafognatite di destra, per lo spazio di $10''$ con una bacchetta di vetro, si è avuto un tracciato analogo a quello ora descritto. — In questa osservazione la curva espiratoria però è durata molto più a lungo (circa per 8', almeno per tutto il tempo che è stata seguita l'osservazione). Quasi alla metà della curva espiratoria, le curve, come appare bene dal

tracciato, sono ritornate sull'ascissa, si è avuta insomma una forma periodica, anche durante il periodo espiratorio (Fig. 103).

2. Ore 10,30. — Si stimolano meccanicamente per 10" i massillipedi. Appena finito lo stimolo, si hanno delle curve respiratorie da parte dell'appendice flabelliforme branchiale, che non si succedono con molta regolarità e che variano fra una altezza di mm 5—22.

4. Ore 10,55. — Si stimolano meccanicamente le branchie per 7". Appena finito lo stimolo, si hanno delle curve respiratorie per la durata di circa 15", relativamente basse, ma, dopo questo breve periodo di tempo, si innalzano sino a 55 mm e vanno mano mano scendendo a mm 1—2 dopo circa 3' (R. 39 al 1') [scafognatite destro: 165 al 1'] ($\frac{S}{F} = 1:4,23$).

5. Ore 10,58. — Si stimolano meccanicamente, per lo spazio di 16", i massillipedi. — Durante tutto lo stimolo l'appendice flabelliforme branchiale non ha dato alcuna curva respiratoria. — Finito lo stimolo, le singole curve respiratorie si sono andate subito elevando sino a mm 45. — Poi, dopo 20" che hanno raggiunto questo massimo, le curve sono andate diminuendo, mantenendosi per circa 2' all'altezza di mm 15, poi sono andate ancora più diminuendo [(R. 34 al 1') (scafognatite destro 249 al 1' in media per tutta la durata dell'esperienza ($\frac{S}{F} = 1:7,32$))] (Fig. 104).

6. Ore 11,1. — Stimolando meccanicamente gli arti ed il dorso dell'animale non si ha risposta alcuna da parte della appendice flabelliforme, che rimane assolutamente immobile.

Solo dopo 2" (7 ore 11,3) si ha un piccolo gruppo di curve respiratorie della durata di 15" (altezza mm 2—15—2). — Dopo circa 30" si ha un tracciato di curve della durata di circa 2' e dell'altezza media di 15—20 mm. — Alla fine le curve hanno un'altezza di mm 2—1 (R. 33 al 1').

Fra le ore 11,5—11,9 l'appendice flabelliforme branchiale fa delle pause respiratorie di 2'—3'.

Poi comincia di nuovo a dare un tracciato di curve più o meno valido. — Anche in questo caso si tratta di un vero e proprio periodismo.

10. Ore 11,10. — Si copre il bacino oscurandolo per circa 15" (stimolo da oscuramento). Mentre il *Maja* dava un tracciato molto regolare (altezza delle curve mm 25—30 in media) (R. 35 al 1'). — Questo è andato subito man mano diminuendo fino a ridursi ogni

singola curva all'altezza di mm 1. — Infine la curva respiratoria si è elevata di mm 60 al disopra dell'ascissa, a questa altezza è rimasta per circa 40", poi è andata diminuendo a scala ed è ritornata sull'ascissa dando delle curve dell'altezza di mm 1—2.

Lo scafognatite alla fine faceva 148 movimenti al 1'. —

$$\left(\frac{S}{F}\right) = 1 : 4,22).$$

12. Ore 11,27. — Si stimolano meccanicamente per 10" le branchie di destra. — Durante tutto il periodo dello stimolo, non si è avuta risposta alcuna da parte della appendice flabelliforme.

Ma poi, passato lo stimolo, sono cominciati subito due gruppi di curve della durata ognuno di circa 2' con una pausa tra l'uno e l'altro di circa 35" (in questa pausa le curve hanno avuto una altezza massima di mm 1).

Le curve del periodo attivo respiratorio della appendice flabelliforme hanno avuto un'altezza media di mm 11—12, ma sono giunte anche a mm 32 (R. 33 al 1': scafognatite 143 al 1' — $\frac{S}{F} = 1 : 4,33$).

13. Ore 11,32 — stimolo meccanico per 10" dei massillipedi.

14. Ore 11,33 — stimolo meccanico per 10" delle branchie (Fig. 105).

15. Ore 11,34 — stimolo meccanico per 10" dello scafognatite destro.

19. Ore 11,43 — stimolo meccanico per 10" degli arti a sinistra.

In queste quattro esperienze del tutto uguali fra di loro, per quanto riguarda il tracciato fornito dal flagellum, come apparisce nettamente dal tracciato che riporto durante lo stimolo si è avuto un arresto respiratorio, però appena finito questo, si è ottenuto un gruppo di curve di breve durata (15"—20"), curve che sono andate lentamente aumentando (sino a mm 30 circa) e poi lentamente sono andate diminuendo.

È veramente interessante questa risposta omogenea da parte dell'appendice flabelliforme branchiale, dopo gli stimoli delle più svariate parti dell'apparecchio respiratorio.

24. (3—5) Ore 12,6. — Alla fine, in un tracciato normale, che ho voluto prendere, delle escursioni respiratorie dell'appendice flabelliforme del *Maja*, ho potuto notare nelle varie curve ottenute, tutte le forme del bigeminismo (sia nella linea di ascesa, sia al culmine della curva, come nella linea di discesa).

Questo bigeminismo è realmente un fenomeno molto interessante (Fig. 106) — —.

Io ritengo infine che il movimento dello scafognatite nei due sensi (dall'avanti all'indietro e dall'indietro all'avanti) sia eminentemente biologico perchè così, data la costituzione della appendice flabelliforme, l'organo branchiale viene ad essere sempre completamente bene ripulito e libero da agenti estranei.

Riassunto e Discussione dei Risultati ottenuti.

Occorre adesso riassumere i vari risultati ottenuti nelle nostre numerose esperienze per poterci fare un concetto sulla fisiologia dell'apparecchio respiratorio di *Maja* e dei crostacei in genere dello stesso ordine.

Sarà bene suddividere i risultati ottenuti per procedere con ordine e metterli in relazione con molte delle osservazioni da me fatte durante la minuta descrizione delle singole esperienze.

I. Sul significato fisiologico delle varie parti, che costituiscono l'apparecchio respiratorio di *Maja* e sui loro rapporti funzionali.

Nell'apparecchio respiratorio dei crostacei noi possiamo distinguere un sistema regolatore dell'acqua, che è costituito dagli scafognatiti e dai massillipedi e che regola appunto l'entrata e l'uscita dell'acqua nella camera branchiale, ed infine un sistema ripulitore, dato dal flagellum, e che ha una funzione esclusivamente ripulitrice della superficie delle branchie. È il sistema regolatore dell'acqua quindi, quello che subisce le più grandi variazioni e quello che deve rimanere influenzato anche dalle minime variazioni chimiche e fisiche dell'ambiente (temperatura, variazioni nel coefficiente osmotico, ecc.).

L'esopodite dei massillipedi e gli scafognatiti variano quasi di continuo il numero dei loro movimenti (i quali possono essere continui ovvero anche intermittenti), mentre il flagellum li mantiene pressochè costanti (anche in questo caso però i movimenti sono continui o intermittenti).

Ciò significa che una data parte dell'apparecchio respiratorio più è mobile e maggiormente risente degli stimoli e delle influenze esterne, anche che sfuggano al nostro controllo, mentre invece, meno è mobile e meno risente di queste variazioni nell'ambiente esterno.

Difatti le maggiori variazioni nel numero dei movimenti si hanno negli esopoditi dei massillipedi, che sono quelle parti degli organi respiratori che si muovono molto più velocemente di tutte le altre, poi lo scafognatite subisce delle variazioni in questi movimenti, ma molto di meno che nei massillipedi, perchè è meno veloce, le variazioni sono infine quasi nulle nei movimenti del flagellum, perchè questi sono relativamente molto pochi nell'unità di tempo.

Da ciò si può dedurre una regola generale: che cioè più un organo (o una sua parte) è veloce nei suoi movimenti e maggiormente risente le influenze esterne che fanno variare questa velocità.

Da quanto sopra è stato detto si deduce pure che biologicamente, nella funzione dell'apparecchio respiratorio, sono molto più importanti i massillipedi e gli scafognatiti rispetto al flagellum.

Indubbiamente però corre uno stretto rapporto funzionale fra queste tre parti dell'apparecchio respiratorio, perchè p. es. aumentando i movimenti il flagellum, anche i massillipedi e lo scafognatite compiono maggior numero di escursioni (Esp. IV).

Si deve però qui notare che i movimenti dei massillipedi sono assolutamente indipendenti da quelli dello scafognatite, spesso cessano gli uni o gli altri, mentre contemporaneamente l'altro organo rimane in continuo e ritmico movimento (Esp. I).

Così anche i movimenti del flagellum sono relativamente indipendenti da quelli dei massillipedi e degli scafognatiti.

L'antennula varia di continuo i suoi movimenti, anche non intervenendo stimolo alcuno sul *Maja*.

Io spiego la maggiore velocità dell'esopodite dei massillipedi rispetto a quella dello scafognatite, pensando che il foro della camera stomiale che è in diretto contatto coi massillipedi, è molto più piccolo di quello che fa capo allo scafognatite. Quindi, perchè sia uguagliato il lavoro nella espulsione dell'acqua dalla camera branchiale, l'esopodite del massillipede deve compiere un lavoro maggiore di quello compiuto dallo scafognatite.

Esiste quindi un compenso nella ripartizione del lavoro di queste due parti, che compongono l'apparecchio respiratorio dei crostacei.

II. Sulla funzionalità dei Massillipedi.

Una caratteristica dei movimenti dei massillipedi si è che per uno stimolo qualunque subiscono una variazione numerica in più o in meno, però rapidamente ritornano al normale. Da ciò si può

dedurre la regola generale, già sopra esposta, che cioè più un organo si muove, più facilmente risente le variazioni dell'ambiente esterno, più facilmente però ritorna allo stato normale (Esp. D. 5).

Il numero dei movimenti dei massillipedi può variare senza che si porti stimolo alcuno nel *Maja* (Esp. D. 6).

I movimenti dei massillipedi non sono continui, bensì intermittenti: questa intermittenza non è regolare (Esp. E).

Stimolando meccanicamente lo scafognatite, aumentano i movimenti degli esopoditi dei massillipedi (Esp. D. 7).

Uno stimolo meccanico delle branchie fa aumentare i movimenti degli esopoditi dei massillipedi (Esp. D. 1 — Esp. I. 2—5).

Uno stimolo meccanico dei massillipedi è capace di far rallentare i movimenti di questi (effetto inibitorio) (Esp. E).

III. Sulla funzionalità degli Scafognatiti.

Lo scafognatite può variare il numero delle escursioni respiratorie nei due sensi (antero-posteriore e viceversa), anche in un periodo di tempo molto breve, senza che avvenga stimolo alcuno, almeno apparente. [Esp. XX. — Esp. XI. — Esp. D. — Esp. XXI ore 10,25 T. 22, 5° R. 140—166 — ore 12,55 R. 140). — Esp. XXIV. — Esp. II. — Esp. VII (141—147—160)].

Qualche volte le escursioni respiratorie dello scafognatite sono a tipo bigemino (Esp. V).

Una caratteristica dei movimenti degli scafognatiti si è che, per uno stimolo qualunque, subiscono una variazione in più od in meno, però rapidamente ritornano al normale. Da ciò si può dedurre la regola generale su esposta, che cioè più un organo è mobile, più facilmente risente le influenze dell'ambiente esterno, più facilmente però ritorna allo stato normale (Esp. D. 5 — Esp. II).

Le escursioni respiratorie dello scafognatite, mentre il flagellum va compiendo una respirazione periodica, possono variare di numero: nelle pause respiratorie del flagellum sono 153 e, durante il periodo respiratorio, sono 141 (quindi in numero minore mentre il flagellum compie delle escursioni respiratorie) (Esp. XV. 8).

Le escursioni respiratorie dello scafognatite possono rimanere costanti, qualunque sia il numero di quelle che viene eseguito dal flagellum. (Il rapporto $\frac{S}{F}$ varia contemporaneamente fra 1:6,07 ed 1:5,46). (Esp. XIV).

Lo scafognatite compie maggior numero di escursioni respira-

torie, se contemporaneamente è maggiore il numero delle escursioni respiratorie del flagellum (Esp. XXVII. 3 — Esp. XXVIII. 6).

Il numero delle escursioni respiratorie dello scafognatite può aumentare, dopo che il flagellum ha eseguito un certo numero di gruppi respiratori (respirazione periodica) (Esp. VIII da 163 al 1' a 242 al 1').

Mentre il flagellum sta compiendo una respirazione periodica lo scafognatite si muove con un ritmo omogeneo e continuo (Esp. VIII. 4, 5, 6, 7).

Lo scafognatite fa 112—141—177—180—219 escursioni respiratorie, a seconda degli stimoli che si portano nelle varie parti del corpo, l'apparecchio respiratorio compreso. Quando si stimolano le varie parti di questo meccanicamente, il numero delle escursioni dello scafognatite è molto più grande (Esp. VII. A. — Esp. XXIV. 8—10 [branchie]).

Stimolando meccanicamente la superficie del corpo di *Maja* i movimenti dello scafognatite vanno diminuendo (Esp. XI).

Uno stimolo meccanico del carapace non ha influenza alcuna sopra il numero dei movimenti dello scafognatite (Esp. VII. 3)

Stimolando meccanicamente le varie parti che costituiscono il sistema respiratorio di *Maja*, così anche in altre regioni del corpo, in primo tempo si ha una diminuzione (inibizione) dei movimenti dello scafognatite, poi un aumento (dinamogenia) (Esp. XI. — Esp. XII).

Lo stimolo meccanico dello scafognatite può produrre un effetto inibitorio sul flagellum, arrestandone il movimento per un tempo più o meno lungo, poi le curve respiratorie del flagellum possono andarsi elevando (effetto dinamogeno) (Esp. VIII. 14, 16. — Esp. XXVII. 8. — Esp. XIX. 3).

Stimoli meccanici dello scafognatite, dopo aver fatto aumentare in numero ed in altezza le curve del flagellum, producono poi un tipo di respirazione periodica (Esp. XVI. 3. — Esp. II).

Stimoli meccanici dello scafognatite possono far aumentare in altezza le escursioni respiratorie del flagellum, successivamente queste poi vanno abbassandosi (Esp. XX. 7).

Talvolta lo stimolo meccanico dello scafognatite può produrre un effetto dinamogeno sul flagellum facendo aumentare non solo il numero ma anche l'ampiezza delle curve respiratorie di questo (Esp. VIII. 19, 23. — Esp. XXVI. 5. — Esp. XIX. 4, 19, 21 (a gruppi). — Esp. XXI. 8 [subito dopo lo stimolo], 7 [dopo un certo tempo dallo stimolo]. — Esp. XXII. 3).

Stimolando meccanicamente lo scafognatite aumentano i movimenti di questo nel senso postero-anteriore (Esp. D. 5).

Stimolando meccanicamente le mascelle ed i massillipedi, le escursioni respiratorie dello scafognatite possono essere in numero molto minore che allo stato normale (influenza inibitoria) (Esp. XXVIII. 8. — Esp. E).

Stimolando meccanicamente le mascelle ed i massillipedi, lo scafognatite esegue maggior numero di movimenti dall'indietro in avanti (Esp. XXV. 4 Esp. I. 1. — Esp. III) (molto di più di quando si stimolino le branchie).

Stimolando meccanicamente le mascelle ed i massillipedi, ovvero lo scafognatite, durante tutta la durata dello stimolo il numero delle escursioni respiratorie dello scafognatite diminuisce costantemente, poi va subito aumentando (Esp. V. 14).

Lo stimolo meccanico delle branchie fa aumentare il numero delle escursioni respiratorie dello scafognatite (Esp. XIX. 6) (sino a 120 al 1').

Stimolando meccanicamente le branchie, lo scafognatite esegue costantemente dei movimenti dall'avanti all'indietro e contemporaneamente compie maggior numero di escursioni (Esp. XXV. 3, 11. — Esp. XXVIII. 6—7) (231—232 al 1') — (Esp. III) (i movimenti dello scafognatite sono minori rispetto a quando si stimolano i massillipedi).

Uno stimolo meccanico delle branchie fa aumentare i movimenti degli scafognatiti (per liberare le branchie dallo stimolo), questi movimenti sono costantemente in senso antero-posteriore (Esp. D. 1. — Esp. I. 2—5).

Il rapporto $\frac{S}{F}$, prima di uno stimolo meccanico portato sulle mascelle e sui massillipedi è = 1:7,25, dopo fatto questo stimolo diminuisce, è = 1:5,33 (Esp. I. 1. — Esp. XIII. $\frac{S}{F}$ = 1:6,70 allo stato normale di riposo del *Maja*; dopo stimoli meccanici di varie parti del corpo $\frac{S}{F}$ = 1:5,19: quindi si ha una netta diminuzione).

Il quoziente $\frac{S}{F}$ varia a secondo degli stimoli meccanici portati nelle differenti regioni di *Maja*: sulle branchie ($\frac{S}{F}$ = 1:6,21; 1:4,23;

1:4,33), sulle mascelle e sui massillipedi ($\frac{S}{F} = 1:7,32$) dopo uno stimolo da oscuramento ($\frac{S}{F} = 1:4,22$) (Esp. X).

Il rapporto $\frac{S}{F}$ (movimenti dello scafognatite: movimenti del flagellum) allo stato normale, senza che intervenga stimolo alcuno su *Maja*, è in media di 1:8,17 (Esp. XXIII).

Il rapporto $\frac{S}{F}$, quando le escursioni respiratorie del flagellum stanno colla loro base sulla ascissa, è 1:6,50 (Esp. XXIV. 25° C); di 1:4,47—1:5,09—1:6,57 (Esp. XXIV. 23° C) (F = 42, S = 188, 214, 276).

Il rapporto $\frac{S}{F}$, quando le escursioni respiratorie del flagellum stanno elevate colla loro base al disopra dell'ascissa, è di 1:5,85 (Esp. XXIV. 25° C); di 1:4,27—1:4,86—1:6,27 (Esp. XXIV. 23° C); (F = 42—44, S = 188—214—276).

Il rapporto $\frac{S}{F}$, mentre il flagellum va compiendo una respirazione periodica (gruppi di curve), è di 1:8,07 (Esp. XXIII).

Il rapporto $\frac{S}{F}$, mentre il flagellum si trova in stato espiratorio, è di 1:7,40 (Esp. XXIII).

Dopo lo stimolo meccanico dello scafognatite il quoziente $\frac{S}{F}$ si eleva costantemente (Esp. XVI. 3) (da 1:6,04 ad 1:9,23). — Esp. V (da 1:5,48 ad 1:7,12).

Il quoziente $\frac{M}{S}$ (movimenti dei massillipedi: movimenti dello scafognatite) rimane quasi sempre costante ed uguale, sia prima, come anche dopo lo stimolo delle varie parti, che costituiscono l'apparecchio respiratorio (massillipedi, scafognatite, flagellum, branchie). Ciò bene si comprende, perchè dopo tali stimoli meccanici aumenta quasi sempre costantemente il numero dei movimenti di quelle parti dell'apparecchio respiratorio (massillipedi, scafognatiti) (Esp. I. 2—5).

Liquidi inerti (latte) portati sullo scafognatite fanno aumentare di molto i movimenti di questi (tanto che spesso non si riesce più a contarli), poi dopo brevissimo tempo (1') ritornano al numero normale (270—260) (Esp. XVI).

Immettendo una soluzione di cocaina sullo scafognatite, all'inizio le curve respiratorie del flagellum si vanno elevando, ma poi diminuiscono in altezza (Esp. XXVII).

Mettendo alcool a contatto di uno scafognatite le escursioni respiratorie del flagellum vanno elevandosi irregolarmente a gruppi, poi vanno decrescendo (Esp. XI).

Nello stato di asfissia di *Maja* i movimenti respiratori dello scafognatite si compiono di continuo a bilanciare (in senso postero-anteriore e viceversa, in senso antero-posteriore) (Esp. X.).

La temperatura spiega una influenza minima sopra le escursioni respiratorie dello scafognatite (Esp. XXII) (T. 22,5° R. — 200—263. — Media 231. — T. 26° R. 184—285. Media 234.)

IV. Sulla funzionalità del Flagellum.

Le escursioni respiratorie del flagellum possono presentare un ritmo regolare e la loro altezza può conservarsi omogenea, anche per un lungo periodo di tempo (Esp. XXVI. 1—2).

Le curve respiratorie del flagellum, sia nella ascesa come anche nella discesa, possono effettuarsi sotto forma di scala (Esp. XXV. 1)

Le escursioni respiratorie del flagellum possono avere una rapida ascesa, mentre la discesa avviene gradualmente (Esp. XIX. 7).

Le escursioni respiratorie del flagellum, quando le singole curve si trovano colla loro base sull'ascissa, sono in numero di 32; quando invece le curve si elevano più o meno colla loro base al disopra dell'ascissa sono 30 (Esp. V).

Il flagellum può variare il numero delle escursioni respiratorie, anche entro un periodo di tempo brevissimo, senza che avvenga uno stimolo alcuno, almeno apparente.

L'appendice flabelliforme può presentare un tipo di respirazione periodica anche allo stato normale, senza che intervenga stimolo alcuno (Esp. VIII. 4, 5, 6, 7. — Esp. XXII. — Esp. XXIV. — Esp. I. 11. — Esp. II. 2) (contemporaneamente lo scafognatite compie numerosi movimenti in ambedue i sensi).

Il tipo della respirazione periodica del flagellum è caratteristico di molti *Maja*, i quali la presentano costantemente per tutta la durata della esperienza (anche di lunga durata) sia che intervengano degli stimoli, nelle varie regioni che costituiscono o no l'apparecchio respiratorio, ovvero anche stimoli da oscuramento, come anche allo stato normale (Esp. II. — Esp. V. — Esp. VIII. — Esp. XIV. — Esp. X (reazione con espirazioni spesso con netto bige-

minimo sia in ascesa come in discesa nella curva espiratoria e convari gruppi periodici).

Il flagellum può presentare un tipo di respirazione periodica, periodi costituiti tutti da curve espiratorie, senza che intervenga stimolo alcuno (Esp. X). Questo è un fatto molto importante, perchè va messo sicuramente in rapporto col genere di vita del *Maja*, che rimanendo qualche volta all'asciutto è costretto a sospendere la respirazione acquatica per un tempo più o meno lungo, da qui la genesi del periodismo.

Come è stato già visto, questo periodismo si avvera qualche volta anche nei massillipedi e negli scafognatiti, ma è molto più manifesto nel flagellum, il quale, come abbiamo sopra visto, ha l'ufficio di organo ripulitore delle branchie.

Dunque, anche che il *Maja* si trovi in condizioni buone per compiere la sua respirazione, il flagellum può presentare un tipo molto netto di respirazione periodica.

Allo stato normale nelle curve del flagellum si possono alternare periodi, nei quali queste rimangono colla base sull'ascissa con altri nei quali si elevano al disopra di questa. In tale stato però il numero delle escursioni respiratorie del flagellum è minore nel primo (R. 28 al 1' — lo stesso numero si ha quando anche le curve vanno discendendo) che nel secondo caso (R. 36 al 1') (Esp. XI).

Le curve espiratorie del flagellum, che si hanno senza stimolo alcuno, almeno apparente, sono molto più basse e più larghe di quelle, che vengono provocate con stimoli meccanici sulle varie parti del corpo del *Maja* (Esp. XIX).

Stimoli meccanici delle mascelle, dei massillipedi, dello scafognatite, delle branchie, stimoli ottici (da oscuramento) qualche volta non spiegano influenza alcuna (o quasi nulla) sopra il tipo delle escursioni respiratorie dell'appendice flabelliforme; sia prima che dopo tali stimoli queste rimangono uguali, così anche il loro numero (30) rimane costante (Esp. XVI. A. — Esp. XIX. 13 [ottico]. — Esp. X).

Portati stimoli meccanici sulle varie regioni del corpo, che costituiscono o no l'apparecchio respiratorio, le curve respiratorie del flagellum possono assumere un tipo di respirazione periodica (contemporaneamente ha luogo quasi sempre una espirazione nettissima) (Esp. XX. — Esp. XI. — Esp. XIII).

Stimolando una parte qualunque del sistema respiratorio di *Maja* (specialmente se è stato sperimentato vario tempo sullo stesso

animale) le curve respiratorie del flagellum si manifestano in modo alterno (una curva alta ed una curva più bassa) (Esp. XI).

Portando degli stimoli meccanici sopra le varie parti del corpo, ma specialmente su quelle che costituiscono l'apparecchio respiratorio, le escursioni respiratorie del flagellum si vanno elevando al disopra dell'ascissa (atto espiratorio) restando in questo stato a poca altezza; le singole escursioni respiratorie poi si abbassano a scala sull'ascissa. Talvolta si hanno dei gruppi espiratori in numero più o meno grande, fra un gruppo e l'altro le escursioni del flagellum sono quasi nulle (è una netta respirazione periodica) (Esp. XII. — Esp. XIV).

Portando degli stimoli meccanici sulle varie regioni del corpo, le quali costituiscono o no il sistema respiratorio del *Maja*, durante tutto il tempo dello stimolo si ha qualche volta un effetto inibitorio sopra le escursioni respiratorie del flagellum, quasi sempre però si ha un effetto di dinamogenia (Esp. XI).

Stimoli meccanici portati sugli arti e sul carapace di *Maja* all'inizio rimangono senza effetto alcuno, sulle escursioni respiratorie del flagellum, solo dopo vario tempo da che è stato fatto lo stimolo si ha un periodismo respiratorio molo netto da parte del flagellum (Esp. X. 6).

Uno stimolo meccanico sia degli arti come anche delle varie regioni del carapace (escluse quelle che costituiscono l'apparecchio respiratorio) può avere come effetto di fare elevare le escursioni respiratorie del flagellum, sia durante lo stimolo (effetto dinamogeno) come anche un certo tempo dopo questo (all'inizio effetto inibitorio) (Esp. XXIV. 6. — Esp. XVI. 4. — Esp. XIX. 5. — Esp. XX. 8—9). (Tergit: all'inizio azione dinamogena [elevamento curve], successivamente azione inibitoria [diminuzione altezza curve]).

Stimoli meccanici, che si susseguono quasi di continuo, portati sulle varie parti del corpo, ma specialmente su quelle che costituiscono l'apparecchio respiratorio, fanno restare il flagellum in uno stato espiratorio permanente (Esp. XII).

Uno stimolo da oscuramento portato sul *Maja* fa sì che le escursioni respiratorie del flagellum si uniscano a gruppi che si vanno elevando a scala sia nella ascesa come nella discesa (Esp. XX. 1).

Uno stimolo ottico (di oscuramento) spiega sempre una grande influenza sui movimenti respiratori del flagellum, facendoli aumentare di numero, oppure anche facendo compiere un atto espiratorio (Esp. XXV. 6. — Esp. XXVIII).

Qualche volta uno stimolo ottico (da oscuramento) spiega un effetto quasi nullo sulle escursioni respiratorie del flagellum (Esp. XVI. 6).

Uno stimolo meccanico del flagellum ha per effetto di far aumentare in altezza le escursioni respiratorie di queste e poi di farle diminuire in altezza (Esp. XIX. 5. — Esp. XIX. A. 26).

Uno stimolo meccanico delle mascelle e dei massillipedi determina una forte corrente espiratoria nella camera stomiale, aumentano i movimenti degli esopoditi dei massillipedi e degli scafognatiti. In breve tempo però, quasi subito dileguato lo stimolo, il numero dei movimenti di queste due parti dell'apparecchio respiratorio ritorna al normale (Esp. D. 4).

Uno stimolo meccanico dei massillipedi all'inizio produce un effetto inibitorio (di maggiore o minore durata) sulle escursioni respiratorie del flagellum e consecutivamente un effetto di dinamogenia facendole aumentare di numero (contemporaneamente diminuisce il fattore S:F.) (Esp. XIX. 22, 29, 31, 32. — Esp. XXI. 3. — Esp. XIX. A. 19. — Esp. XX. 4. — Esp. I. 10).

Dopo lo stimolo meccanico dei massillipedi le curve respiratorie del flagellum possono aversi a gruppi periodici (Esp. XVI. 5, 8. — Esp. XIX. 21. — Esp. VII. 2. — Esp. XXII. 1, 2, 7, 10. — Esp. II).

Uno stimolo meccanico dei massillipedi determina all'inizio un effetto dinamogeno nelle curve respiratorie del flagellum (diventano molto più alte), questo però è di breve durata, perchè diventano quasi subito nulle (Esp. XXVII. 7. — Esp. XXI. 1. — Esp. I. 1, 2, 5).

Uno stimolo meccanico, portato sulle mascelle e sui massillipedi, mentre il flagellum si trova in stato espiratorio, non produce effetto alcuno sulla curva respiratoria di questo, forse perchè già si trova in uno stato di eccitazione, di dinamogenia (Esp. XXIII).

Lo stimolo meccanico dei massillipedi porta con sè un aumento nel numero dei movimenti del flagellum e nell'altezza di queste curve respiratorie (Esp. VIII. 9, 13, 15, 18. — Esp. XIX. 2, 18. — Esp. VII. 1).

Uno stimolo meccanico dei massillipedi può determinare da parte del flagellum dei gruppi di curve, che s'innalzano sull'ascissa, con gruppi di curve respiratorie che rimangono su questa (Esp. XXVII. 3).

Lo stimolo meccanico dei massillipedi può produrre un effetto dinamogeno sui movimenti del flagellum, ossia si ha un aumento

nell' ampiezza delle curve di questa parte dell' apparecchio respiratorio (Esp. VIII. 22).

Stimolando meccanicamente le mascelle ed i massillipedi aumentano di numero e diventano più valide le escursioni respiratorie del flagellum (Esp. XXV. 8, 12. — Esp. XXVI. 3. — Esp. XVI. A. — Esp. XXIV. 4) (o nulla, o solo lieve elevazione).

Uno stimolo meccanico portato sulle branchie ha un effetto inibitorio sopra le escursioni respiratorie del flagellum (Esp. XXIV. 8, 10).

Uno stimolo meccanico lieve (vellicamento) delle branchie spiega un effetto dinamogeno sopra le escursioni respiratorie del flagellum (Esp. XXVII. 2).

Oppure talvolta uno stimolo meccanico delle branchie soló alla fine di questo porta ad un aumento in numero ed in altezza delle curve respiratorie del flagellum. Talvolta queste curve sono a gruppi (Esp. XVI. 2, 7, 9. — Esp. XIX. 1).

Uno stimolo meccanico portato sulle branchie fa elevare subito alla metà dello stimolo le curve che stanno a rappresentare le escursioni respiratorie del flagellum (si ha un vero e proprio atto espiratorio) (Esp. XXVI. 4, 7, 8. — Esp. XIX. 1, 6, 17. Esp. XXI. 5, 4. — Esp. XIX. 15).

Stimoli meccanici ripetuti portati sulle branchie non spiegano influenza alcuna sui movimenti respiratori del flagellum (Esp. XVI. 12, 13, 15, 18, 19. — Esp. XXI. 9).

Stimoli meccanici portati sulle branchie fanno sì che le curve respiratorie del flagellum, prima e dopo lo stimolo, sono quasi nulle (inibizione), mentre invece durante questo sono molto elevate (dinamogenia) (Esp. XX. 10. — Esp. XXIII. 4).

Lo stimolo meccanico delle branchie porta ad un aumento nella ampiezza delle curve respiratorie del flagellum; queste successivamente vanno diminuendo (Esp. XXV. 3, 7. — Esp. XXII. 4. — Esp. XX. 5. — Esp. I. 2—5).

Appena si toglie l'acqua al *Maja*, le escursioni respiratorie del flagellum sono nulle, poi diventano piccole; ritornata l'acqua a contatto del crostaceo, si hanno delle piccole curve respiratorie del flagellum (Esp. XIX. 7—9. — Esp. XIV. 10).

Mantenendo il *Maja* senza acqua, per un tempo più o meno lungo, da parte del flagellum gruppi di piccole curve respiratorie si alternano con gruppi di grandi curve respiratorie.

Dopo che l'acqua ritorna a contatto col *Maja* le curve respiratorie del flagellum si conservano molto basse (Esp. XVI).

Tenendo il *Maja* senza acqua le escursioni respiratorie del flagellum sono molto elevate, contemporaneamente $\frac{S}{F} = 1:3,46$, appena ritorna l'acqua a contatto del *Maja* si hanno subito gruppi di curve di grande altezza che si alternano con altrettanti gruppi di altezza meno elevata, contemporaneamente $\frac{S}{F} = 1:3$ (Esp. XIX. 8, 10).

Quando il *Maja* è senza acqua, all' inizio aumentano talvolta il numero delle escursioni respiratorie del flagellum, queste poi vanno salendo e ridiscendendo a scala. Procedendo l'asfissia il numero delle escursioni respiratorie del flagellum va continuamente diminuendo (Esp. XIX. 9—10).

Lasciando il *Maja* senza acqua, la curva respiratoria del flagellum si eleva al disopra dell' ascissa ed a questo punto rimane per tutto il tempo che rimane in questo stato. Appena ritorna l'acqua, la curva respiratoria del flagellum ritorna di nuovo allo stato normale (Esp. XXV. 9, 10. — Esp. XXIII. — Esp. XV. 7) (in 8, dopo ritornata l'acqua, si ha una netta respirazione periodica del flagellum).

Immergendo il *Maja* in acqua di mare bollita (asfissia da mancanza di O_2) le escursioni del flagellum vanno diminuendo in altezza, all' inizio il numero rimane costante, poi aumenta: in questo frattempo si hanno variazioni nel valore $\frac{S}{F} = 1:3,86, 1:3,75, 1:2,60, 1:1,4$ (Esp. XIX. 13).

Immergendo il *Maja* in acqua di mare bollita il flagellum sospende subito ogni escursione respiratoria, cominciano queste di nuovo solo dopo 8' che ritorna acqua di mare a contatto col crostaceo (Esp. XIX. 10).

Liquidi inerti (olio di vaselina) introdotti nello scafognatite fanno elevare costantemente le escursioni respiratorie del flagellum (Esp. XIII).

Sottoponendo *Maja* all' azione di CO_2 , l'appendice flabelliforme all' inizio compie delle piccole escursioni respiratorie, poi si arresta (dopo 2'—3') e non si muove se non portando uno stimolo (meccanico) sopra una regione qualunque dell' apparecchio respiratorio. Dopo 5'—8' il flagellum si muove spontaneamente, dopo 10'—12' le curve del flagellum sono basse con qualche leggero accenno ad atti respiratori $\frac{S}{F} = 1:6, 1:5,80, 1:5,31$. — Dopo che il *Maja* è a contatto di

CO₂ 15'—20'—25'; si ha un tipo di respirazione periodica da parte del flagellum (Esp. XXVI).

Sottoponendo *Maja* all' azione di CO₂, all' inizio si ha un arresto nelle escursioni respiratorie del flagellum, poi queste presentano un netto periodismo, che perdura anche dopo che è finita l'azione del CO₂. Questo periodismo è netto, sia che il flagellum compia delle curve respiratorie non portando stimolo alcuno sul *Maja*, sia consecutivamente ad uno stimolo qualunque (Esp. XXVII).

Abbassando la temperatura dell' acqua del bacino, dove si trova *Maja* (da 23° a 21° C), le escursioni respiratorie del flagellum si riducono man mano di numero (30—20—28—25) (Esp. XVI).

Man mano che si eleva la temperatura, diminuiscono anche le escursioni respiratorie del flagellum (Esp. XXII). — (22,5° R. 40—41, 23° R. 37, 26° R. 36).

IV. Influenza dello stato di riposo e del movimento degli arti di *Maja* sopra la funzione dell' apparecchio respiratorio.

Il *Maja* può compiere dei movimenti continui cogli arti e contemporaneamente rimane invariato il ritmo e il tipo respiratorio dell' appendice flabelliforme (Esp. VIII. 5, 6).

Qualche volta, quando il *Maja* tiene in movimento gli arti, aumentano i movimenti dello scafognatite e diminuiscono contemporaneamente quelli del flagellum; invece, quando il *Maja* è in assoluto riposo, avviene viceversa: i movimenti del flagellum diventano più frequenti e quelli dello scafognatite diminuiscono di numero rispetto a quando il crostaceo si muove (Esp. A). Ciò sta a significare, che esiste uno stretto rapporto fra i movimenti del flagellum e quelli dello scafognatite.

Quando il *Maja* sta completamente fermo e non interviene stimolo alcuno, il quoziente $\frac{M}{F}$ è più grande di $\frac{S}{F}$ e questo, a sua volta, maggiore di $\frac{M}{S}$. Il primo quoziente è molto più alto, perchè il lavoro compiuto dai massillipedi è molto maggiore di quello che eseguono gli scafognatiti. I valori ottenuti dai vari quozienti, in questo caso, sono i seguenti:

Il quoziente $\frac{M}{F}$ varia fra 1:13,22—1:15,39 (media 1:15,63).

Il quoziente $\frac{S}{F}$ varia fra 1:7,18—1:11,90 (media 1:9,03).

Il quoziente $\frac{M}{S}$ varia fra 1:1,1—1,66 (media 1:1,48) (Esp. B).

Stando il *Maja* completamente fermo, e non intervenendo stimolo alcuno, per i seguenti quozienti si possono avere anche questi valori:

$$\frac{M}{F} = 1:7,89 \quad \frac{S}{F} = 1:6,11 \quad \frac{M}{S} = 1:1,45 \quad (\text{Esp. IV}).$$

Quando il *Maja* è in movimento continuo con i suoi arti, le differenze fra i movimenti dell'esopodite dei massillipedi e quelli degli scafognatiti esistono, ma non sono molto forti.

In questo caso i due quozienti $\frac{M}{F} = 1:6,80$ ed $\frac{S}{F} = 1:6,04$ si uguagliano quasi fra di loro, quantunque $\frac{M}{F}$ sia leggermente superiore (viceversa di quanto avviene, quando il *Maja* è completamente fermo, dove $\frac{M}{F}$ è maggiore di $\frac{S}{F}$).

Il quoziente $\frac{M}{S}$ invece si uguaglia in ambedue i casi (o stando fermo, o in movimento).

Io ritengo che nel movimento di *Maja* entri una minore quantità d'acqua nella camera branchiale, rispetto a quando il *Maja* sta fermo, da qui, come conseguenza, i valori molto bassi di M e di S e la quasi uguaglianza dei due quozienti $\frac{M}{F}$ ed $\frac{S}{F}$ (Esp. C).

Il movimento degli arti di *Maja* fa aumentare qualche volta il numero delle escursioni respiratorie dei massillipedi, dello scafognatite e del flagellum (Esp. I. [9, 11] Esp. II. [1] Esp. VIII. [F. G. H. N. R]). Sembra quindi che esista uno stretto rapporto tra il movimento degli arti e quello delle varie parti, che costituiscono l'apparecchio respiratorio.

Bibliografia.

- AUDOUIN, V. et H. MILNE EDWARDS, Recherches anatomiques et physiologiques sur la circulation dans les Crustacés, in: Ann. Sc. nat., Vol. 11, p. 283—314 et p. 352—393, avec 9 pl., 1827.
- , Troisième mémoire sur l'anatomie et la physiologie des Crustacés. Recherches anatomiques sur le système nerveux, ibid., Vol. 14, p. 77—102, avec 5 pl., 1828.
- , Note sur le système nerveux des Crustacés, ibid., Vol. 20, p. 181—184, 1830.
- BATE, C. S., Macrura, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 24, 1888.
- BELL, TH., A history of the British stalk-eyed Crustacea, London 1853, 386 pp.
- BOHN, G., Sur la respiration in *Carcinus maenas* LEACH, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 125, No. 11, p. 441—444, 13. Sept. 1897.
- , Sur le renversement du courant respiratoire chez les Crustacés Décapodes, ibid., Vol. 125, p. 539—542, 11. Oct. 1898.
- , Du rôle des exopodites dans la production du courant respiratoire chez les Crustacés Décapodes, in: CR. Soc. Biol. Paris (11), Vol. 1, 1899, p. 281—283.
- , Des mécanismes respiratoires chez les Crustacés Décapodes, in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 36, 1901, Extrait p. 1—374.
- BOUVIER, Sur le cercle circulatoire de la carapace chez les Crustacés décapodes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 110, No. 23, p. 1211—1890.
- , Sur la respiration etc. des Paguriens terrestres du genre Cénobite, in: Bull. Soc. philom. Paris (7), Vol. 2, No. 4, 1891.
- CLAUS, C., Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 6, 1886, p. 1—108, 7 Taf.
- COUTIÈRE, H., Les Alpheidae, morphologie externe et interne, formes larvaires, bionomie. Thèse Faculté Sciences Paris, 1899, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 9, p. 1—559, 409 fig., tab. 1—6, 1899.
- CUVIER, J., Leçons d'anatomie comparée, 1. édit., Vol. 4, p. 434.

- GARSTANG, W., Contributions to marine bionomics.
 I. The habits and respiratory mechanism of *Corystes cassivelaunus*, in: Journ. mar. biol. Assoc. (N. S.), Vol. 4, 1895—1897, p. 223—232.
 II. The functions of antero-lateral denticulations of the carapace in sand-burrowing Crabs., *ibid.*, p. 396—401.
 III. The systematic features, habits, and respiratory phenomena of *Portunus Nasutus* (LATREILLE), *ibid.*, p. 402—407.
- GIARD, A. et J. BONNIER, Contribution à l'étude des Bopyriens, in: Trav. Inst. zool. Lille, Vol. 5, 1887.
- GIESBRECHT, W., Crustacea, in: A. LANG, Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere, Vol. 4, Arthropoda, II. Klasse Crustacea, Jena 1913.
- GOURRET, Décapodes Brachyures. Le Carcin ménade ou Crabe Commun. *Carcinus maenas* LEACH. Chapitre 24 de Zoologie Descriptive, Anatomie-Histologie et dissection des formes typiques d'Invertébrés, Vol. 2, Paris 1900, p. 163—186.
- HYDE, I. H., The nervous mechanism of the respiratory movements in *Limulus polyphemus*, in: Journ. Morphol., Vol. 9, 1894, No. 3, p. 431—448, tab. 28—30.
- JOBERT, Recherches sur l'appareil respiratoire et le mode de respiration de certains Brachyures (crabres terrestres), in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 4, No. 4 à 6, 1876.
- JOLYET, F. et P. REGNARD, Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques, in: Arch. Physiol. (2), Vol. 4, 1877, p. 44—62, p. 584—633.
- LEREBOULLET, Note sur une respiration anale observée chez plusieurs Crustacés, in: Mem. Soc. Hist. nat. Strasbourg, Vol. 4, p. 211, 1850.
- MACMUNN, C. A., Researches of the myohaematin and the histohaematin, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 177, 1886—1887.
- MATULA, J., Die Regulation der Atemrhythmik bei *Squilla mantis*, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 144, 1912, p. 109—131.
- MILNE EDWARDS, H., Mémoire sur une disposition particulière de l'appareil branchial chez quelques Crustacés, in: Ann. Sc. nat. Zool., Vol. 19, p. 451—460, avec pl., 1830.
- , Recherches sur le mécanisme de la respiration chez les Crustacés. Lues à l'Académie des Sciences le 8 Novembre 1838, *ibid.* (2), Vol. 11, p. 129—142, tab. 3 et 4, 1839.
- , Atlas du Règne animale. Crustacés, tab. 3 fig. 2 et 3, tab. 4 fig. 1i etc.
- , Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Vol. 2 (Organes de la respiration), Paris 1857.
- MÜLLER, F., Observations sur la respiration des Ocyropodiens, in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 20, p. 272, 1863.

- ORTMANN, A., Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums mit besonderer Berücksichtigung der von Herrn Dr. DÖDERLEIN bei Japan und bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zur Zeit im Strassburger Museum aufbewahrten Formen: Brachyura (VI — VII — VIII), in: Zool. Jahrb., Vol. 7, Syst., 1894, p. 23—88, 411—494, 683 bis 772, tab. 3, 17, 21, 23.
- PARFITT, E., How long will Carcinus maenas remain alive without immersion, in: Zoologist (2), Vol. 1, p. 7, 1866.
- VAN REES, J., Over Luctademing van Carcinus maenas, Diss., Utrecht 1878.
- SEMPER, C., Ueber die Lunge von Birgus latro, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, 1878.
- WILLIAMS, TH., On the mechanism of aquatic respiration and on the structure of the organs of breathing in invertebrate animals — Crustacea — in: Ann. Mag. nat. hist. (2), Vol. 13, p. 294—310, tab. 17—18, 1854.

Spiegazione delle figure.

Tavola 13—19.

Tutte le figure, riportate nelle tavole, sono state ridotte circa ad $\frac{1}{5}$ dell' originale per facilitarne la riproduzione. Sono disposte in ordine numerico progressivo, come sono indicate nel testo del lavoro, dove anche se ne trova la descrizione particolareggiata. I numeri, che si trovano nell' interno delle figure, indicano il numero dell' osservazione della rispettiva esperienza. In ogni figura si trovano segnate le escursioni respiratorie del flagellum e vi è indicato il tempo in minuti secondi. Solo in qualche figura vi è indicato inoltre (linee di segnali elettrici) il numero delle escursioni respiratorie sia degli esopoditi dei massillipedi, come degli scafognatiti. Nella descrizione delle esperienze, come anche nel riassunto e discussione finale di queste si troverà la spiegazione di ogni figura.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Funktion des Hexactinellidenskelets und seine Vergleichbarkeit mit dem Radiolarienskelet.

Von

Albrecht Schwan.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Halle.)

Mit 11 Abbildungen im Text.

So sehr man auch immer die zierlichen und kunstvollen Skelet-elemente der Hexactinelliden bewunderte, so wenig Mühe gab man sich eigentlich, den Grund und die Bedeutung dieses interessanten Formenreichtums zu finden. Man begnügte sich mit der kurzen Formel des „Stützens“. Die vielen, komplizierten Elemente sollten nur den Zweck haben, dem weichen Schwammkörper innere Festigkeit, Steifheit zu bieten. Zweck dieser Mitteilung ist es, die Einzelstrukturen der Hexactinelliden biologisch zu deuten und die dabei gewonnenen Ergebnisse mit dem Bauplan der Radiolarien zu vergleichen. HAECKER betonte schon 1904¹⁾ manche Berührungspunkte beider Gruppen und machte auch über den mechanischen Aufbau der Kieselschwämme einzelne Angaben.

Die Hexactinelliden besitzen trotz der Feinheit ihrer Skelet-elemente eine verhältnismäßig hohe Festigkeit. Diese wird erreicht durch ihre Anordnung in verschiedenen Etagen, die nach Art von Eisenkonstruktionen oder Baugerüsten miteinander verstrebt sind. Man kann fast überall ein formgebendes Grundgerüst unterscheiden, daneben noch verschiedene Etagen, durch die der Weichkörper selbst in sich gefestigt wird.

1) V. HAECKER, Bericht ü. d. Tripyleenausbeute d. deutsch. Tiefsee-Exp., in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1904.

Diese Stützung geschieht aber so, daß ein hoher Grad von Elastizität erhalten bleibt. Dazu kommen noch Einrichtungen, die den Schwamm vor Stößen schützen sollen, indem sie den Stoß entweder direkt abfedern oder den ganzen Schwammkörper etwas ausweichen lassen.

Dieses Grundschema läßt sich ohne weiteres an der Hand der zahlreichen Abbildungen erkennen, die F. E. SCHULZE in seinen Arbeiten¹⁾ gibt. Ich will es hier kurz an zwei Beispielen erläutern, an *Farrea vosmaeri* und an *Euplectella marshalli*. Ich wähle gerade diese beiden unter den von mir genauer untersuchten Formen aus, weil durch sie die beiden Klassen der Hexactinelliden ganz gut vertreten werden. Diese zerfallen bekanntlich in Dictyoninen und Lyssacinen; bei ersteren sind die Hauptnadeln zu einem festen Gerüst verschmolzen (*Farrea*); bei den anderen liegen diese Hauptnadeln nur locker nebeneinander (*Euplectella*); allerdings ist hier durch die Spiculascheiden eine nachträgliche Verbindung der größeren Nadeln eingetreten.

Das Grundgerüst von *Farrea vosmaeri* (Fig. A a) wird durch feste, viereckige Maschen gebildet; es setzt sich zusammen aus Hexactinen, deren Tangentialstrahlen miteinander verschmolzen sind und deren aufgeraute Radiärstrahlen zu beiden Seiten dieses Rostes hervorragen. Der Weichkörper, der beiderseits diesem formgebenden Gerüst aufgelagert ist, enthält noch zwei Etagen von Pentactinen (*p*), die dermal (*d*) und gastral (*g*) angeordnet sind. Die vier tangentialen Strahlen dieser Pentactine bilden ebenfalls ein viereckiges Gitterwerk, das auch noch ziemlich fest ist. Die Enden laufen nebeneinander her und sind des festeren Zusammenhaltes wegen aufgeraut. Die radiären Strahlen der Pentactine schmiegen sich an die radiären Spitzen des Grundgerüsts. Dieses dreietagige Gitterwerk kann man etwa mit einem Baugerüst vergleichen. Die Festigkeit ist recht hoch, wenn auch die dermale und gastrale Lage wegen ihrer nicht völlig festen Verbindung gleichzeitig eine gewisse Elastizität besitzt. Diese tritt bei Stößen gegen den Schwamm in Tätigkeit und auch bei Verbiegungen, die die Wand des Schwammkörpers erleidet. Damit bei solchen Verbiegungen nicht der Weichkörper und sein Skelet an den Oberflächen ausreißt, muß ja die eine Oberseite, z. B. die dermale, sich ausdehnen und entsprechend die

1) Vgl. namentlich: in: Rep. sc. Res. Challenger, 1887; Wiss. Erg. Deutsch. Tiefsee-Exp., 1904; Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1886, 1894, 1895, 1900, 1903; SB. Akad. Wiss. Berlin, 1893, 1899.

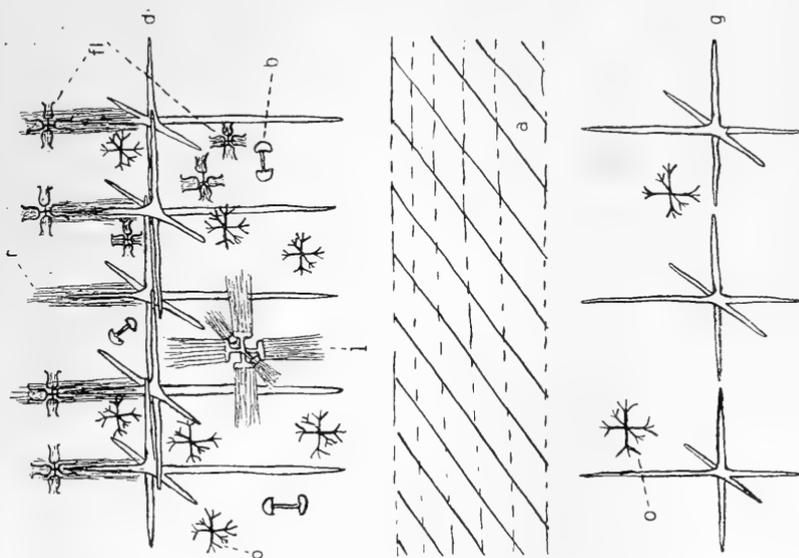


Fig. B.

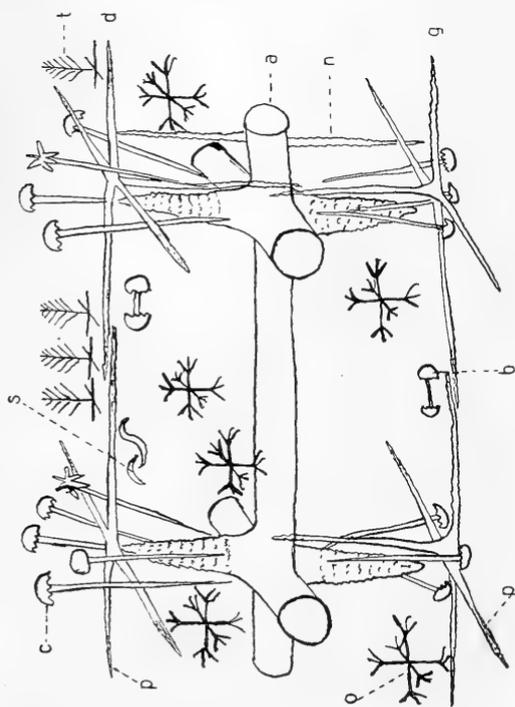


Fig. A.

Fig. A. *Farrea vosmaei*. Wandquerschnitt, nach F. E. SCHULZE, in: Chall.-Report, abgeändert.

Fig. B. *Euplectella marshalli*. Wandquerschnitt durch einen Wandwulst.

andere, in diesem Falle die gastrale, sich verkürzen können. Die oben erwähnten drei Lagen werden in ihrer Funktion der Festigkeit noch durch Bündel von Clavulae (*c*) unterstützt; das sind nadel-förmige Gebilde, die als Knopf an dem einen Ende ein kleines, gezähntes Scheibchen tragen. Sie sind um die Kreuzungspunkte des dermalen und gastraln Gitterwerkes eingesteckt, das durch die Tangentialstrahlen der Pentactine gebildet wird. Da diese Clavulae mit ihren inneren Enden ziemlich weit an das Grundgerüst herangehen, geben sie eine gute Stütze ab. Ich komme gleich noch einmal auf diese Gebilde zu sprechen.

Während der Schwamm infolge der Adhäsion zwischen Weichkörper und Gerüst an und für sich schon ein hohes Maß von Festigkeit erhält, wird der Weichkörper seinerseits wieder innerlich gefestigt durch die Einlagerung verschiedener, intermediärer Skeletelemente. Und zwar wirken speziell diese durch die Kohäsion oder Vermehrung der inneren Reibung: der Weichkörper wird zäher, steifer. Zu diesen Elementen gehören die eingelagerten Amphidiskn (*b*) und Sigmn (*s*) sowie einige Diactine (*n*), aufgerauhte Nadeln, die teils tangential, teils radiär im Weichkörper eingestreut liegen. Namentlich wird aber diese innere Reibung durch die vielen Oxyhexaster (*o*) gefördert. Es gibt eine große Zahl von Hexactinelliden, bei denen einfache Hexactine (Fig. Ca) in dieser Art im Weichkörper zerstreut sind, z. B. bei *Hyalonema*, *Compsocalyx*, *Euplectella*. Sie sollen also durch Kohäsion den Weichkörper festigen. Und den gleichen Zweck haben auch sicher diese Oxyhexaster, durch deren verästelte Strahlen der Weichkörper noch mehr gefestigt und die Reibung vergrößert wird; bei ihrer federnden Beschaffenheit ermöglichen diese Elemente gleichzeitig ein gewisses Nachgeben bei Druckwirkungen, also bis zu einem gewissen Grade eine etwas erhöhte Elastizität. Ich komme auf diese Verhältnisse weiter unten noch eingehender zu sprechen. Ich will nur hier erwähnen, daß man die Wirkung dieser und ähnlicher Gebilde (vgl. auch Fig. C) mit Eisenbetonkonstruktionen vergleichen kann. Bei diesen wird bekanntlich durch das bloße Einlagern von Eisenteilen in eine Mörtelmasse eine große Festigkeit erzielt; diese Eisenstücke, die oft isoliert kreuz und quer in der Grundmasse zerstreut sind, werden dabei vornehmlich auf Bruchfestigkeit beansprucht; daneben spielen natürlich auch Zug und Druck eine Rolle.¹⁾

1) Für Beratung in diesen technischen Fragen bin ich Herrn Architekten A. THIELEKE zu Dank verpflichtet.

Hat also der Schwamm durch diese Einrichtungen Festigkeit und daneben auch schon eine gewisse elastische Widerstandskraft gegen Stöße, so sind gerade in dieser Beziehung noch besonders schützende Gebilde an der Oberfläche vorhanden, die alle nicht zu harten Stöße gut abfedern werden. Bei *Farrea* sind zunächst auf der Dermalmembran viele Pinnulae (*t*) zerstreut. Dies sind Pentactine, deren vier Tangentialstrahlen in der Dermalmembran eingebettet sind und deren distaler Radialstrahl wie ein Tannenbäumchen umgebildet ist. Unterstützt wird diese Federung, die also nur auf der Dermalseite vorhanden ist, durch die vorhin erwähnten Bündel von Clavulae (*c*). Auch hier besteht ein interessanter Unterschied von Dermal- und Gastralseite. Einmal bestehen die gastralen Bündel nur aus 4—6 Clavulae, und dann liegen ihre Disken, d. h. die kleinen Endscheiben, in der Gastralmembran selbst. Dermal dagegen ragen sie ziemlich weit über die Schwammoberfläche hervor und dienen hier offenbar als Schutzorgane. Gleichzeitig ist hier ihre Zahl verstärkt; die Dermalbündel bestehen aus 6—15 Clavulae. Diese weitgehende Differenzierung von Dermal- und Gastralseite zeigt gewissermaßen ein höheres Schutzbedürfnis der Dermalmembran; durch Stöße ist sie vor allem bedroht.

Wie oben schon angedeutet, werden solche Stöße zum Teil schon durch die Art der Befestigung der Schwämme am Meeresboden aufgefangen und gemildert. Die Schwämme sitzen ganz locker im Bodenschlamm fest, meist mittels eines sogenannten Basalschopfes.

Die andere Form, die ich als Beispiel beschreibe, *Euplectella marshalli*, ist größer als *Farrea*. Die äußere Gestalt kann man mit einem Gasglühstrumpf vergleichen. Das Grundgerüst besteht aus einem viereckigen Maschenwerk. Gebildet wird es durch einige sehr große Vierstrahler, die von langen dünnen Nadeln in großer Menge begleitet werden. Die größeren Elemente sind durch Spiculascheiden miteinander verbunden. Locker aufgelagert sind diesem Maschenwerk noch Drei-, Vier- und Fünfstrahler, derart, daß etwa zwei nicht allzu weit voneinander abstehende Schichten zustande kommen. Dies ist das formgebende Grundgerüst. Auf dem Wandquerschnitt, Fig. B, ist es der Einfachheit halber nur durch die Strichelung (*a*) angedeutet. Der Weichkörper erfüllt nun dieses Skelet, das man auch wieder mit einem Baugerüst vergleichen kann, und erhebt sich zu beiden Seiten noch etwas. Die Gastralseite ist ziemlich dünn und braucht daher zu ihrer Stütze nur wenige eingestreute Elemente. Es sind Hexactine, die mit ihren Tangentialstrahlen gerade zusammen-

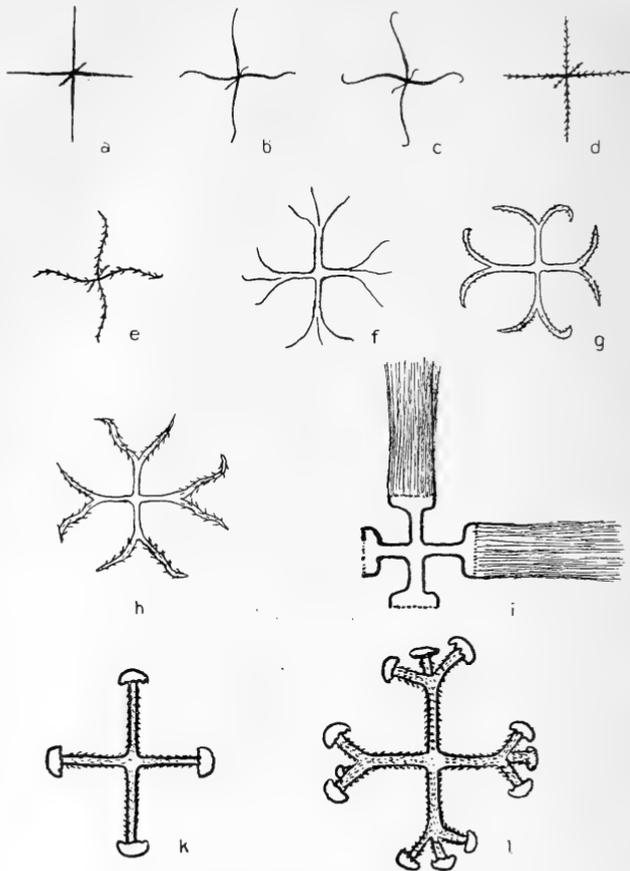


Fig. C. a—e Hexactine. f—h Oxyhexaster. i Graphiocom. k Discohexactin.
l Discohexaster. Nach SCHULZE.

stoßen (Fig. B *g*). Dazwischen sind noch einige Oxyhexaster eingelagert.

Die Röhrenwand des Schwammes wird von zahlreichen Öffnungen durchbohrt, Wandlücken nennt sie F. E. SCHULZE; sie wirken wohl wie Oscula. In nächster Nähe dieser Wandlücken ist der Weichkörper auch dermal recht dünn, während er sonst, zwischen den einzelnen Öffnungen, auf der Außenseite sich wulstartig erhebt. In der Nähe der Wandlücken ist die Verfestigung des Weichkörpers ähnlich wie auf der dünnen Gastralseite. Es finden sich weit abstehende Hexactine und dazwischen einige Oxyhexaster. Dagegen ist die Versteifung der wulstartigen Erhebungen zwischen den Wand-

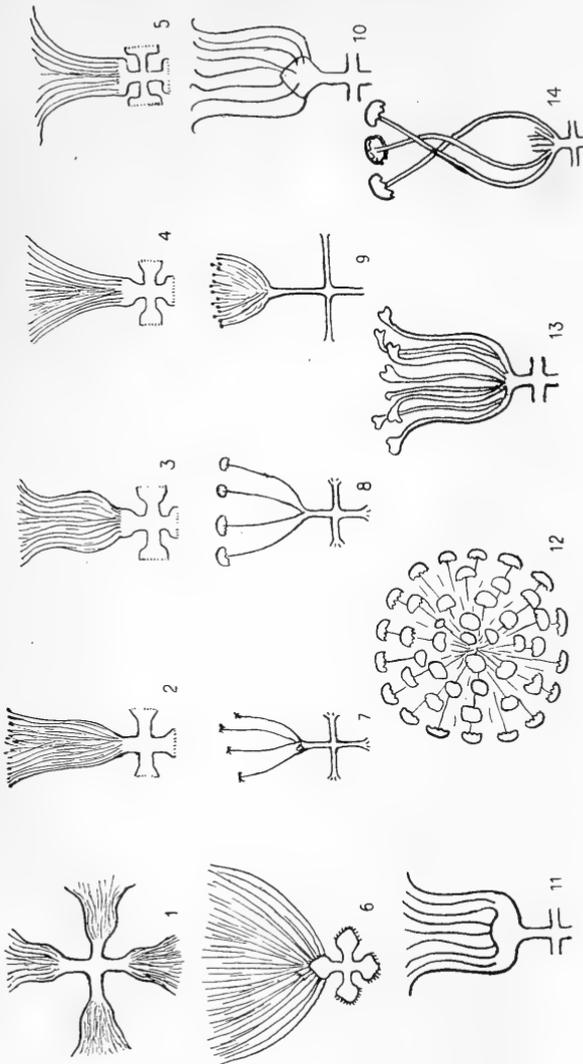


Fig. D.

- 1 u. 2 Calicocom. 3 Sigmatom. 4 u. 5 Lophocom. 6 Trichaster. 7 Onychaster.
 8 u. 9 Discohexaster. 10 Strobiloplumicom. 11 Discoplumicom. 12 Discohexaster. 13 Floricom.
 14 Discohexaster. Nach SCHÜTZE.

lücken bedeutend stärker. Gerade wie man eine stärker beanspruchte Betonwand durch Einlagerung von mehr Eisenteilen verstärkt, so sind hier, um den weit vorragenden Weichkörperwülsten genügend Festigkeit und Zähigkeit zu geben, die Skeletelemente dichter und in größerer Anzahl eingebettet (Fig. B d). Die Hexactine sind dicht ineinandergeschachtelt (Fig. B d); ferner dienen diesem Zweck die Oxyhexaster (o), Lophocome (l) und Amphidiskens (b). Von den Flori-

comen (*fl*) sind die im Weichkörper liegenden wohl ebenfalls hier zu nennen; doch werde ich gerade auf diesen Punkt noch einmal zu sprechen kommen.

Sind so diese Wandwülste in sich genügend gefestigt, so ist auch klar, daß sie infolge ihrer weit vorragenden Masse einen besonderen Schutz gegen Stöße nötig haben. Deshalb ist um jedes Hexactin auf der Dermalseite ein ganzes Bündel von kleinen, borstenähnlichen Raphiden (*r*) angeordnet. Ferner sitzt fast jedem Radialstrahl ein Floricom (*fl*) auf, das ja äußerst wirksam federt (vgl. auch Fig. D 13). Die Abfederungseinrichtungen befinden sich also nur auf den Wülsten, während die Dermalmembran sonst nächst den Wandlücken und auch die Gastralmembran keinerlei Schutzpolster besitzen.

Als weitere Schutzeinrichtung gegen Stöße wäre auch hier wieder die lockere Befestigung des Schwammes im Boden zu erwähnen. *Euplectella* besitzt einen sogenannten Basalschopf.

Ich habe schon betont, daß einige Floricome auch im Parenchym eingestreut sind. Ich habe sie zusammen mit den Oxyhexastern, Amphidiskern etc. aufgezählt als Einrichtung zur Erhöhung der Kohäsion der Wandwülste. Man könnte allerdings auch auf die Vermutung kommen, daß diese Floricome auf der Wanderung nach außen begriffen wären. Denn alle Floricome entstehen im Parenchym (F. E. SCHULZE, MINCHIN¹), und ein Ersatz für abgestoßene Floricome der Dermalmembran muß ja schließlich stattfinden. Dann wären diese Floricome im Parenchym eine Reserve. Beweisen läßt sich dies allerdings vorerst nicht.

Daß die Hexactine, Oxyhexaster, Lophocome etc. in erster Linie nichts weiter darstellen als ein Mittel zur Erhöhung der Kohäsion des Parenchyms, also eine Verfestigungseinrichtung, glaube ich durch die in Fig. C abgebildete Reihe wahrscheinlich machen zu können. Man wird hier eine zunehmende Tendenz zur Aufrauung deutlich erkennen, ein Streben also, die innere Reibung im Weichkörper zu erhöhen. Ferner zeichnen sich diese Gebilde durch eine verhältnismäßige Festigkeit aus.

In Fig. D nun ist dann eine Reihe ähnlicher Skeletelemente, wie Floricome, Trichaster etc., abgebildet. Bei ihnen wird es aber im Gegensatz zu der in Fig. C dargestellten Reihe hauptsächlich auf die zweite der vorhin erwähnten Funktionen ankommen, näm-

1) MINCHIN, On the origin and growth of the triaradiate and quadriaradiate spicules in the family Clathrinidae, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 40, 1898.

lich auf Erhöhung der Elastizität oder Federwirkung des Schwammkörpers. Hier kommen dann hauptsächlich Zug- und Druckwirkungen in Betracht, während die stabileren Gebilde von Fig. C mehr durch ihre größere Bruchfestigkeit wirken. Diese Federn und Puffer sind einmal auf der Dermalmembran verteilt; hier werden sie besonders bei Stößen Druck auffangen, wenn auch bei Stößen in — zum Schwammkörper — tangentialer Richtung auch Zugwirkungen eintreten werden. Hauptsächlich sind sie aber im Parenchym verbreitet. Auch hier werden sie in dieser doppelten Hinsicht beansprucht. Bei Kompressionen des Weichkörpers werden diese Puffer (vgl. namentlich in Fig. D 12, 13 u. 14) diesen Druck abfedern. Auch Zugwirkungen werden sie hier im Parenchym ausgleichen. Das Plasma setzt sich selbstverständlich auch in das Innere dieser kugligen Federkonstruktionen hinein fort und findet einen Halt an den umgebogenen oder mit den Scheibchen versehenen Enden der Strahlen. Und wenn nun also bei Verschiebungen im Weichkörper infolge von Stößen Zugwirkungen auftreten, werden diese Federn auf Zug beansprucht, und sie erhalten so den Weichkörper in seiner normalen Lagerung. Durch diese Skeletelemente hat also das Parenchym ein geringes Nachgebevermögen, und gleichzeitig werden die einzelnen Trabekelabstände erhalten und die Geißelkammern geschützt.

Ich will nun nicht unerwähnt lassen, daß zwischen beiden Funktionstypen der intermediären Skeletelemente, die durch Kohäsion und Pufferwirkung charakterisiert sind, manche Übergänge vorkommen. Es ist nicht immer leicht zu sagen, dieses Skeletelement dient nur zur Federung, wird nur auf Zug oder Druck beansprucht, und dieses soll nur die innere Reibung im Weichkörper erhöhen nach Art der einfachen Hexactine. Das zeigt schon ein Blick auf *k* und *l* in Fig. C. Dem massiven aufgerauhten Sechsstrahler zuliebe wird man an die Verfestigung der Eisenbetonkonstruktionen denken, bei der größtenteils die Strahlen auf Bruch beansprucht sind. Andererseits zeigt aber das Vorhandensein der abgestumpften Enden eine Federwirkung; namentlich *l* wird hierzu geeigneter sein als *k*. Oder sieht man sich die beiden Calicocome Fig. D 1 u. 2 an, so wird man die Schwierigkeit erkennen, zu trennen zwischen Druckmilderung und Kohäsionserhöhung. Das subdermale Calicocom 2 hat abgestumpfte Enden, es wird also Stöße von der Außenseite her gut abfedern können. Die Calicocome 1 haben fast die gleiche Gestalt außer den spitzen Enden. Sie liegen auf der Gastralseite, brauchen also auf Stöße

auch weniger eingerichtet zu sein. Trotzdem wird man auch dieser Form 1 eine Federwirkung nicht ganz absprechen.

Verschiedentlich habe ich schon auf die Disken hingewiesen, auf die scheibenartigen Verbreiterungen vieler Spitzen der Skeletelemente. Sie bieten dem Gewebe mehr Widerstand als eine feine Spitze und kommen deshalb vor allem als Druck- und auch Zugfänger in Betracht. Vielfach kann man beobachten, daß diese Scheiben eines Stoßfängers zusammen mehr oder weniger eine Kugeloberfläche einnehmen. Ich verweise auf Fig. D 8, 12, 14, 13 etc. Dies ist natürlich die günstigste Anordnung; ein Zusammendrücken oder auch ein Auseinanderziehen des Parenchyms wird so am gleichmäßigsten pariert. Auch die Disken der Clavulaebündel bei *Farrea* (Fig. A c) bilden ein Stück einer Kugeloberfläche.

Zum Schluß will ich auf gewisse Ähnlichkeiten hinweisen, die die Hexactinelliden mit den Radiolarien haben. HAECKER betonte schon die große Verlockung, beide Gruppen miteinander zu vergleichen. Nun sind ja zwar die Radiolarien als freischwebende Organismen viel ökonomischer gebaut als die Kieselschwämme; ich meine, alle Stütz- und Federeinrichtungen dürfen nur äußerst sparsam angelegt werden, um das Gewicht nicht zu groß werden zu lassen. Diese Anpassung geht ja soweit, daß HAECKER¹⁾ ganz bestimmte Typen aufstellen konnte, die je nach der Temperatur und Salzgehalt des äußeren Mediums ganz charakteristische Unterschiede zeigen. Bei den Hexactinelliden ist eine solch interessante Beziehung nicht aufzudecken. Die Schwämme sitzen fest, sind auch größer, es braucht also in ihrer Gesamtorganisation nicht allzu haushälterisch und minutiös allen äußeren Bedingungen geantwortet zu werden. Trotz der vielen geographischen Daten, die F. E. SCHULZE über die Verbreitung der Schwämme gibt, sagt er selbst am Schlusse seines Valdiviaberichtes, daß „zur Aufstellung allgemeiner Gesetze die bis jetzt bekannt gewordenen Tatsachen noch nicht auszureichen scheinen“.

HAECKER hat weitgehende Ähnlichkeiten festgestellt zwischen *Cannosphaera* und *Hyalonema heideri*. Er verglich namentlich den Gesamtbauplan beider Formen. Ich selbst möchte vor allem auch funktionelle Ähnlichkeiten besprechen. Man kann dazu eine ganze Anzahl von Einzelheiten des Skelets aufführen, die der Wirkung und Funktion nach gleichzusetzen sind. Zunächst will ich einige Konvergenzbildungen besprechen, die bei A b federeinrichtungen

1) V. HAECKER, Tiefsee-Radiolarien, in: Wiss. Erg. Deutsch. Tiefsee-Exp., 1908.

an der Oberfläche zu bemerken sind. Ich gebe für alle Vergleichspunkte nur ganz wenig Beispiele, aus denen aber hervorgehen soll, daß man tatsächlich diese beiden Gruppen in dieser Beziehung leicht vergleichen kann. Es gibt eine Form, die *Farrea* ganz nahe steht, *Aphrocallistes*; bei ihr kommen als Stütze der Dermalmembran sogenannte Scopulae (Fig. E) vor, deren Endstiel lose in das Parenchym eingesteckt ist, ähnlich den Clavulae bei *Farrea*, und deren verästelte, mit Disken versehene Krone die Oberflächenhaut des Schwammes von innen trägt. Und damit vergleiche man die Radialstacheln der Aulacanthiden (Fig. F). Fast den gleichen Bau sieht man hier; oben die verästelte Krone, mit Spathillen versehen, trägt ebenfalls die Oberflächenhaut des Plasmakörpers. Dies stellte HAECKER an dem Valdiviamaterial fest, im Gegensatz zu HAECKEL, der diese Stacheln als Fangapparate deutete und sie über die Oberfläche hervorragen ließ. Das proximale Ende dieser Stacheln ist ebenfalls lose in den Weichkörper eingesteckt.

Ein zweites Beispiel bilden die dermalen Pinnulae (Fig. A t), die außer bei *Farrea* noch bei sehr vielen Kieselschwämmen die Oberfläche schützen. Nach innen gibt die Dermalmembran nach, und nach außen federn die tannenbaumförmigen Verästelungen. In Parallele dazu möchte ich bei den Radiolarien die Radialstacheln

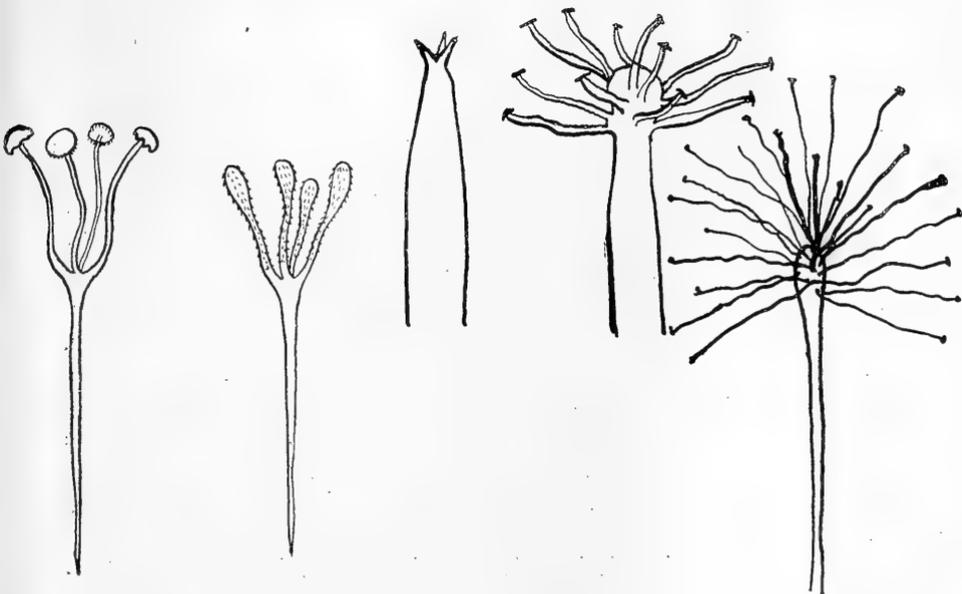


Fig. E. Scopula, nach SCHULZE.

Fig. F. Aulacanthidenstacheln, nach HAECKER.

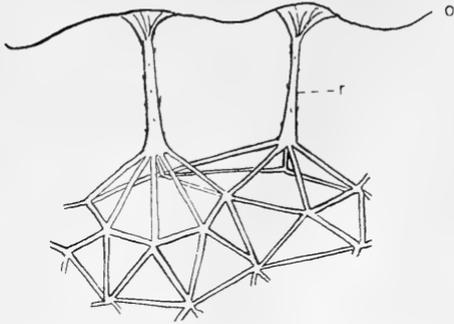


Fig. G. Aulosphäride, nach HAECKER.
o Oberflächenhaut. r Radialstachel.

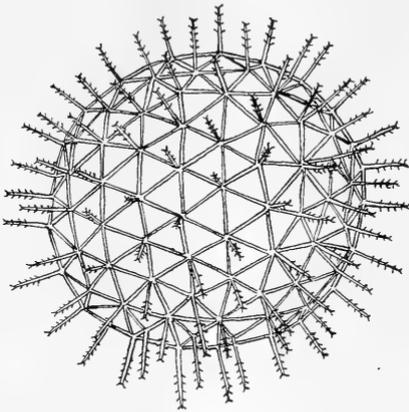


Fig. H. Aulosphäride, *Aulosphaera labradoriensis*, nach HAECKER.

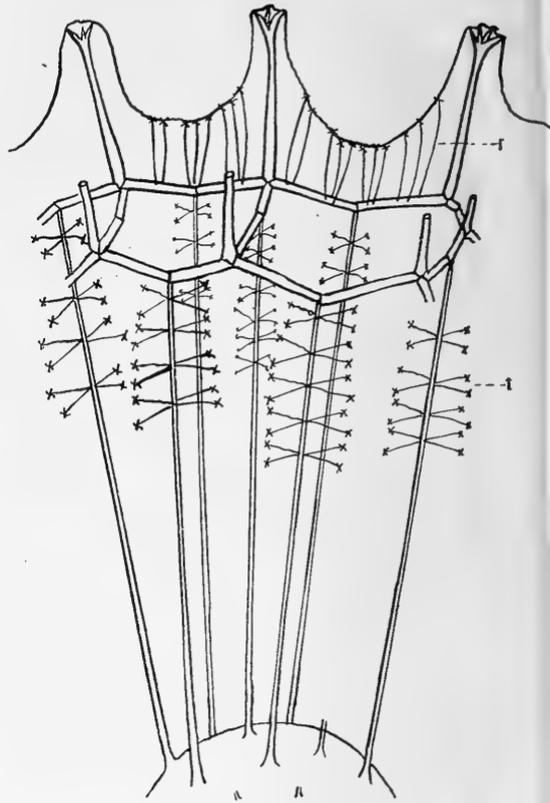


Fig. J. *Cannosphaera*, nach HAECKER.

der Aulosphäriden (Fig. G r) setzen. Nach innen steht das Ende auf einem Knotenpunkte von mehreren Tangentialröhren, die sich teilweise zu flachen Pyramiden erheben; die Federung nach innen ist dadurch gegeben, zumal da diese Röhren nicht starr miteinander verbunden sind. Und außen ist die fein verzweigte Spitze elastisch. Ein kleiner Unterschied ist insofern zwischen beiden Elementen, als die Pinnulae frei auf der Oberfläche stehen, während diese Radialstacheln unter der Plasmahaut (o) sich befinden. Doch spielt das hier bei dieser Betrachtung keine Rolle. Die Radialstacheln einer in Fig. H abgebildeten Aulosphäride zeigen sogar tannenbaumförmige Verästelungen.

Ein drittes Beispiel: bei vielen Radiolarien fehlen diese Radialstacheln, oder größere Stücke der Oberfläche besitzen keine. Da findet man oft sogenannte Ankerfädchen, die radiär gestellt und mit

Spathillen versehen die Oberflächenhaut ausspannen (Fig. J r). Das Gegenstück bei den Hexactinelliden bilden die verschiedenen Abfederungskonstruktionen an der Oberfläche, wie Floricome (Fig. B fl, Fig. D 13), Discohexaster (Fig. D 14); gerade letztere raffinierte Pufferkonstruktion wird die Bewunderung eines jeden Ingenieurs oder Kunstschmiedes erregen. Überhaupt zeichnen sich alle diese Skelelemente durch eine außerordentliche Zierlichkeit und Feinheit aus. Selbstverständlich entsprechen diesen Ankerfädchen auch noch die

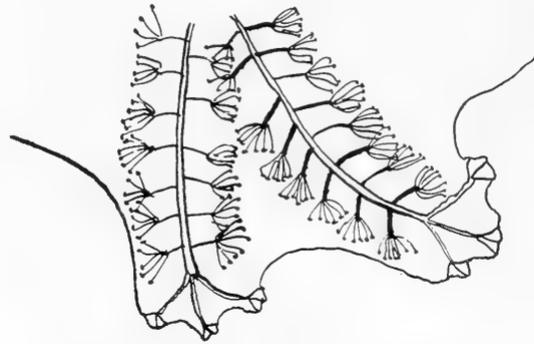
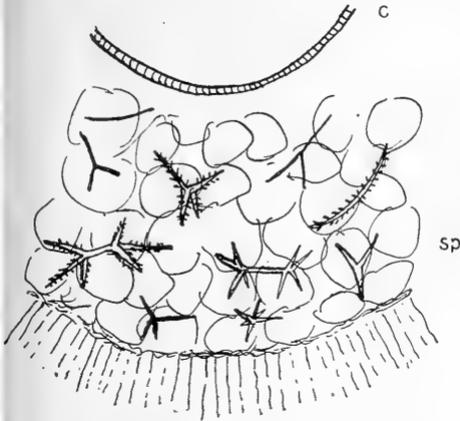


Fig. K. *Campoxanthium pandora*, nach HAECKEL, in: Chall.-Rep. c Centralkapsel. sp Spicula.

Fig. L. *Planctonetta*, nach HAECKER.

Clavulae bei *Farrea*, die Raphiden bei *Euplectella*, auch die Pinnulae und alle ähnlichen Gebilde.

Im Anschluß an diese drei Beispiele für gleiche Abfederungen bei Radiolarien und Hexactinelliden will ich noch erwähnen, daß bei beiden Gruppen diese Pufferkonstruktionen die zunehmende Tendenz erkennen lassen, durch größere Verästelung der Endkronen eine größere Berührungsfläche zu bilden. Man vergleiche daraufhin Fig. D u. F.

Außer dieser ersten an drei Beispielen erläuterten Ähnlichkeit beider Gruppen ist eine zweite in der Einlagerung von lockeren Stützelementen in den Weichkörper gegeben. Bei den Hexactinelliden erhöhen ja, wie schon mehrfach erwähnt, die in Fig. C abgebildeten Nadeln die innere Kohäsion des Schwammes. Bei den Radiolarien sind ebenfalls verschieden geformte kieselige Hartgebilde eingelagert, z. B. Fig. K sp. Oft sind diese Gebilde Kieselnadeln von fremden Radiolarien stammend oder auch Diatomeenschalen und Silicoflagellaten (HAECKER, BORGERT¹⁾). Dem gleichen

1) A. BORGERT, Fremdkörperskelete bei tripyleen Radiolarien, in: Arch. Protistenkunde, Vol. 23.

Zweck dienen auch die tangential angeordneten Ankerfädchen *t* in Fig. J und die Ankerfädchenbündel bei *Planctonetta* (Fig. L). Letztere sehen ja fast wie festgewachsene Floricome oder Discohexaster (Fig. D 7, 8, 12, 13) aus.

Ich will hier erwähnen, daß HAECKER auf Grund dieser Ähnlichkeiten annahm, daß im Innern der Floricome und Discohexaster vielleicht ein „kugelförmiger, gegenüber der Umgebung in irgendwelcher Hinsicht differenzierter Gewebskörper“ vorhanden sei. Ich teile diese Ansicht nicht. Denn erstens konnte ich auf meinen Präparaten keine derartige Sonderung feststellen. Zweitens müßte man allen ähnlichen Gebilden, wie Hexastern, Hexactinen, Clavulae und Scopulae etc., einen derartigen Stoff zuweisen, dann würden aber alle diese Gebilde nur differenzierte „Kugeln“ im Weichkörper darstellen, die nur auf Druck beansprucht werden könnten.

Endlich will ich noch eine dritte Ähnlichkeit von Radiolarien und Kieselschwämmen anführen. Es ist dies eine Modifizierung im Bauplan je nach der Beanspruchung. Bei *Farrea* und *Euplectella* habe ich einen weitgehenden Unterschied zwischen Dermal- und Gastralseite nachgewiesen und bei *Euplectella* noch einen weiteren innerhalb der dermalen Armierung selbst. Bei den Radiolarien hat nun HAECKER ebenfalls einige räumliche Differenzierungen nachgewiesen (vgl. in: Valdiviabericht p. 515—516). So ist z. B. bei *Sagenoscena irvingeriana* das Schalengitterwerk an den beiden Polen bedeutend komplizierter und stärker als an den Seiten; bei dem vertikalen Ortswechsel sind diese beiden Punkte der Schale besonderen Druck- und Stoßgefahren ausgesetzt.

Damit will ich die Aufzählung dieser Vergleichspunkte beschließen. Ich glaube bewiesen zu haben, daß man Hexactinelliden und Radiolarien sehr wohl vergleichen kann. Ich bin fest davon überzeugt, daß man noch tiefergehende Ähnlichkeiten aufdecken könnte, wenn man von den Kieselschwämmen gut konservierte und unbeschädigte Exemplare in größerer Anzahl hätte. Vielleicht könnte man dann noch weitergehende Differenzierungen innerhalb des Gesamtaufbaues feststellen, ob z. B. der obere Teil eines Schwammes anders gebaut ist als der untere und ähnliche Fragen.

Zum Schlusse möchte ich nicht verfehlen, Herrn Prof. Dr. HAECKER und Herrn Prof. Dr. BRÜEL meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Durch ihr Interesse und ihre mancherlei Anregungen wurde meine Arbeit wesentlich gefördert.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Quantitätsunterschiede zwischen der Pflüger'schen und der Brücke-Külz'schen Glykogen- Bestimmungsmethode.

Von

H. Erhard,

Privatdozent an der Universität Münster.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität und dem Physiologischen Institut der Tierärztlichen Hochschule zu München.)

Es ist eine in der Physiologie bekannte Erscheinung, daß manche am höheren Wirbeltier ermittelte Methode bei niederen Tieren versagt. Es ist das auch mit ein Grund, daß wir über verschiedene Probleme der vergleichenden Physiologie so wenig unterrichtet sind.

In den letzten Jahren sind durch die PFLÜGER'sche Methode bekanntlich die anderen früheren Glykogenbestimmungsmethoden mehr und mehr verdrängt worden. Die quantitativen Bestimmungen nach PAVY, AUSTIN und BRÜCKE-KÜLZ finden in der Tat, seitdem PFLÜGER (3) ihre Unexaktheit darzutun versucht hat, bei den in der Physiologie zumeist untersuchten höheren Wirbeltieren nur selten mehr Anwendung.

Anders steht es mit den niederen Wirbeltieren und den Wirbellosen. WEINLAND z. B. (10—12) hat sich sowohl bei seinen *Calliphora*- wie *Ascaris*-Untersuchungen ausschließlich der BRÜCKE-KÜLZ-Methode bedient, da die PFLÜGER'sche bei beiden Tieren nicht anwendbar

war; und das Gleiche fanden WEINLAND u. REUSS (6) bei ihren Studien über den Aal. Dem stehen meines Wissens nur zwei gegen-
teilige Angaben entgegen. So berichtet SCHÖNDORFF (8) kurz, daß
er die Weinbergschnecke nach PFLÜGER analysierte, und STARKEN-
STEIN u. HENZE (9) sagen neuerdings das Gleiche in ihrer den Tinten-
fisch betreffenden Untersuchung aus.

Wie dem auch sei, so wird man wohl zugeben müssen, daß es
nicht berechtigt ist, daß GRUBE (2) in seinem Artikel in ABDER-
HALDEN'S „Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden“ nur die
PFLÜGER'sche Bestimmung nennt und die übrigen einfach durch sie
als erledigt betrachtet.

Ich will hier nicht auf den alten sattsam bekannten Streit ein-
gehen noch die verschiedenen Modifikationen besprechen, die PFLÜGER
im Laufe der Jahre (3—5; vgl. auch 1!) seiner Methode hat an-
gedeihen lassen. Hier seien nur die notwendigsten Angaben, die
eigene Technik der Untersuchung und ihre Ergebnisse besprochen.

Als Material diente mir die Weinbergschnecke, *Helix pomatia*.
Lange gelang mir hier nur die BRÜCKE-KÜLZ-Methode.

Die PFLÜGER'sche wurde anfänglich auf den Rat von Herrn
Prof. WEINLAND, als ich die Arbeit im hiesigen Zoologischen Institut
der Universität begann, also angewandt:

40%ige KOH-Lösung in gleicher ccm-Menge wie das g-Gewicht
der Tiere, hernach so lange Kochen in der Porzellanschale, bis die
KOH-Lösung ca. 30% des Gesamtauszuges beträgt. Das Ganze wird
dann nach dem Abkühlen mit dem 1½fachen Volumen 96%igen
Alkohols versetzt. In einer dem KOH-Auszug entnommenen Probe
setzt sich eine ölige sehr CO₂-reiche Substanz ab, ebenso im alkoholi-
schen Gemisch und ebenso im Filtrat dieses letzteren. Sie gab in
allen drei Fällen die TROMMER'sche Probe meist positiv. Das Gleiche
trat ein, wenn ich die End-KOH-Lösung auf 20% herabsetzte und
1 oder 2 Vol. Alkohol nahm. Da die Masse sich sehr langsam
filtrierte — es dauerte oft einige Wochen —, waren diese Be-
stimmungen quantitativ nicht mehr zu brauchen.

Als ich später am Physiologischen Institut der kgl. tierärztlichen
Hochschule meine Versuche mit weit besseren Einrichtungen fort-
setzte, wobei ich nun die Tiere im Kochkolben kochte und dann den
mit Alkohol versetzten Auszug möglichst rasch durch die Nutsche
trieb, gelang jedoch die PFLÜGER'sche Bestimmung. Benutzt wurde
die einfache und doppelte Menge Alkohol zur Fällung mit gleichem
Erfolg. Es muß dies vorausgeschickt werden, da STARKENSTEIN u.

HENZE (9) neuerdings, und zwar, wie mir scheint, mit vollem Recht, für Meeresmollusken lediglich die einfache Menge Alkohol anwenden, da, wie sie sagen, durch die doppelte auch andere Polysaccharide außer Glykogen mitgerissen werden. Welch große Rolle aber z. B. bei dem einen von ihnen, *Aplysia*, die Pentosen der Nahrung spielen, wissen wir durch RÖHMANN'S (in: Festschrift für E. SALKOWSKI, 1894, zit. nach 7) Untersuchung. Bei meinem Objekt kam die unverarbeitete pflanzliche Nahrung nicht in Betracht, da es sich hier um ein bis mehrere Monate eingedeckelte Tiere handelte.

Von mir wurden zuerst je 5 Tiere nach PFLÜGER und nach BRÜCKE-KÜLZ bestimmt, Tiere, die aus der gleichen Gegend von der gleichen Rasse stammten und den gleichen äußeren Bedingungen ausgesetzt waren. Ich gebe hier die Originalzahlen in g:

A. 5 Tiere nach PFLÜGER:

Lebendgewicht	102,00 g
Schalengewicht	23,75
Glykogengewicht	1,3335

B. 5 Tiere nach BRÜCKE-KÜLZ:

Lebendgewicht	103,20 g
Schalengewicht	22,25
Glykogengewicht	1,7990

Rechnet man diese Zahlen um, so erhält man:

I. auf 100 Tiere ohne Schalen Glykogengewicht:

nach PFLÜGER	26,67 g
nach BRÜCKE-KÜLZ	35,98

II. auf 1000 g Tiere mit Schale:

nach PFLÜGER	13,0733 g
nach BRÜCKE-KÜLZ	17,4320

III. auf 1000 g Weichkörper:

nach PFLÜGER	17,0416 g
nach BRÜCKE-KÜLZ	22,2235

Natürlich kam ich nicht auf den Gedanken, auf Grund dieses einen Vergleiches der BRÜCKE-KÜLZ-Methode den Vorzug zu geben, um so mehr als eigene Versuche, auf die ich in einer späteren Arbeit zu sprechen komme, und auch Beobachtungen von SCHÖNDORFF (8) mir gezeigt haben, daß bei der Weinbergschnecke eine größere Anzahl von Tieren notwendig ist, um geeignete Mittelwerte zu bekommen. Immerhin ließ sich schon jetzt feststellen, daß der Ausfall

der BRÜCKE-KÜLZ-Methode unmöglich so groß sein kann, wie er von manchen behauptet wird.

Zur genauen Feststellung der Vergleichspunkte ist es natürlich notwendig, von ein und demselben Material auszugehen. PFLÜGER (3) hat bei seinen vergleichenden Bestimmungen einen Organbrei hergestellt. Dieser Methode haftet der Fehler an, daß die ziemlich lange Zeit, die notwendig ist, um diesen Organbrei herzustellen, genügt, wie RÖHMANN (7, p. 229—230) durch sehr exakte Untersuchungen am Säugetier festgestellt hat, einen Teil des Glykogens bereits zu spalten. Man würde also bei Herstellung eines Organbreies nur relative und nicht absolute Zahlen erhalten. Abgesehen davon ist eine völlige Durchmischung eines solchen Breies zeitraubend. Zudem kommt, daß bei meinem Material die ungemein sehnigen Rückziehmuskeln und andere recht widerstandsfähigen Bestandteile der Tiere sich wohl nicht gut zu einem Brei verarbeiten lassen.

Auf den Rat von Herrn Geheimrat ERWIN VOIT wurde folgende Methode angewendet: Die Tiere mit Schalen wurden in ebensoviele 60%iger KOH-Lösung in ccm gekocht, als dem Gewicht in g der lebenden Tiere entsprach. Die Gesamtmenge des gekochten Auszugs, der von den Schalenresten abfiltriert war, nach Abkühlen, gemessen und mit der gleichen Menge H_2O aufgefüllt. Das Wasser wurde natürlich gleichzeitig dazu benützt, die letzten Reste im Kolben bis zum Verschwinden der alkalischen Reaktion zur Reinigung der zurückgebliebenen Gehäuse auszuwaschen. Der also mit Wasser versetzte Auszug wurde gewogen. Dann wurden unter ständigem Umrühren aus ihm mit dem Meßzylinder abgemessene Partien mittels Heber entnommen, die dann jeweils wieder gewogen wurden. So erhielt man jedenfalls ein völlig gleiches Ausgangsmaterial, wie es bei einem Organbrei kaum möglich ist. Die zur PFLÜGER-Bestimmung verwandten Partien wurden nun mit der einfachen bzw. doppelten Menge Alkohol gefällt, die zur BRÜCKE-KÜLZ-Methode dienenden erst mit dem doppelten Volumen H_2O versetzt, so daß ihre KOH-Konzentration auf 5% herabsank, dann mit HCl versetzt und mit BRÜCKE'S Reagens gefällt.

Zur Erläuterung des Ganzen gebe ich hier ein Beispiel einer Bestimmung wieder:

Bestimmung vom 6. Dezember:

198 eingedeckelte Tiere.

Lebendgewicht: 3087,24 g.

Gekocht in 3090 ccm 60% KOH-Lösung 4 Stunden.

Der Auszug versetzt mit ungefähr der gleichen Menge H₂O.

Gewicht hernach: 9985,21 g.

4 malige Entnahme von je 250 ccm.

Für PFLÜGER-Bestimmung	I. Gewicht:	287,06 g
	II.	285,55
Für BRÜCKE-KÜLZ-Bestimmung	I. Gewicht:	288,10
	II.	286,59

Glykogengewicht bei PFLÜGER-Bestimmung	I.	2,0269 g
	II.	1,9802
Glykogengewicht bei BRÜCKE-KÜLZ-Bestimmung	I.	1,8129
	II.	1,8140
Lufttrockengewicht der Schneckenschalen:		777,95

Um ja sicher ein einheitliches Substrat zu bekommen, habe ich den anfänglich starr befestigten Heber später während des Abhebers gleichmäßig durch jedes Niveau des Auszugs bei gleichzeitigem Umrühren führen lassen. Daraus mag sich erklären, daß anfänglich die Unterschiede der dem gleichen Substrat entnommenen PFLÜGER-Bestimmungen untereinander etwas variabler waren als später. Als Beispiel mögen zwei Bestimmungen dienen, von denen die erste, vom 4. November mit festem, die zweite, eben besprochene vom 6. Dezember mit lockerem Heber ausgeführt wurden und die hier der Einfachheit halber gleich auf runde Zahlen umgerechnet sind.

100 Tiere liefern Glykogen in g:

Nach PFLÜGER I	Nach PFLÜGER II	Am 4. Nov.
33,7600	35,4375	
Mittel: 34,5983		
Nach PFLÜGER I	Nach PFLÜGER II	Am 6. Dez.
35,6082	34,9708	
Mittel: 35,2896		

1000 g Tiere mit Schale:

Nach PFLÜGER I	Nach PFLÜGER II	Am 4. Nov.
20,9248	21,9645	
Mittel: 21,4447		
Nach PFLÜGER I	Nach PFLÜGER II	Am 6. Dez.
22,8374	22,4289	
Mittel 22,6332		

1000 g Tiere ohne Schale:

Nach PFLÜGER I	Nach PFLÜGER II	Am 4. Nov.
27,1063	28,4533	
Mittel 27,7798		
Nach PFLÜGER I	Nach PFLÜGER II	Am 6. Dez.
30,5307	29,9847	
Mittel 30,2577		

Auch die BRÜCKE-KÜLZ-Methode ergibt kleine Schwankungen. Bei ihr kann noch in Betracht kommen, daß bei der Eiweißfällung eine von kleinen Zufälligkeiten veranlaßte verschieden große Menge Glykogens mitgerissen werden kann und trotz viermaliger Wiederholung der Fällung bis zum Versagen der Iodreaktion in einer Probe sich vielleicht noch verborgen halten kann. So ist z. B. schon aus der erstgenannten Tabelle der Bestimmung vom 6. Dezember ersichtlich, daß eine etwas größere Menge Auszuges (288,10 g) — im Vergleich zu 286,59 g — doch eine etwas geringere Glykogenmenge (1,8129 g) — im Vergleich zu 1,8140 g ergab.

Immerhin sind diese Fehler, glaube ich, nicht so groß, als daß sich nicht geeignete Mittelwerte aus diesen Bestimmungen ziehen ließen. Berechnet man nun auf Grund derselben die Gewichte, die die PFLÜGER'schen Bestimmungen einerseits, die BRÜCKE KÜLZ'schen andererseits nach meinen bisherigen Versuchen ergeben, und bringt diese auf eine einheitliche Norm, indem man das jeweils nach BRÜCKE-KÜLZ erhaltene Resultat auf die Zahl 100 bringt, so erhält man:

Auf 100 g Glykogen nach BRÜCKE-KÜLZ treffen bei gleichen Versuchsvoraussetzungen g Glykogen nach PFLÜGER:

4. November	109,3800
20. „	105,0805
24. „	113,8368
6. Dezember	110,8589
8. Januar	102,1929

Mittel 106,4698

Aus diesen wenigen Zahlen ist jedenfalls ersichtlich, daß stets der PFLÜGER-Methode der Vorzug gegeben werden muß, daß aber auch noch der BRÜCKE-KÜLZ-Methode eine Berechtigung zukommt, in Fällen wenigstens, in denen die PFLÜGER'sche Methode versagte, wie dies bei niederen Tieren vielfach der Fall war.

Es werden sich auch aus diesen Ergebnissen annähernd die mit der BRÜCKE-KÜLZ-Methode bisher an den verschiedensten Wirbellosen gewonnenen Resultate auf die mit der PFLÜGER'schen zu erwartende Zahlennorm bringen lassen. Ich gedenke, diese vergleichenden Versuche fortzusetzen.

Am Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat E. VOIT und Herrn Prof. WEINLAND für ihre Ratschläge meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Ferner danke ich herzlich meinem Vetter, Professor der Mathematik STEUERWALD in Konstantinopel, für die freundliche Durchsicht meiner Berechnungen.

Literaturverzeichnis.

1. BIERRY, H. et Z. GRUZEWSKA, Nouvelle méthode de dosage du glycogène dans le foie, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 155, No. 26, 1912.
2. GRUBE, K., Nachweis, Darstellung und quantitative Bestimmung des Glykogens, in: Handbuch d. biochem. Arbeitsmethoden, herausgeg. v. E. ABDERHALDEN, Vol. 2, Berlin u. Wien 1910.
3. PFLÜGER, E., Das Glykogen und seine Beziehungen zur Zuckerkrankheit, 2. Aufl., Bonn 1905.
4. —, Meine Methode der quantitativen Analyse des Glykogenes und die Arteigentümlichkeit der Substanzen des Tierleibes, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 129, 1909, Hft. 6—7.
5. —, Nachtrag zur quantitativen Glykogenanalyse, in: Handbuch d. biochem. Arbeitsmethoden, herausgeg. v. E. ABDERHALDEN, Vol. 2, Berlin u. Wien 1910.
6. REUSS, H. und E. WEINLAND, Über die chemische Zusammensetzung der Aalbrut unter verschiedenen Bedingungen, in: Ztschr. Biol., Vol. 59, Hft. 7, 1912.
7. RÖHMANN, F., Biochemie, Berlin 1908.
8. SCHÖNDORFF, B., Der Glykogenstoffwechsel der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) im Winterschlaf und beim Auskriechen. Vorläufige Mitteilung, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 146, Hft. 1—3, 1912.
9. STARKENSTEIN, E. und M. HENZE, Über den Nachweis von Glykogen bei Meeresmollusken (speziell bei Cephalopoden und Aplysien), in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 82, Hft. 6, 1912.
10. WEINLAND, E., Über den Glykogengehalt einiger parasitischer Würmer, in: Ztschr. Biol., Vol. 41, 1901.
11. —, Über Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei *Ascaris*, einen tierischen Gärungsprozeß, *ibid.*, Vol. 42, 1901.
12. —, Über die Stoffumsetzungen während der Metamorphose der Fleischfliege (*Calliphora vomitoria*), *ibid.*, Vol. 47, 1906.



Fig. 1.



Fig. 2.

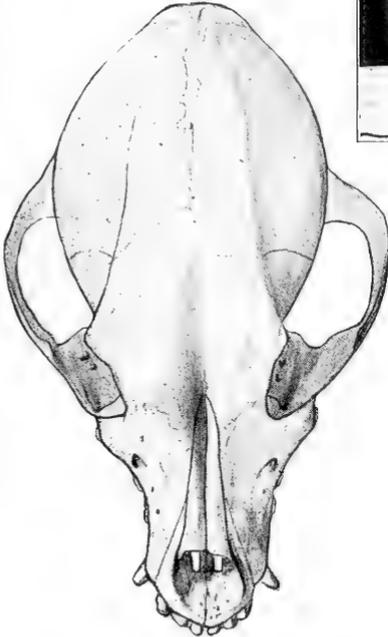


Fig. 4.



Fig. 3.

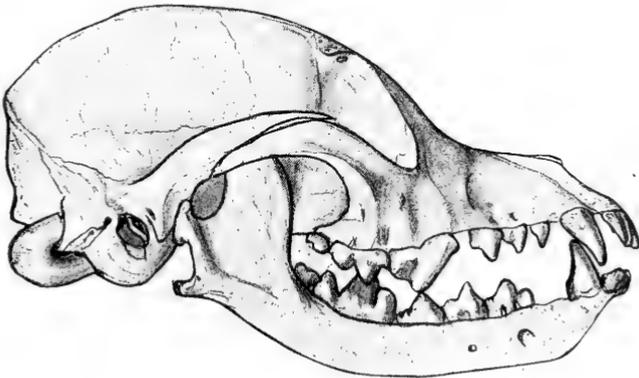
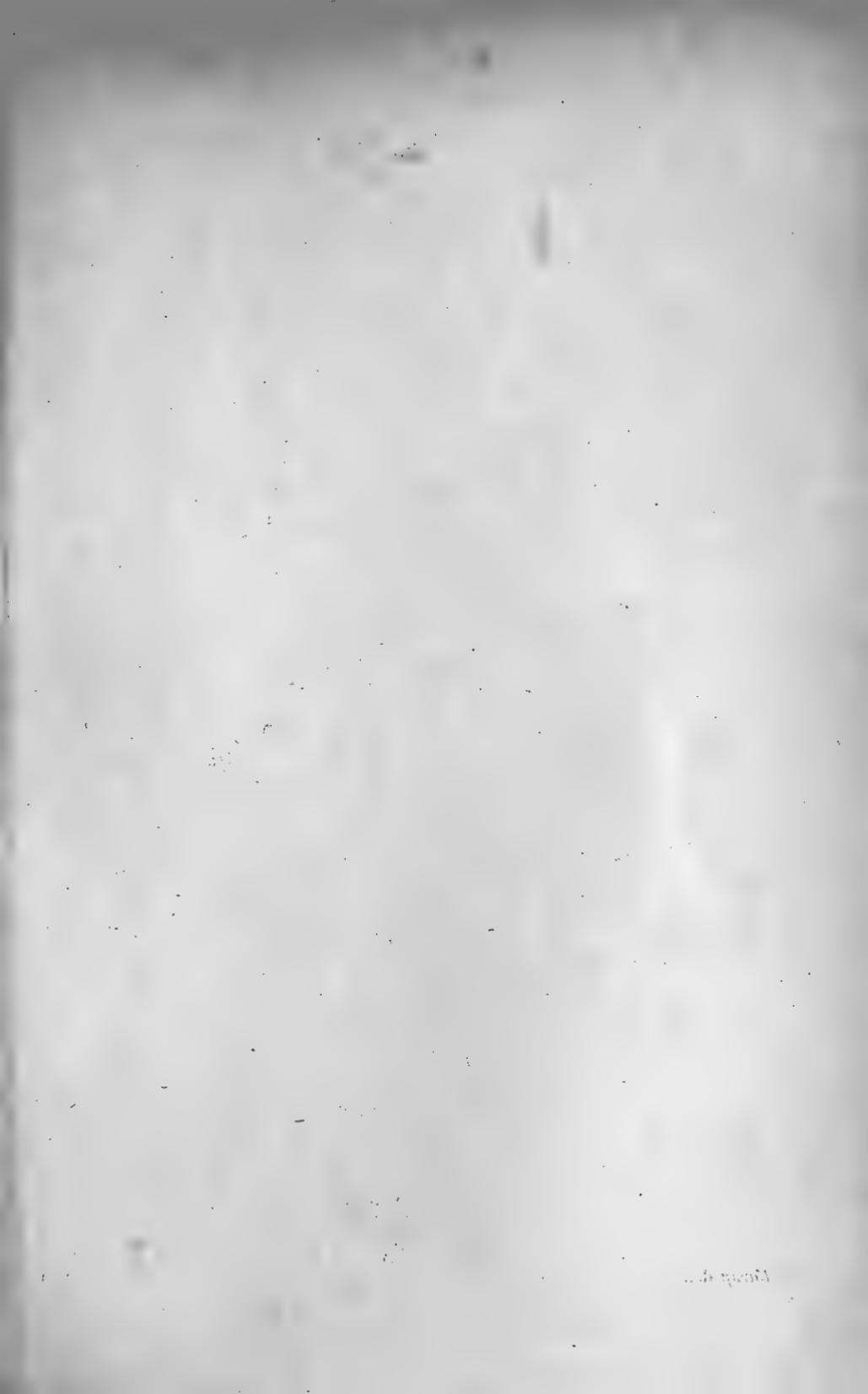
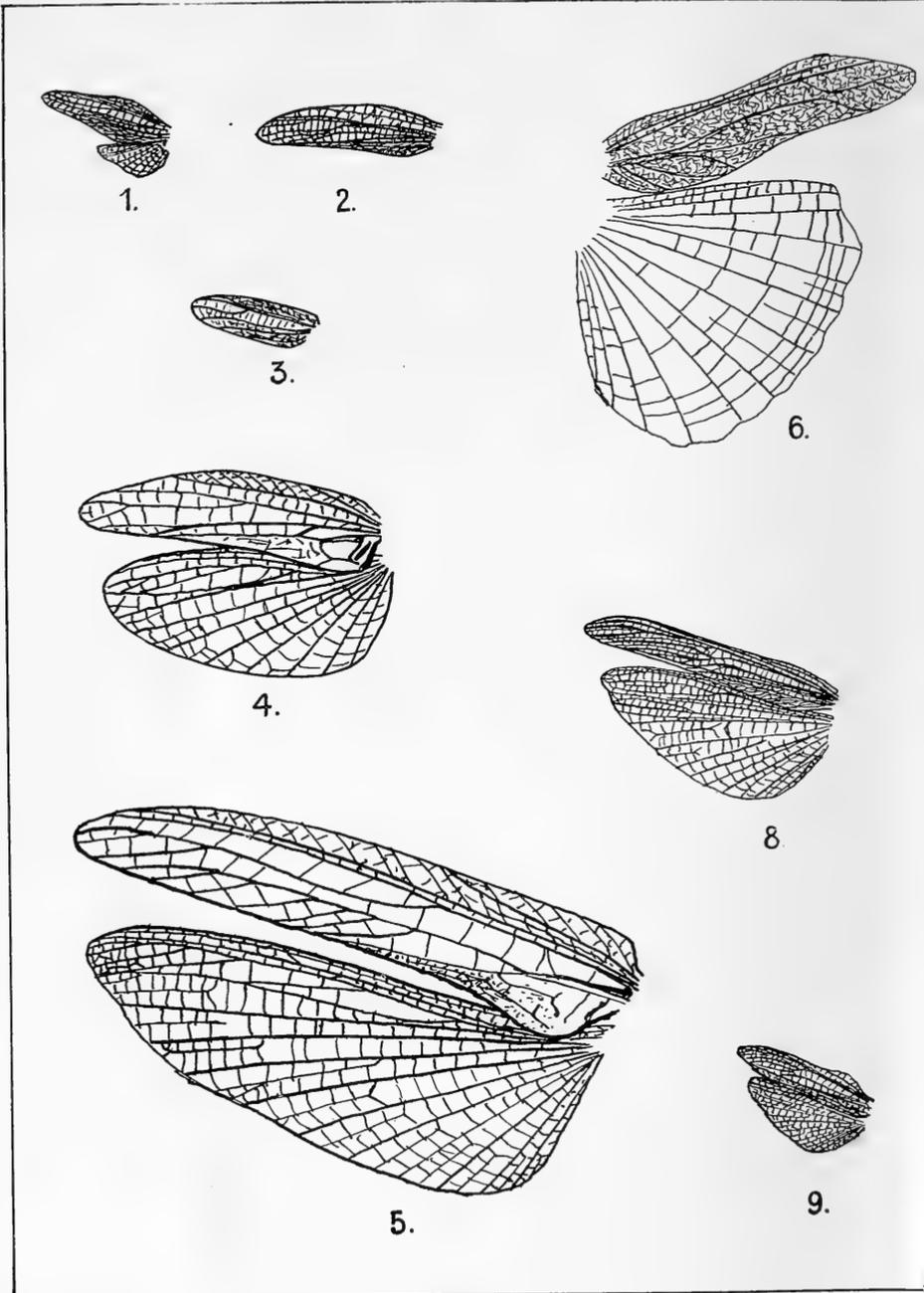
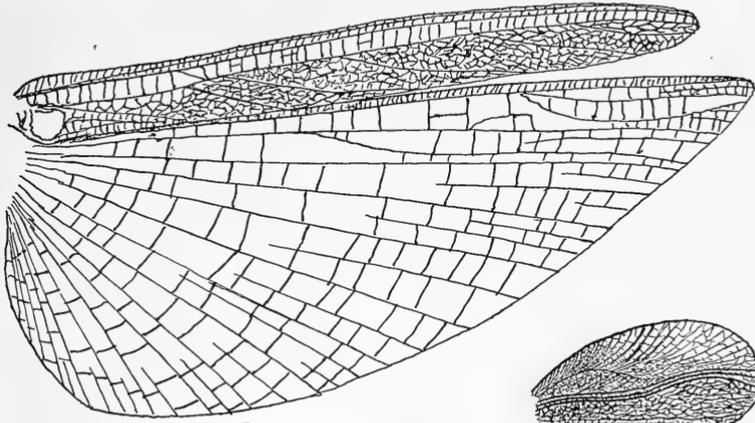


Fig. 5.

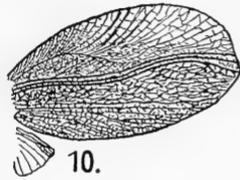




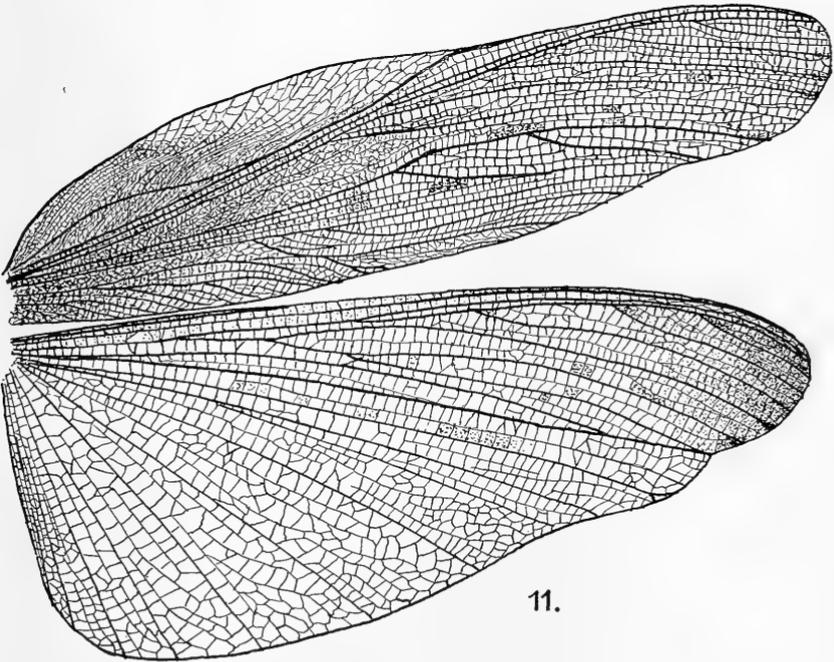




7.

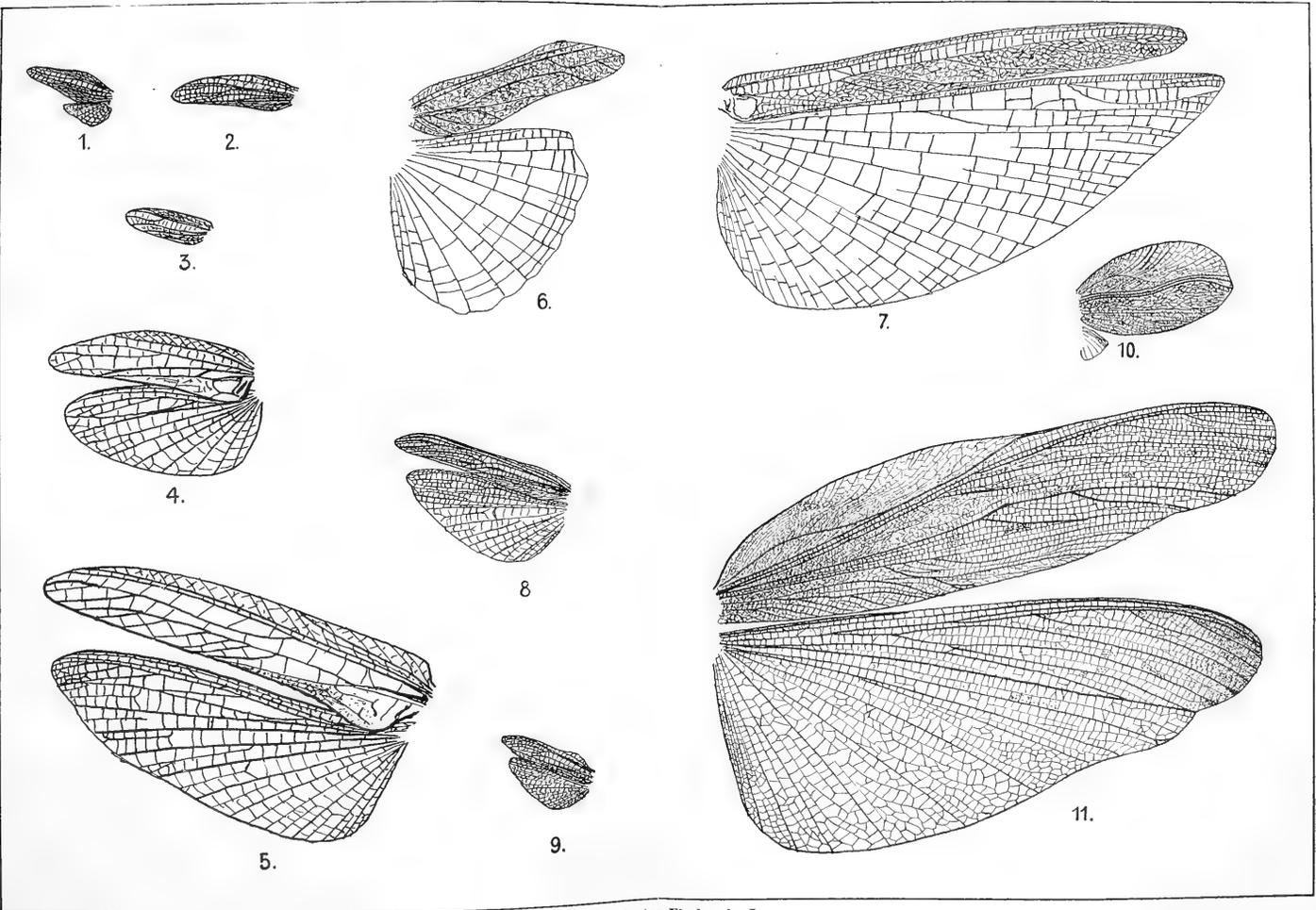


10.



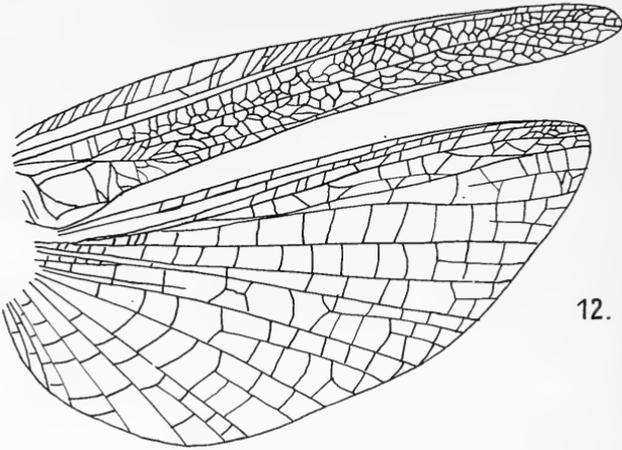
11.



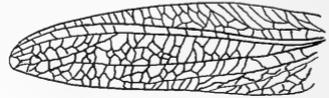




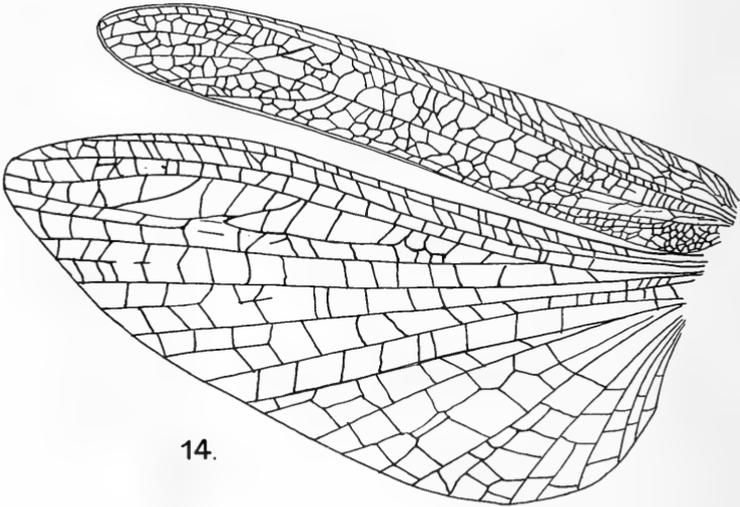




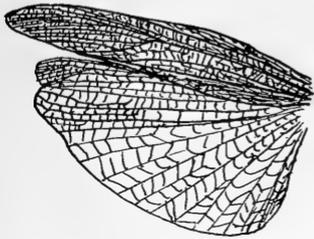
12.



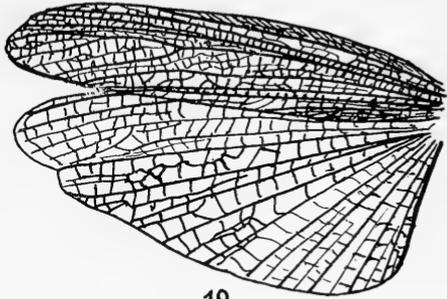
13.



14.



15.



19.



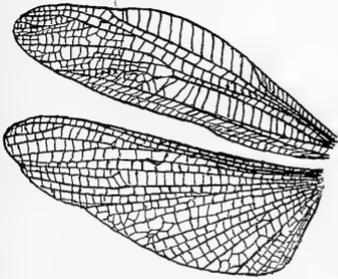
16.



17.



18.



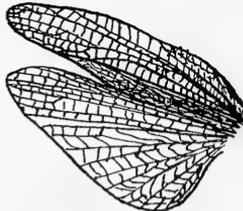
20.



22.



21.

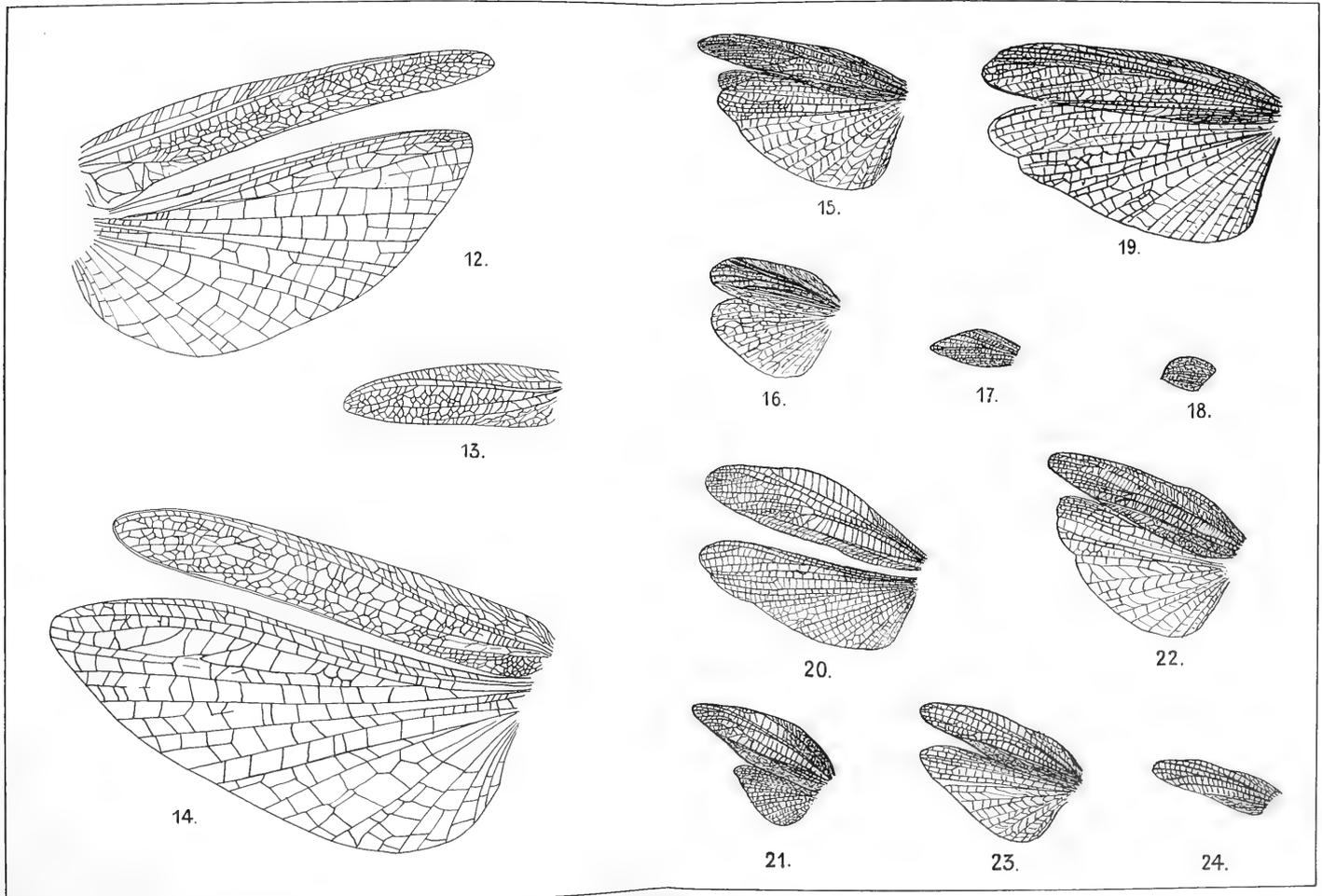


23.

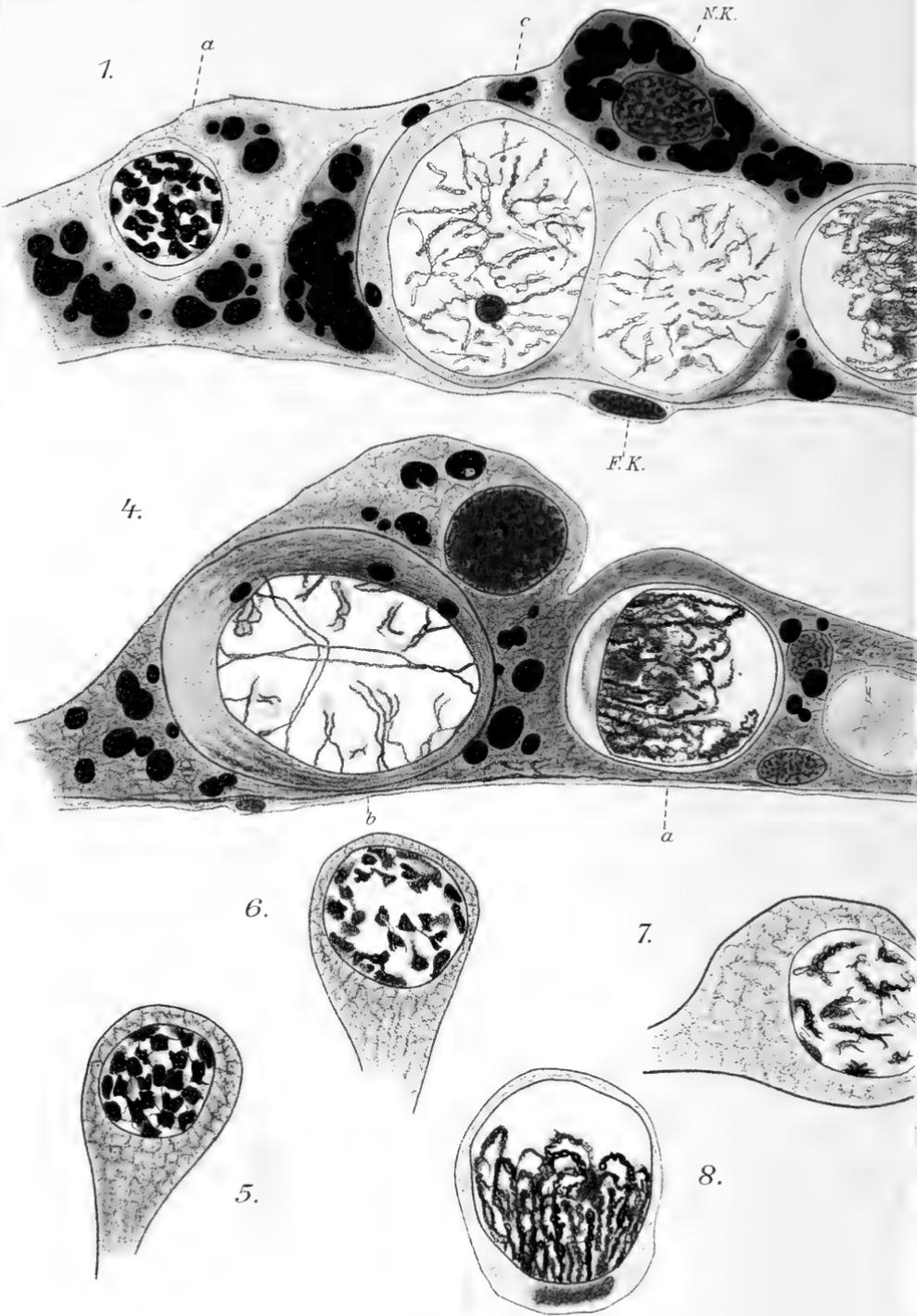


24.

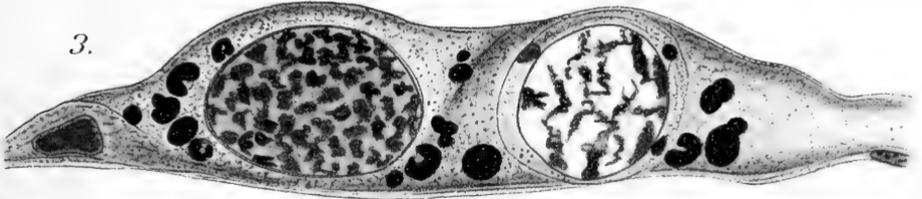




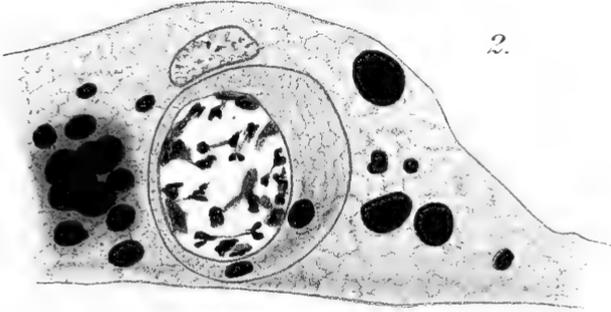




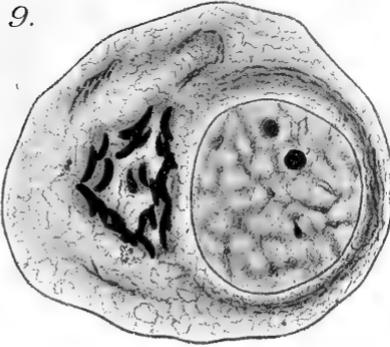
3.



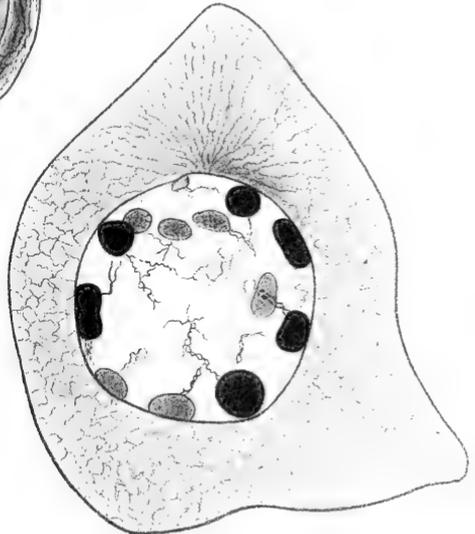
2.



9.



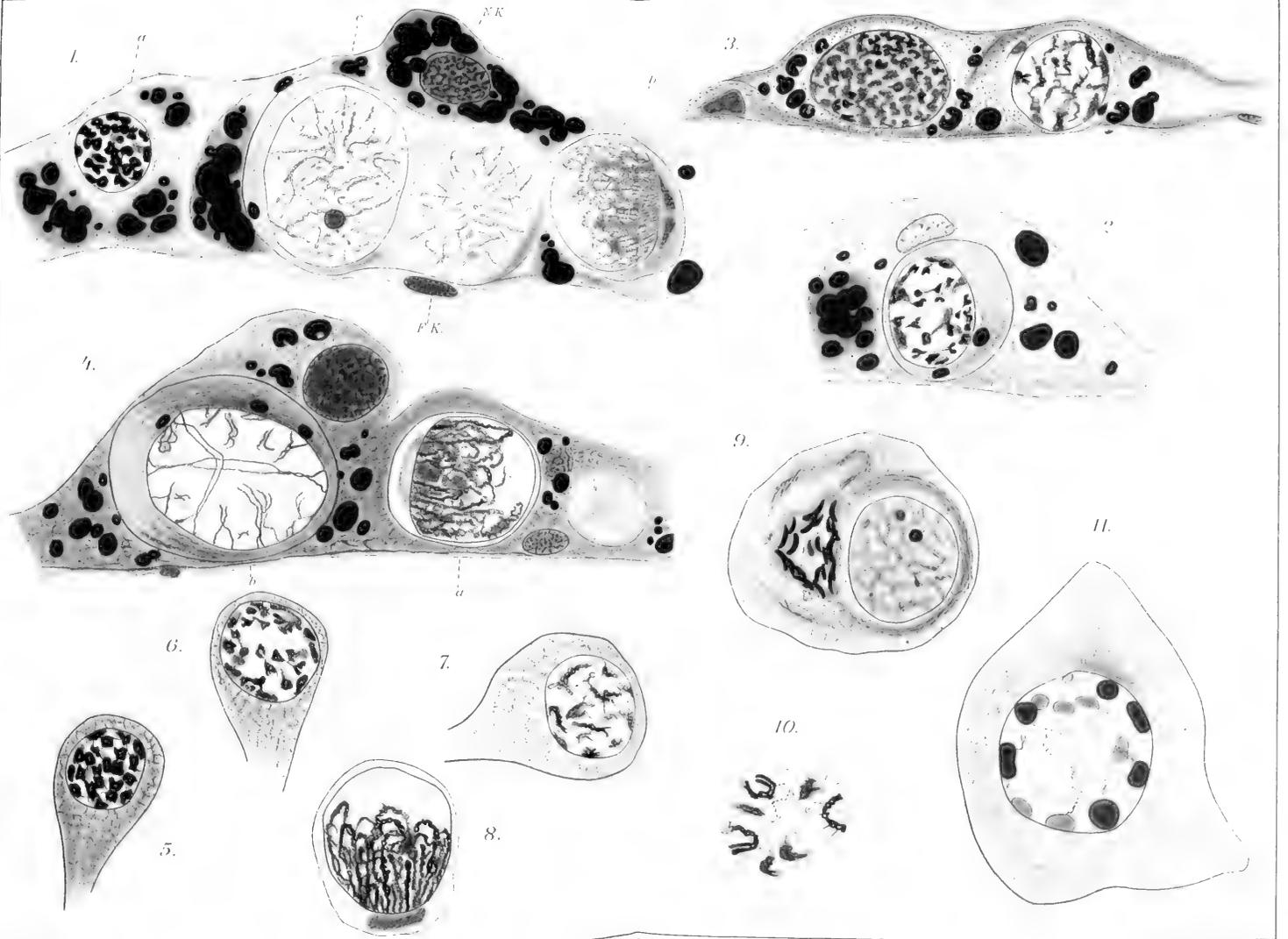
11.



10.



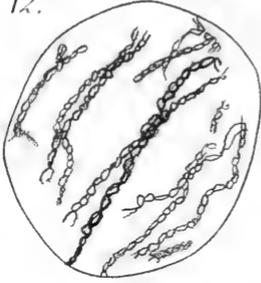




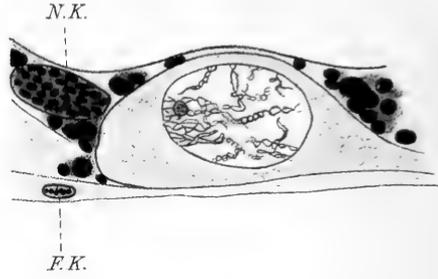




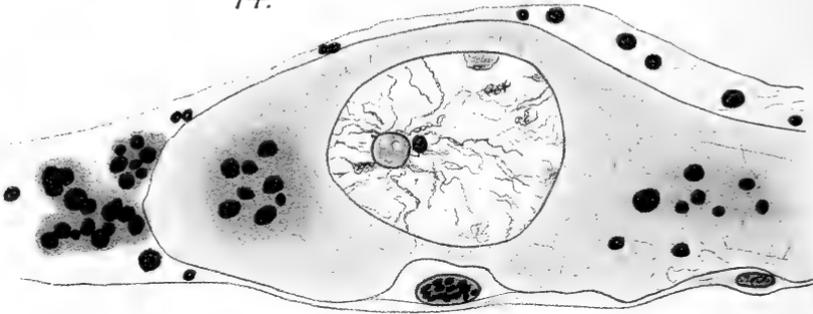
12.



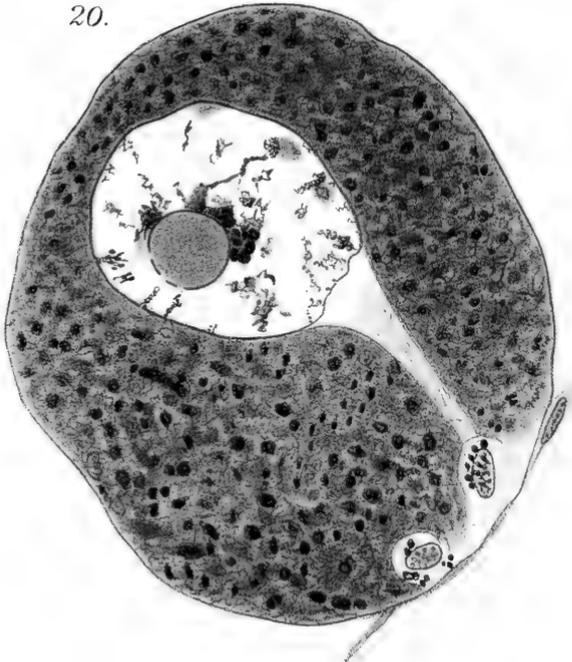
13.



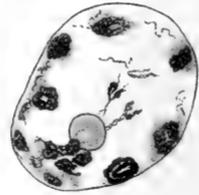
14.

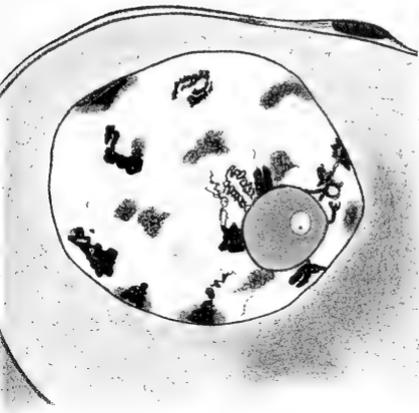
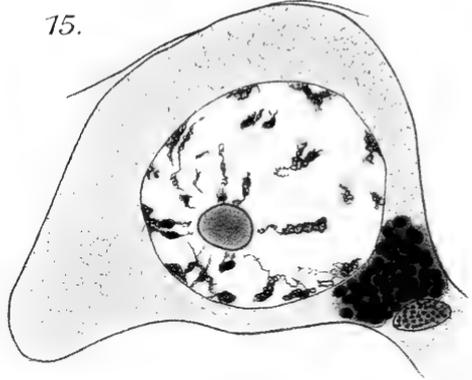
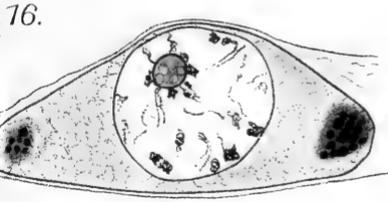


20.

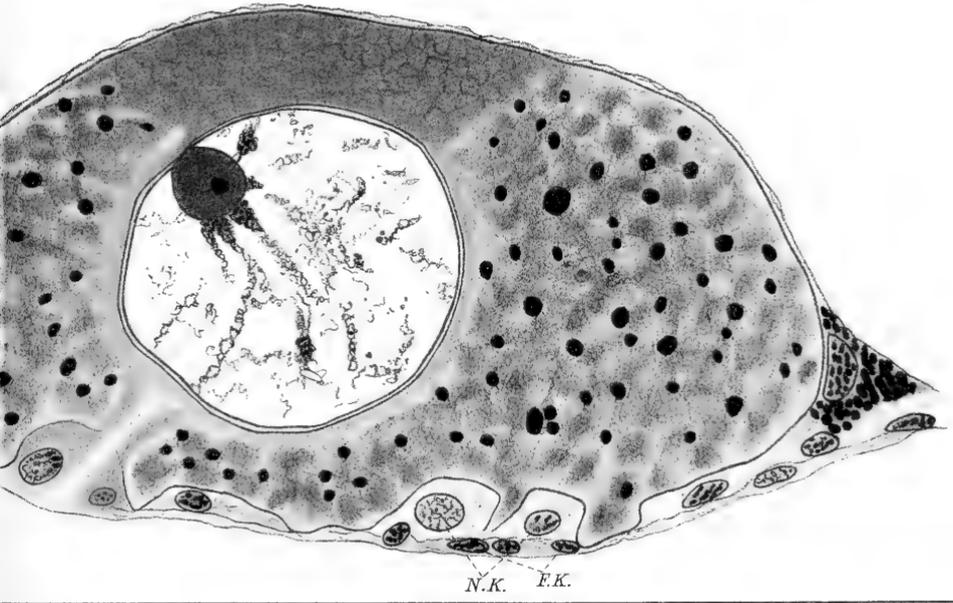


17.



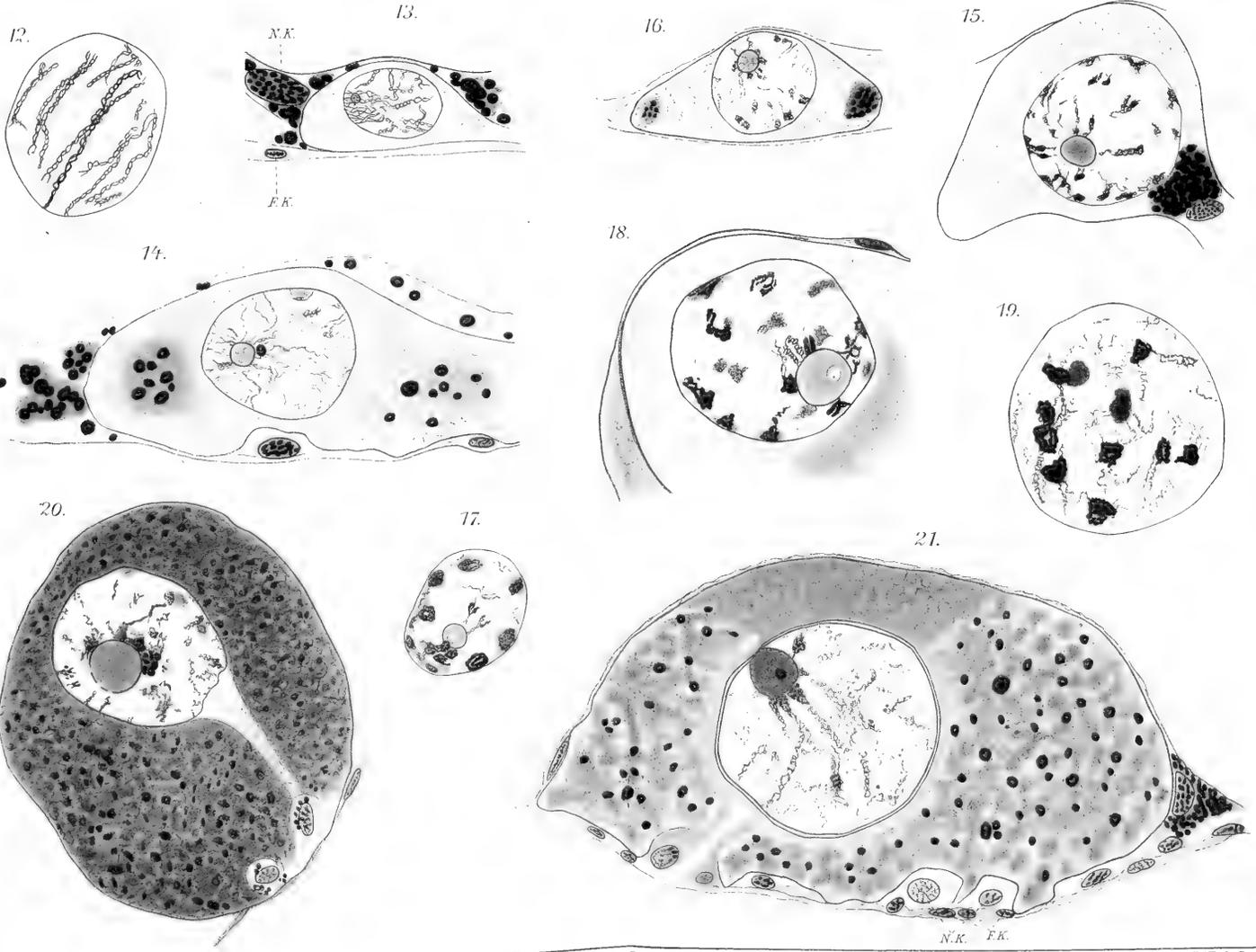


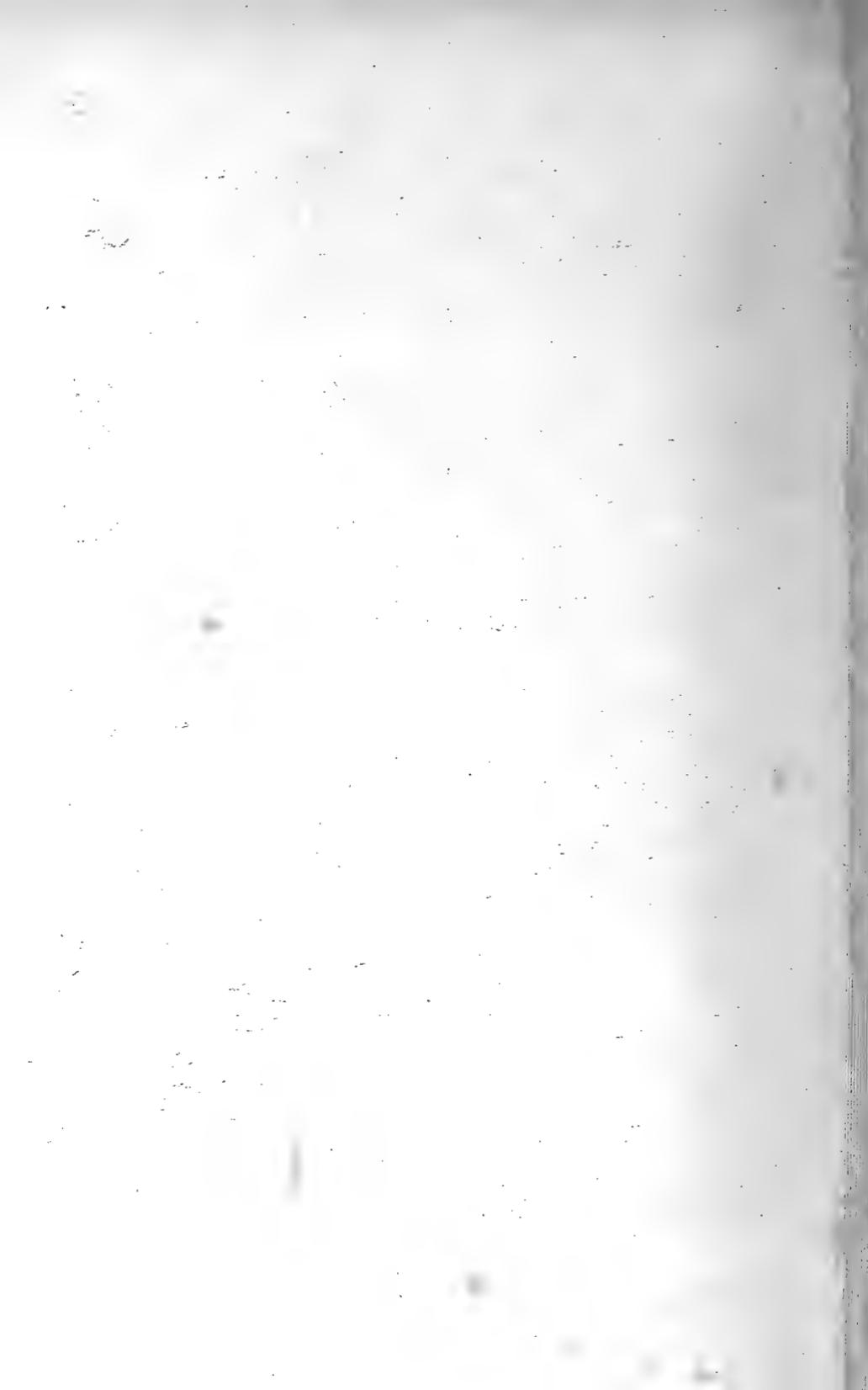
21.



N.K. F.K.

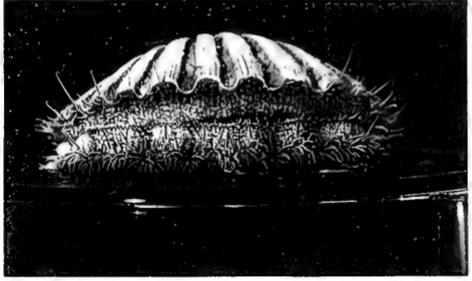




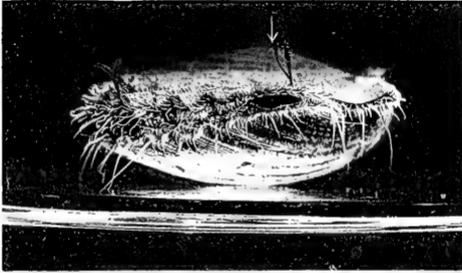




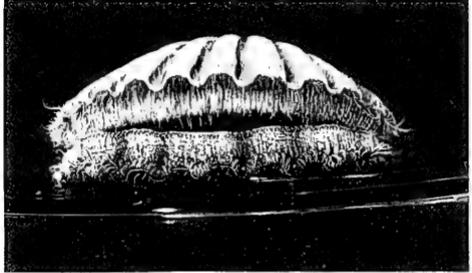
4 a.



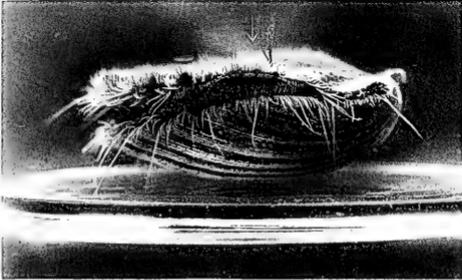
4 b.



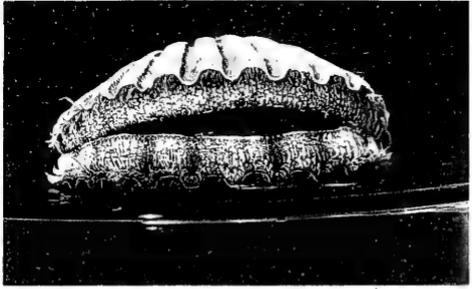
1.



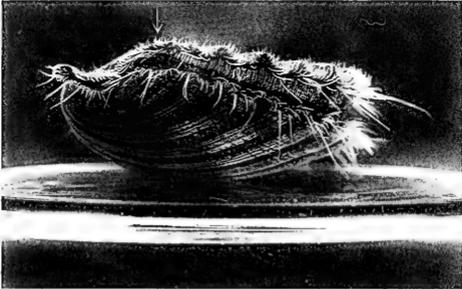
4 c.



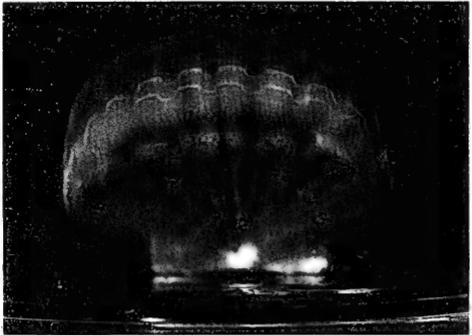
2.



4 d.



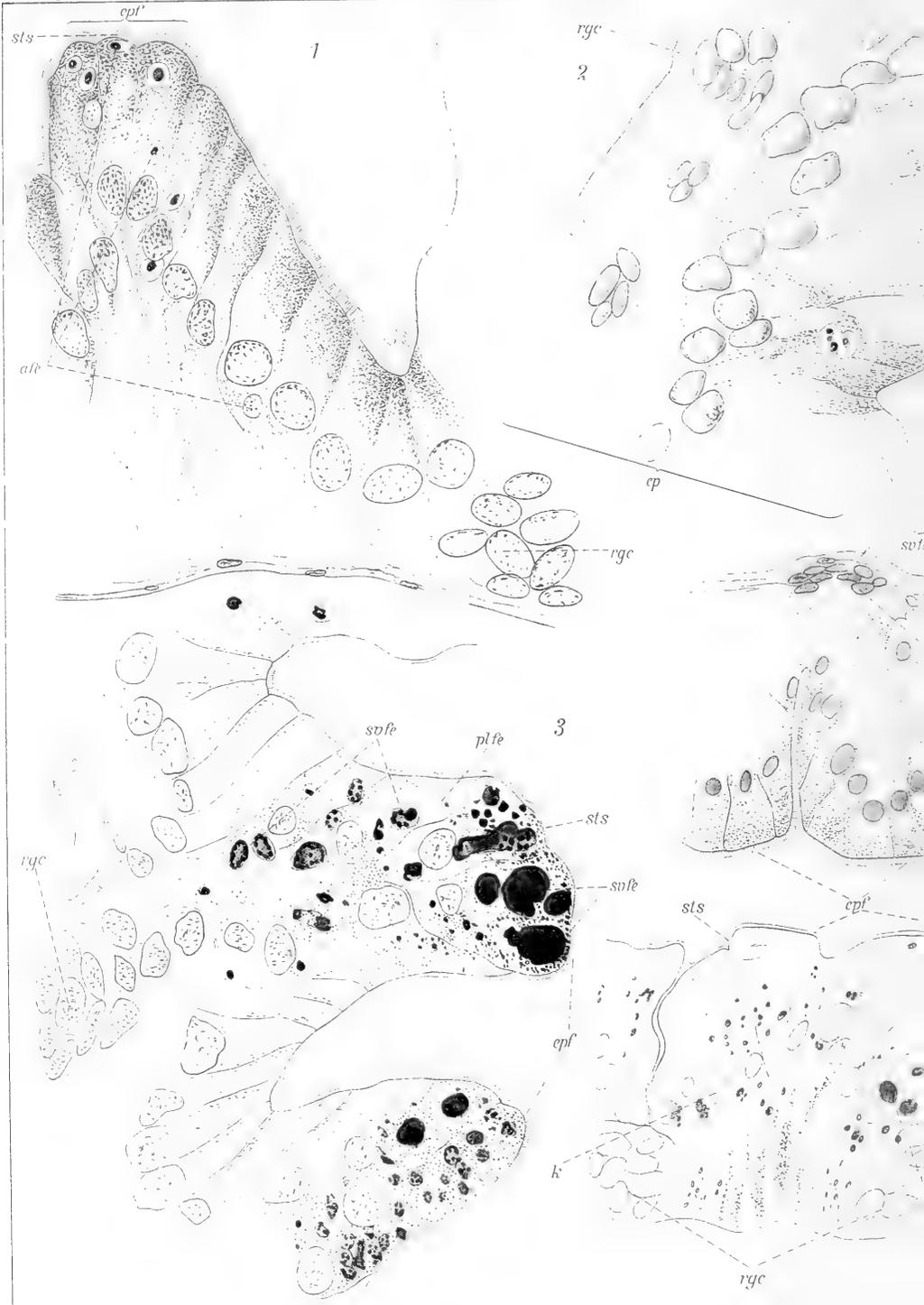
3.



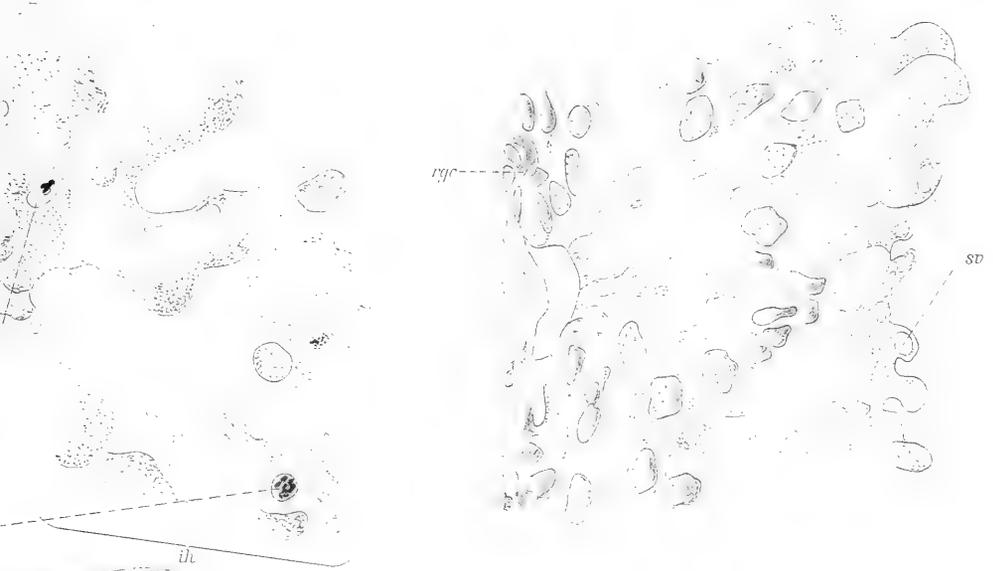
4 e.

V. Bauer.

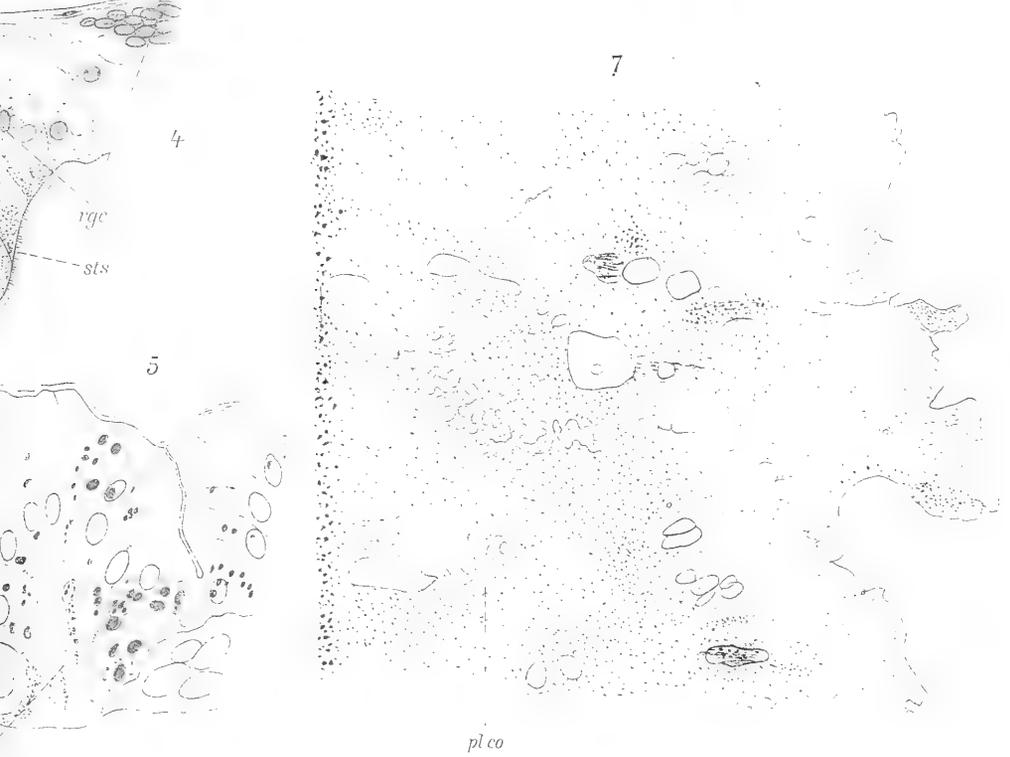
J. B. Obernetter, München, reprod.



6

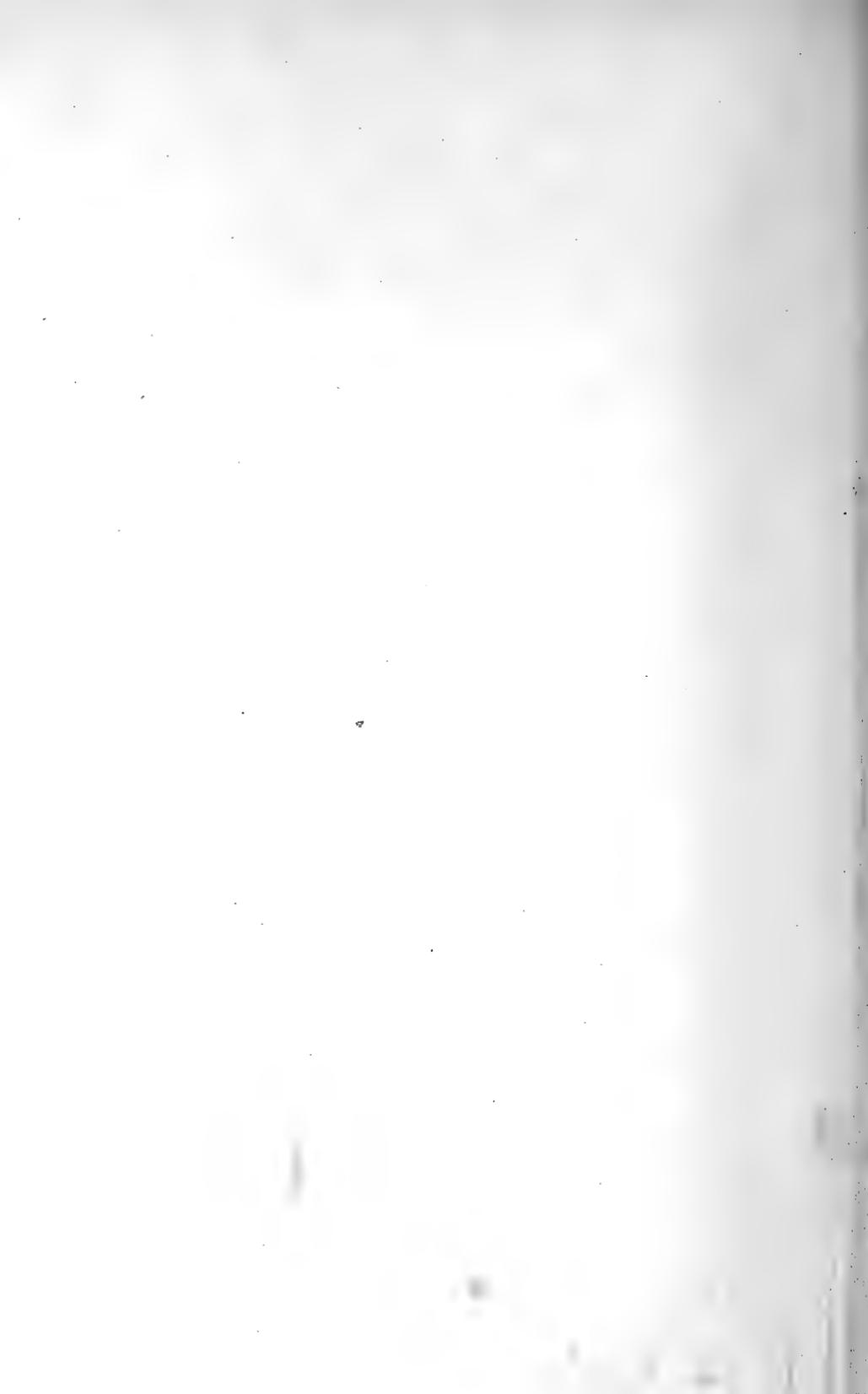


7

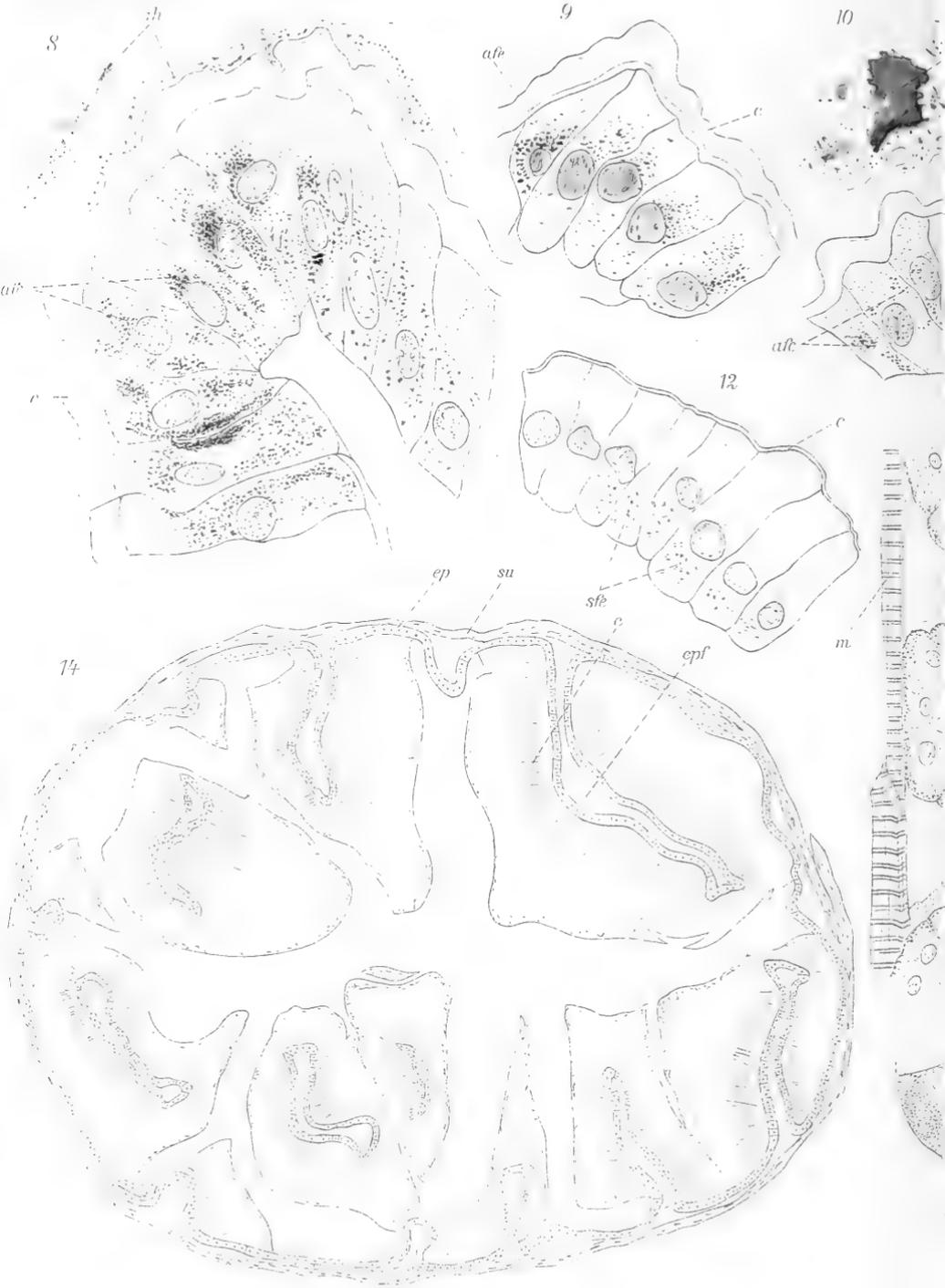


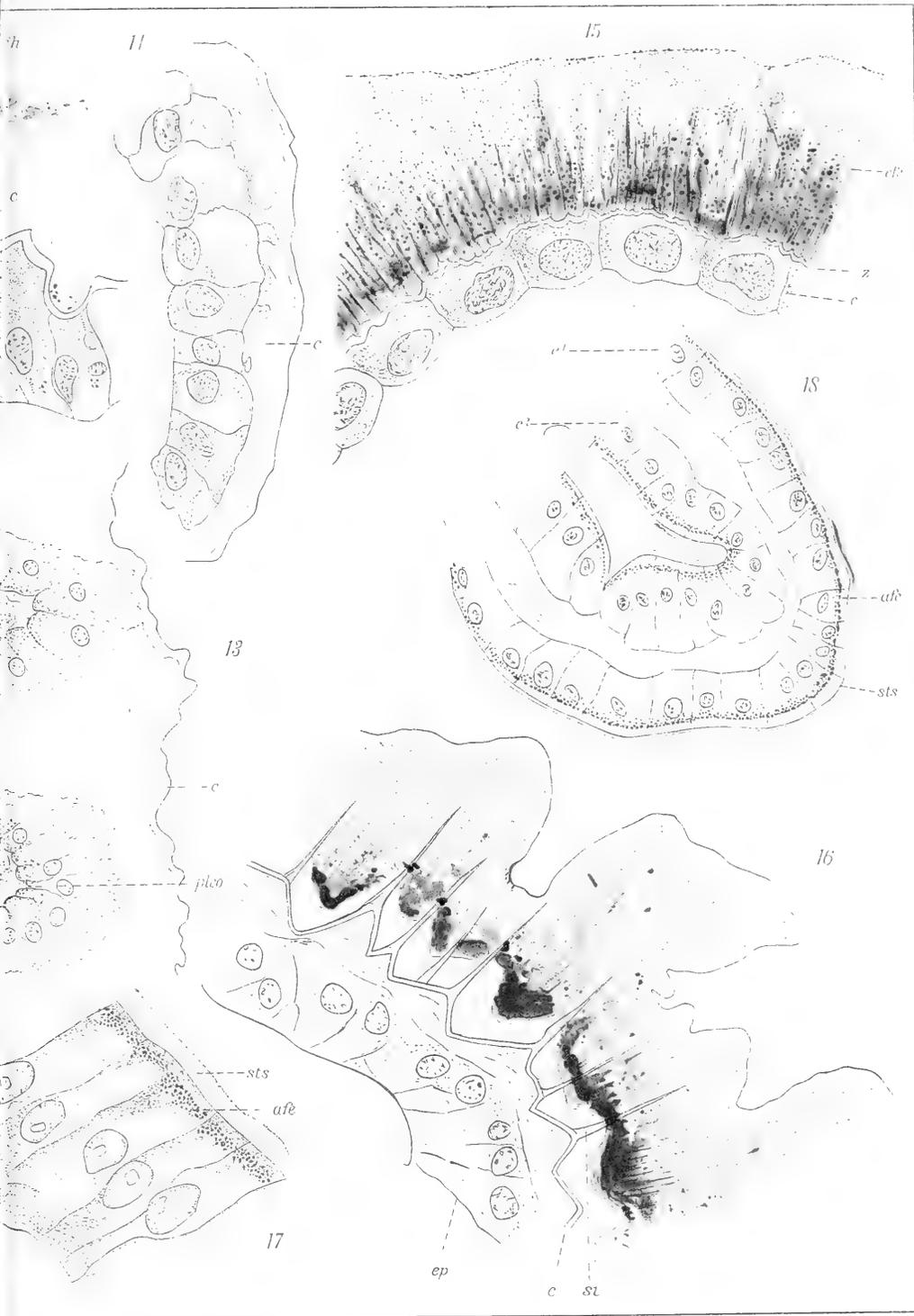












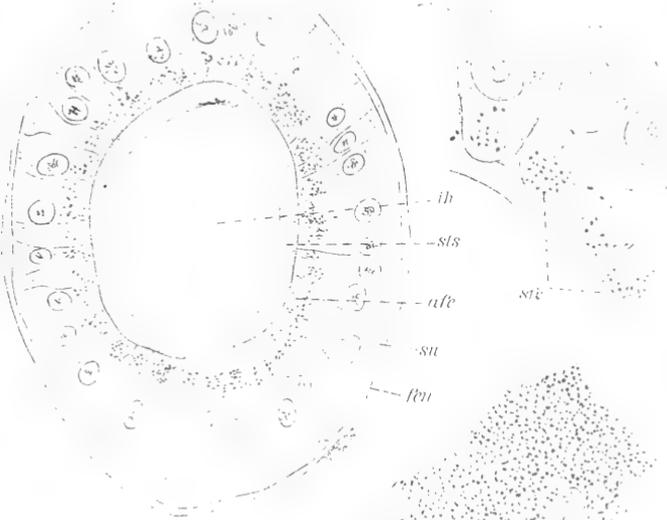






19

20

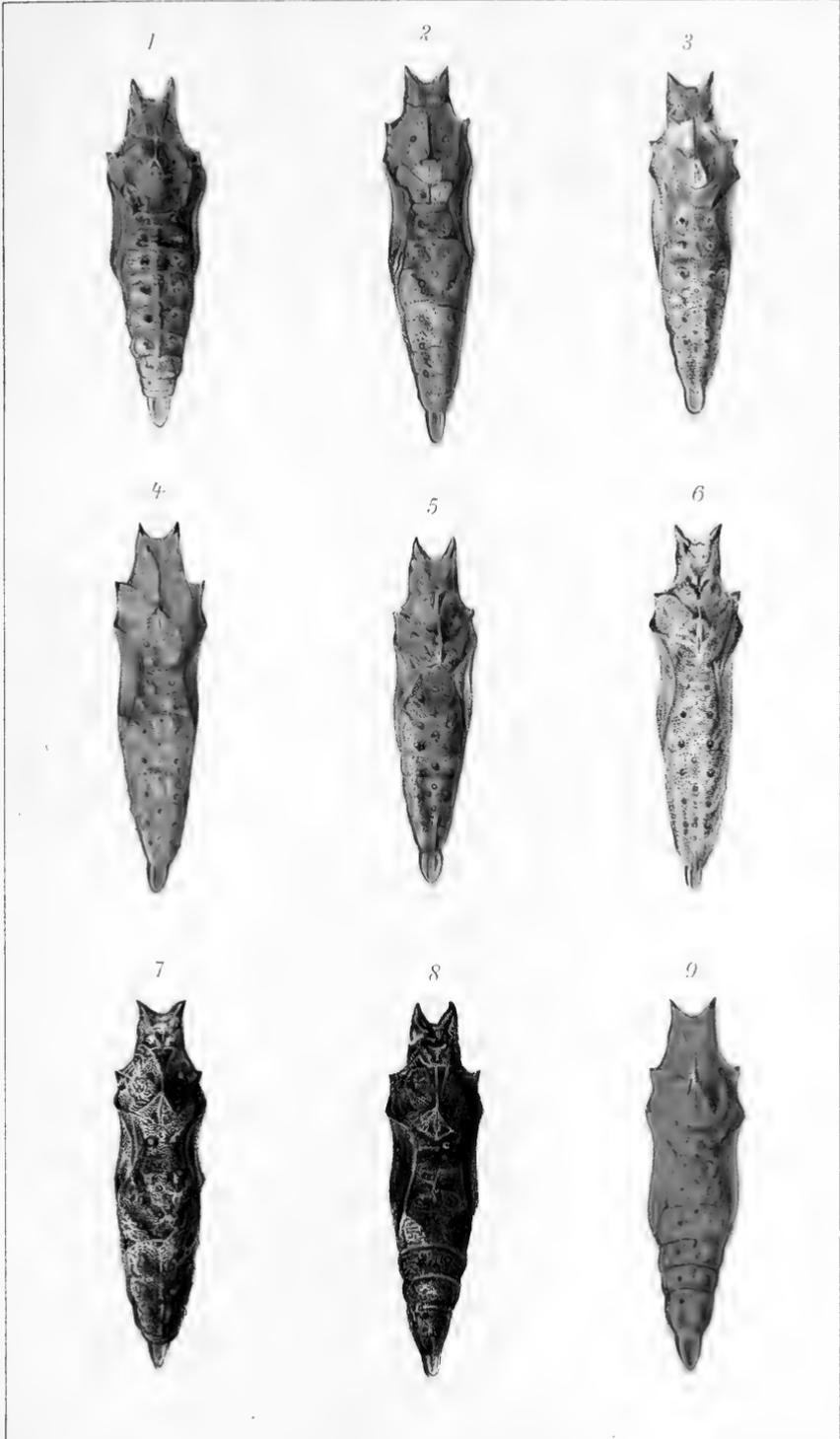


21

22

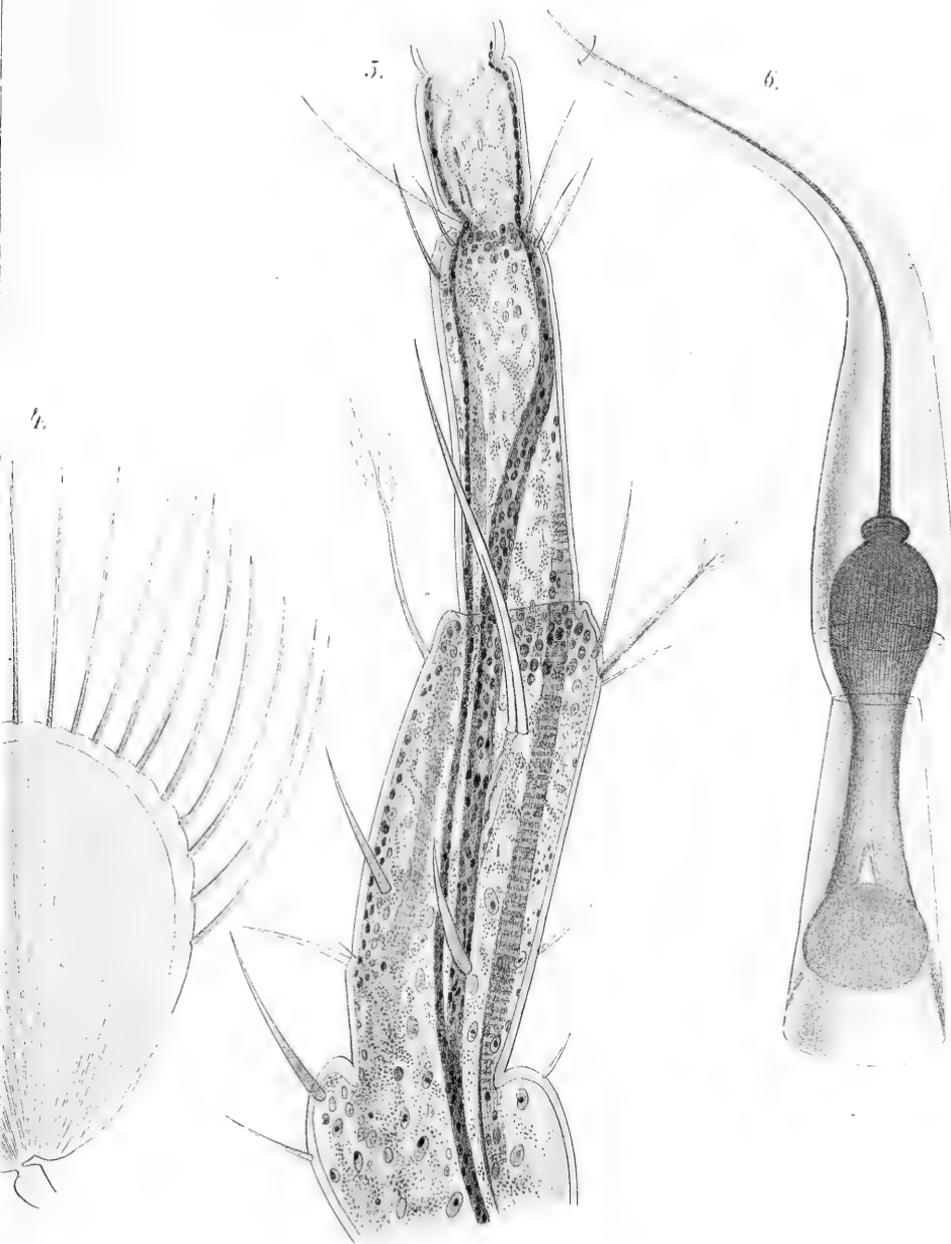
















Engels 11

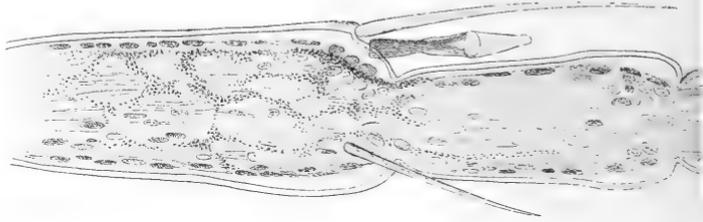
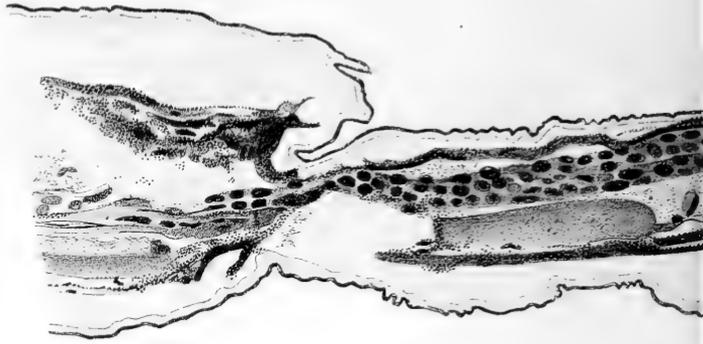
Carlson 221 Gustav Fischer 221

Erli Anat. Z. Gilbert 221

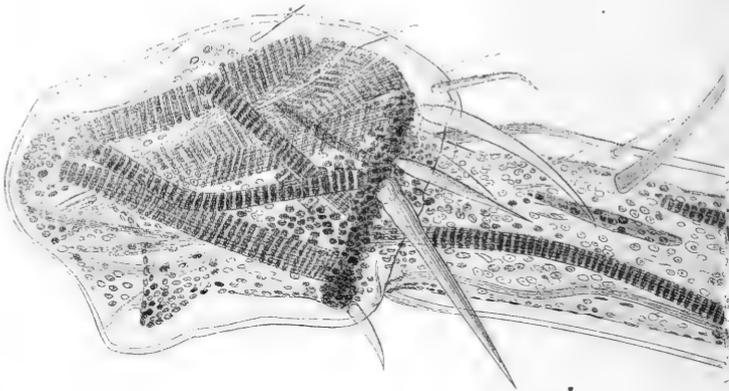


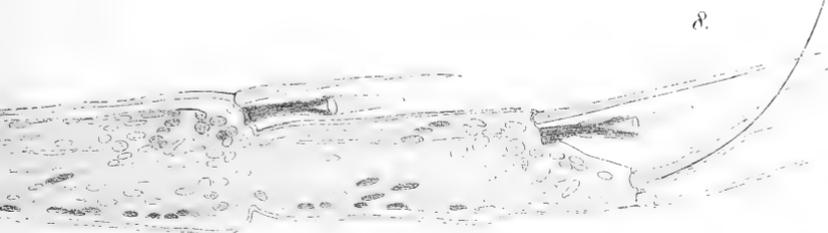
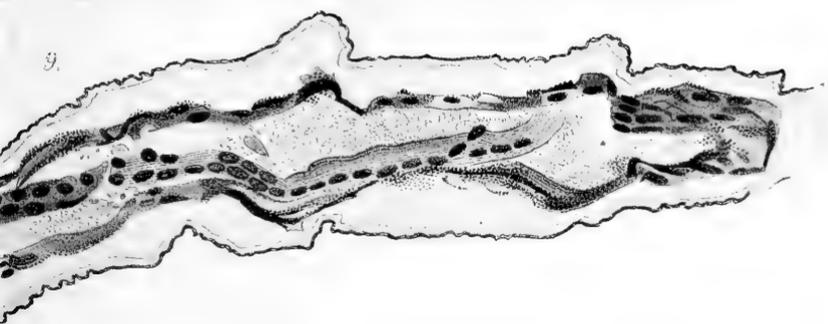


7.

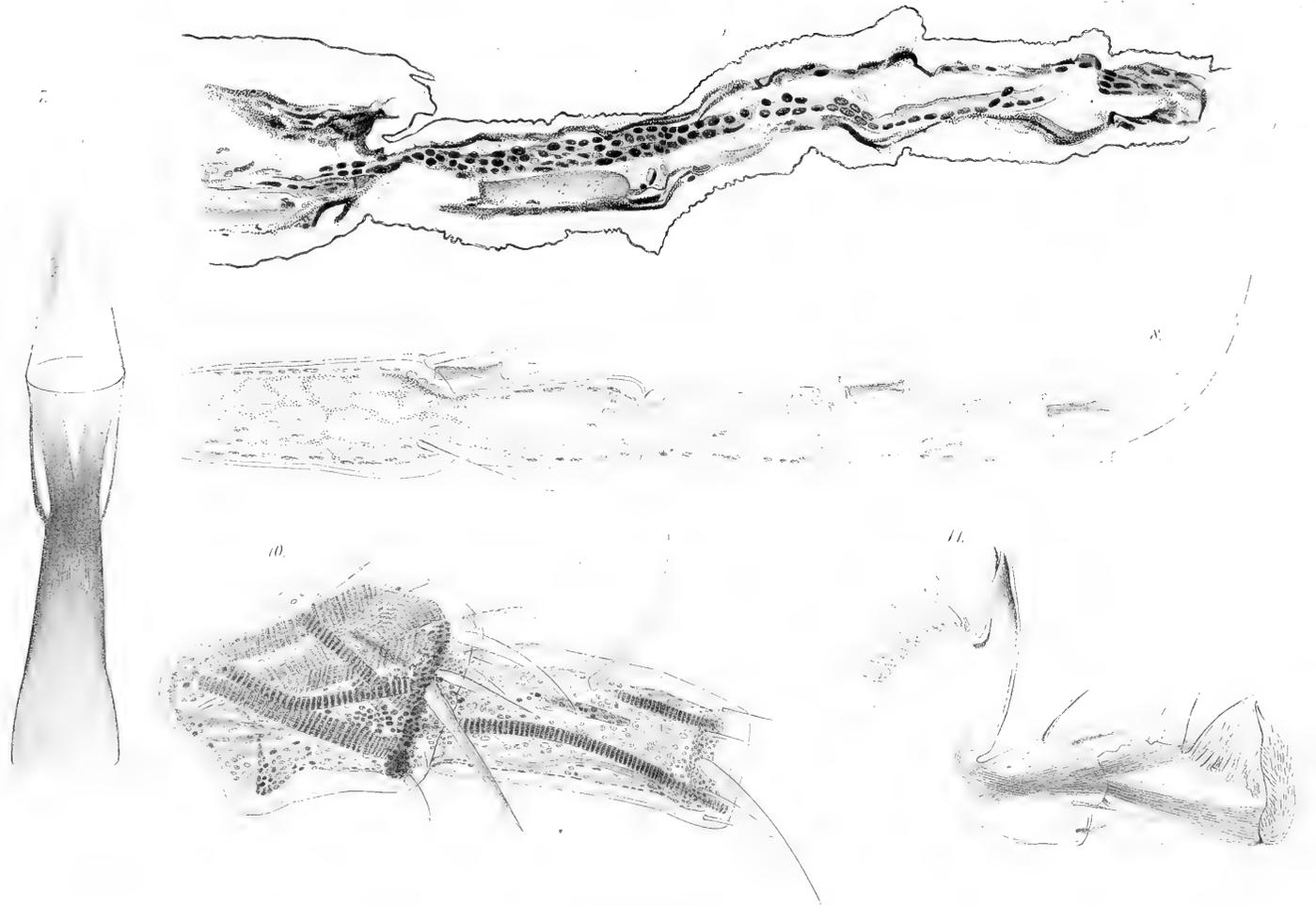


10.





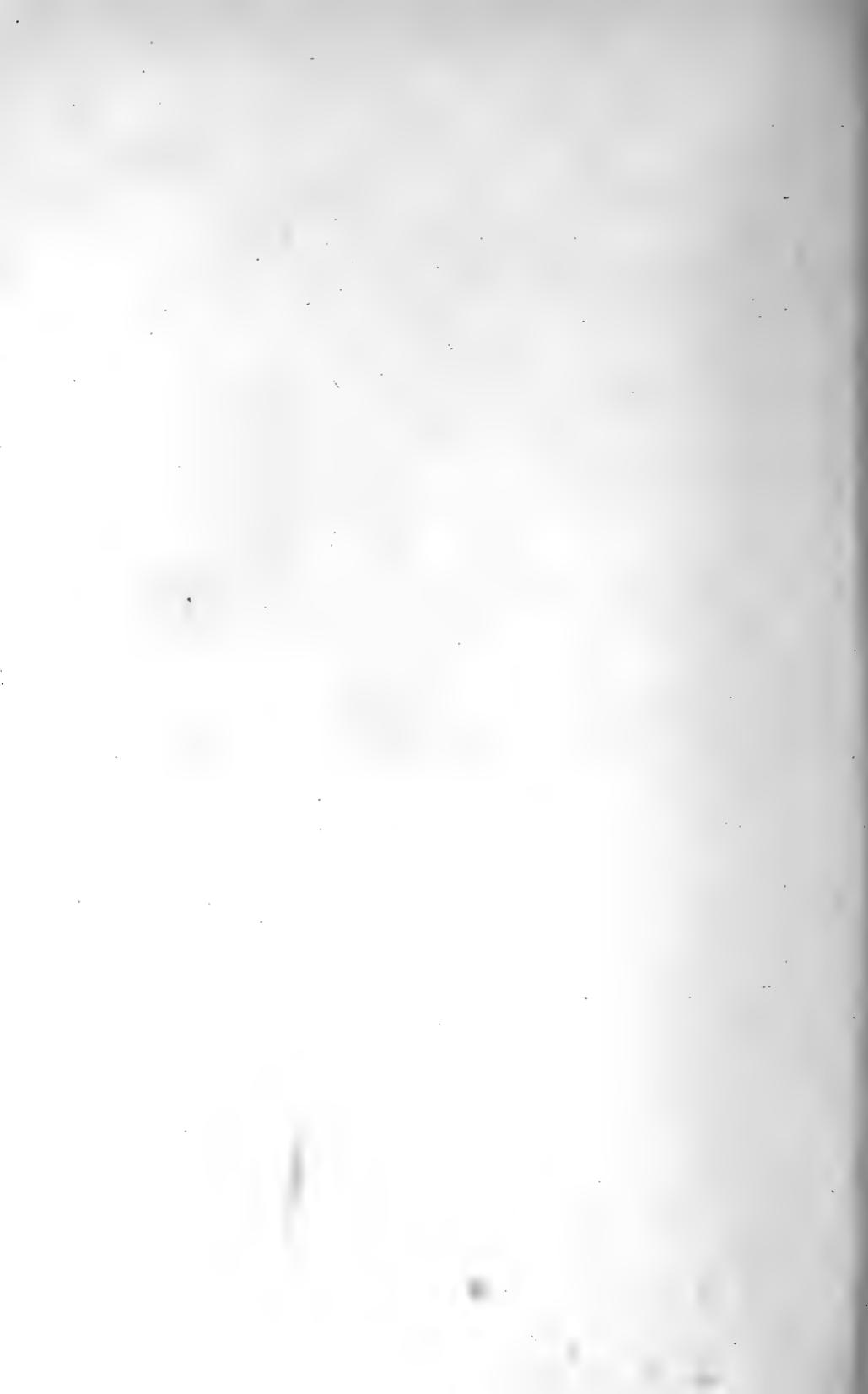


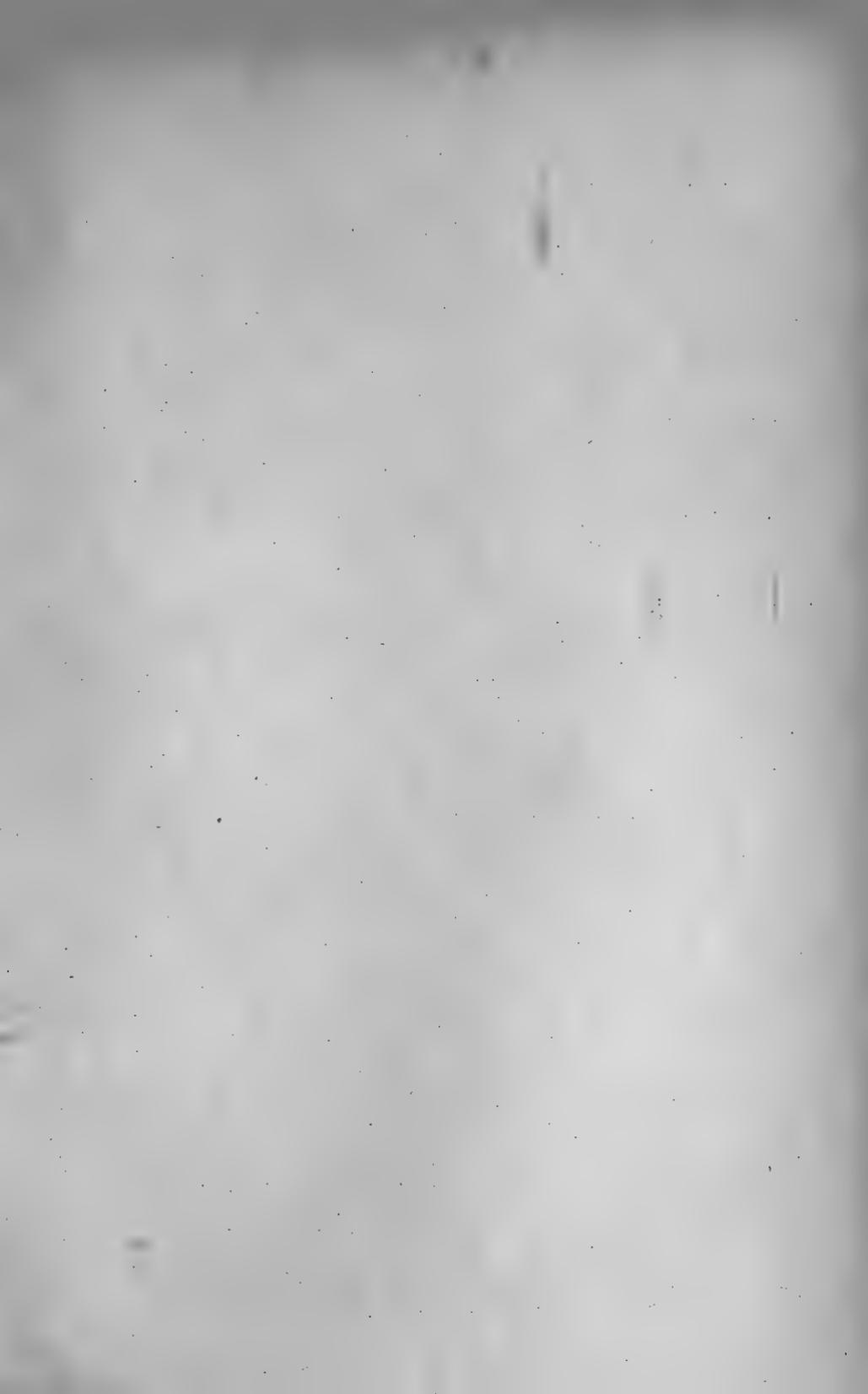


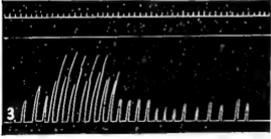
Engels gez.

v. Lis. u. Gustafsson.

Lith. Anst. v. A. Sittsch. Jena.







1



2



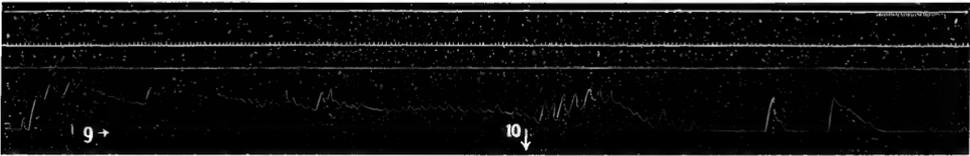
4



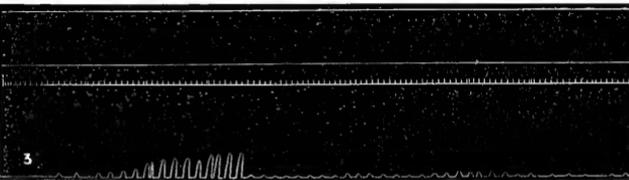
6



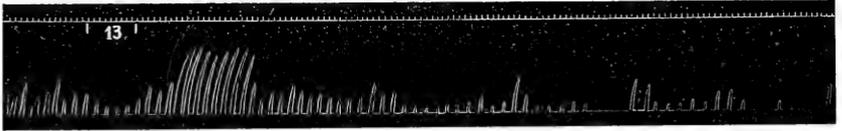
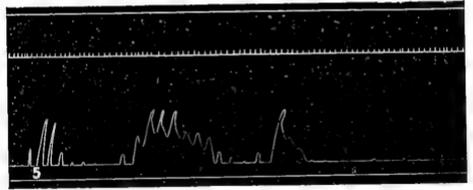
7



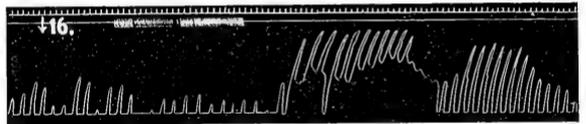
11



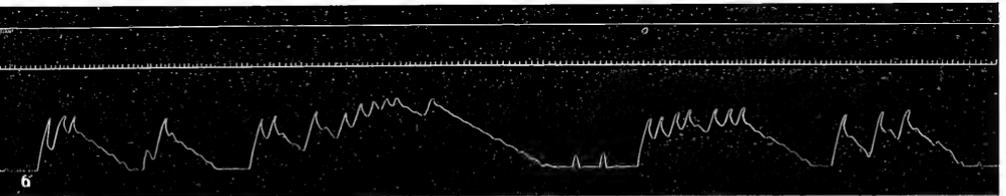
13



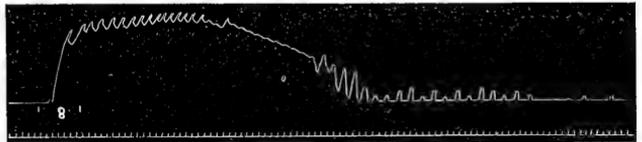
5



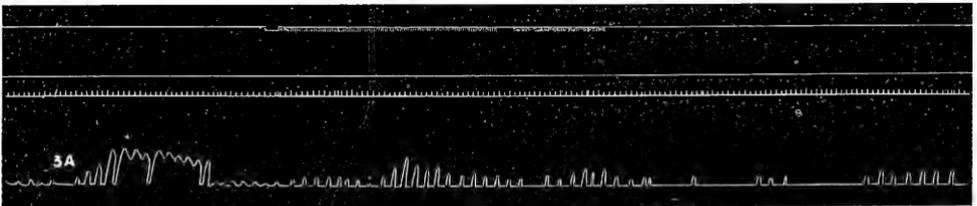
8



10

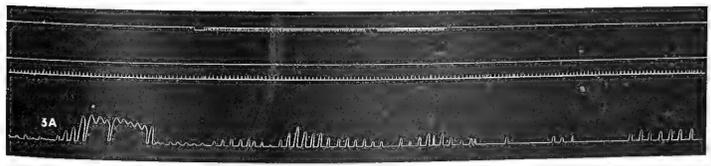
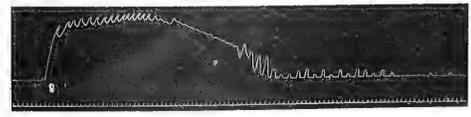
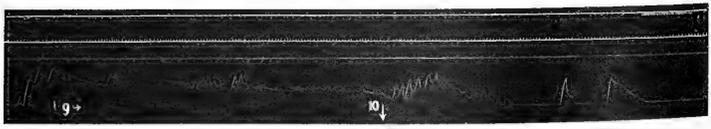
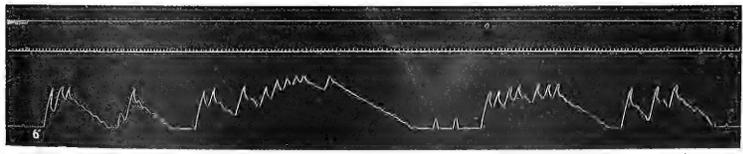
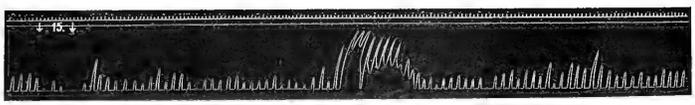
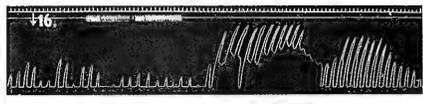
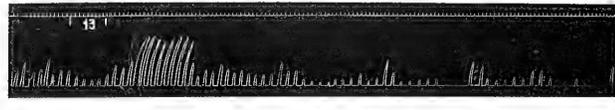
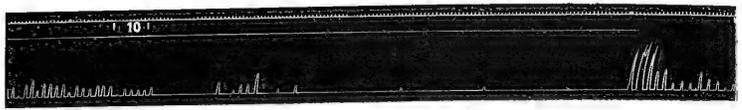
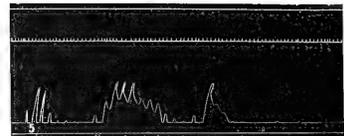
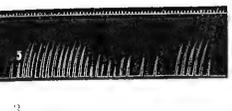
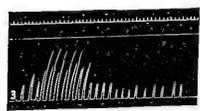


12



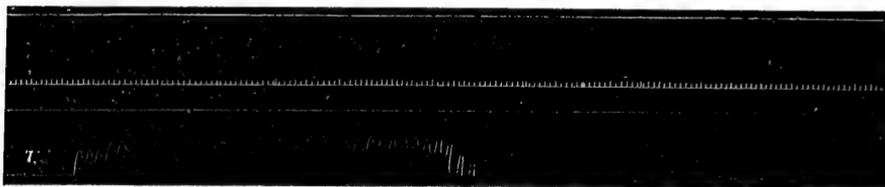
14











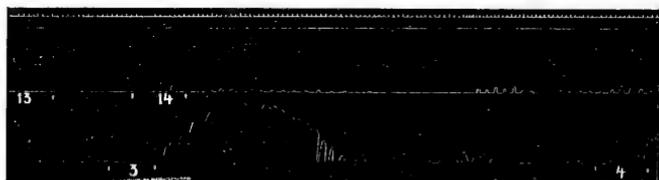
15



18



19



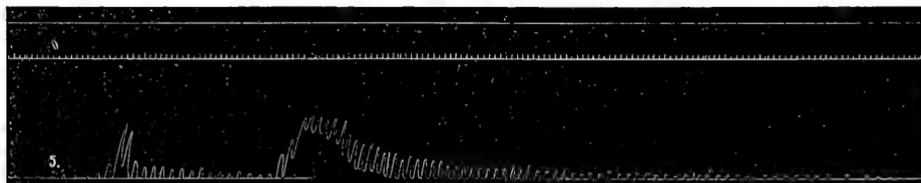
17 (13-14)
20 (3)

21 (4)

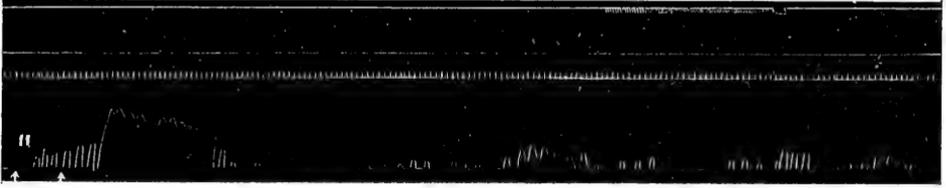


22

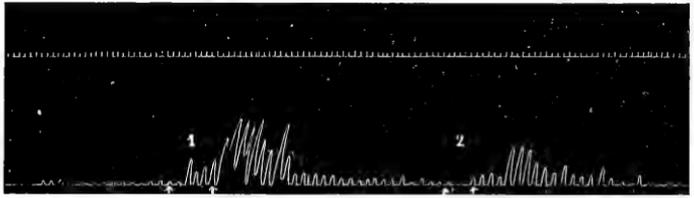
23



27



16

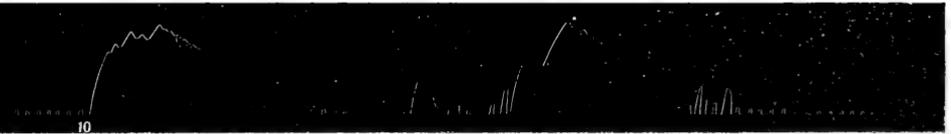


25

26

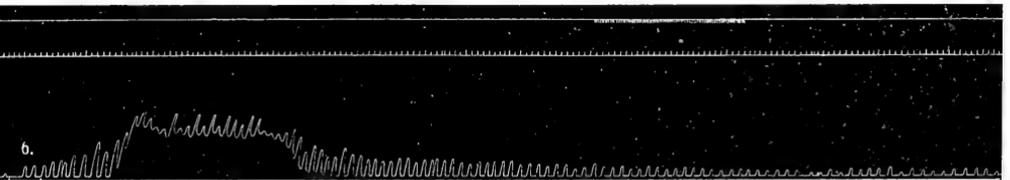


14'



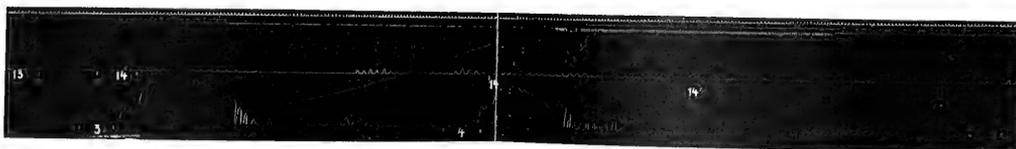
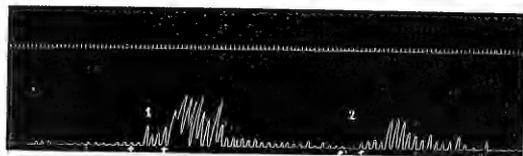
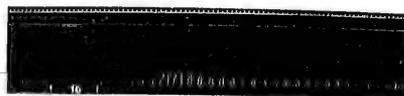
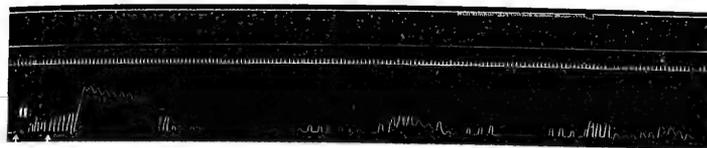
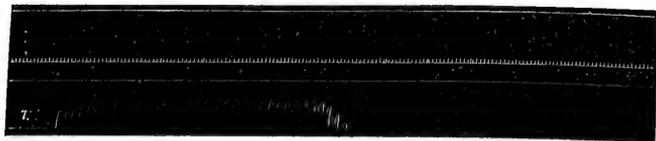
10

24



6.

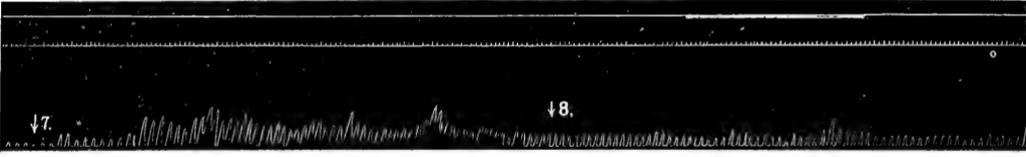




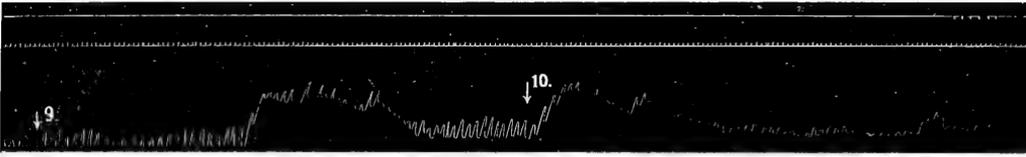
20 (3)



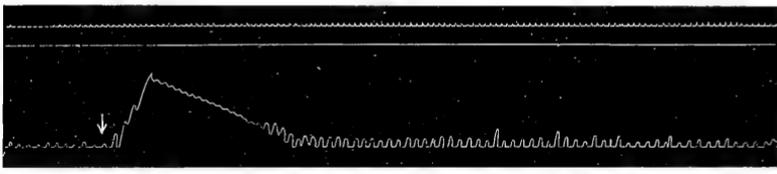




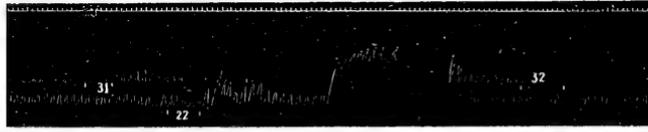
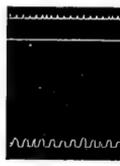
29 30



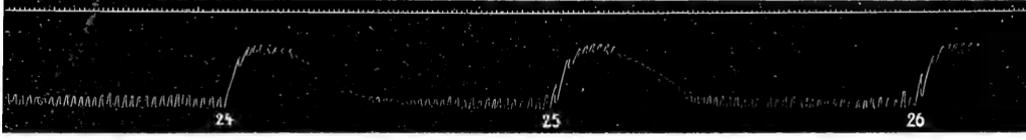
31 32



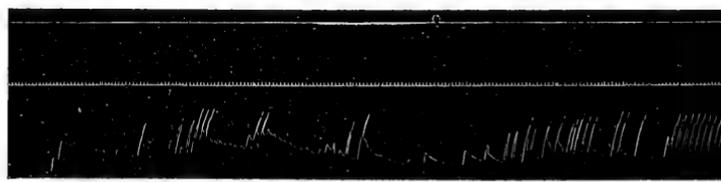
34



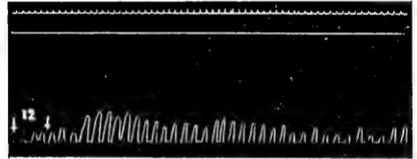
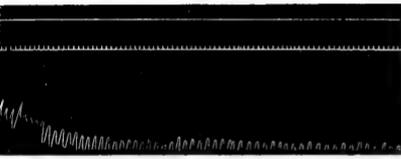
43 (31) 39 (22) 44 (32)



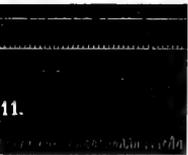
40 41 42



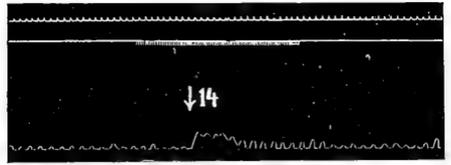
45



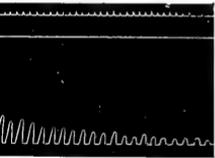
35



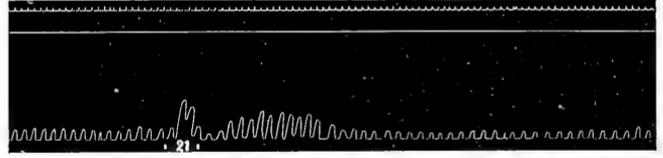
11.



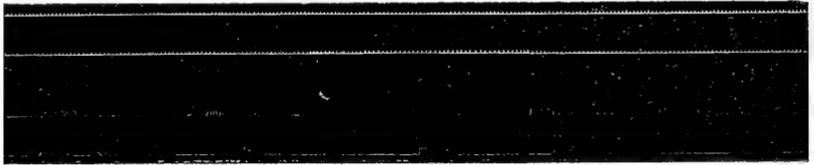
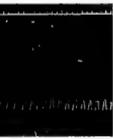
36



37



38



48

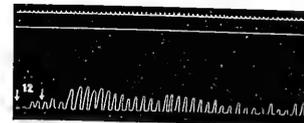






29

30



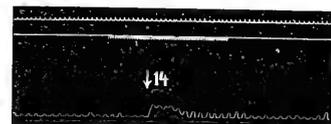
35



31

32

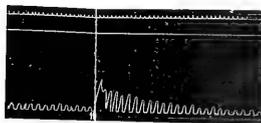
33



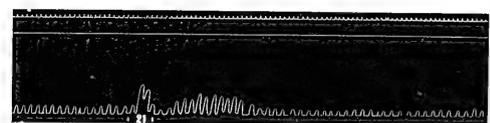
36



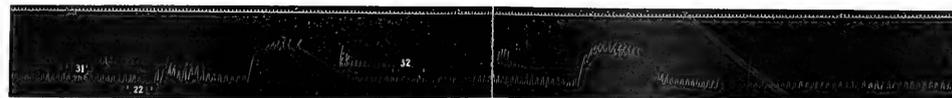
31



37



38



43 (31) 30 (22)

44 (32)



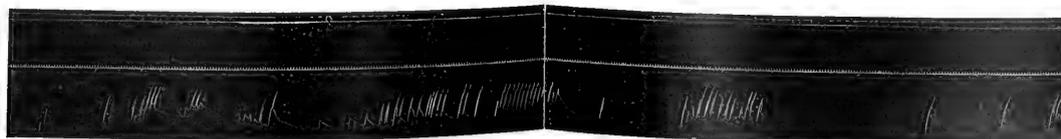
40

41

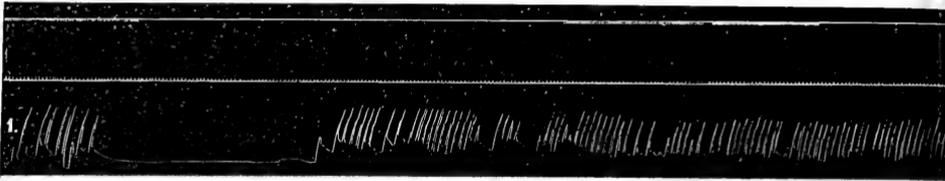
42



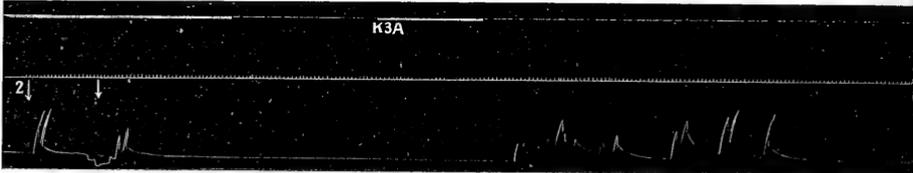
48



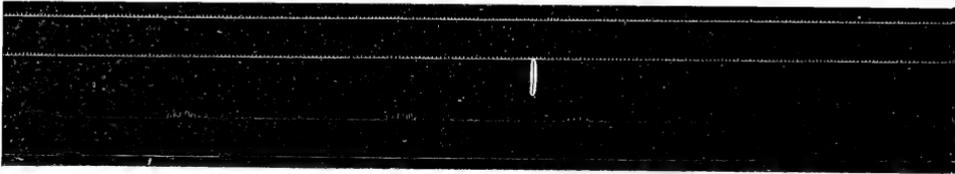
45



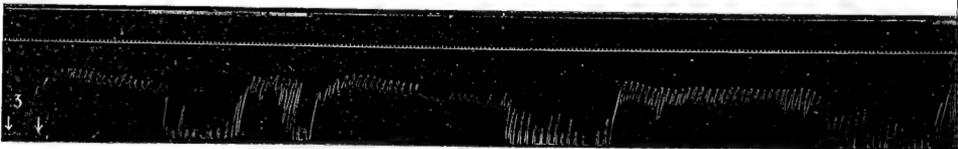
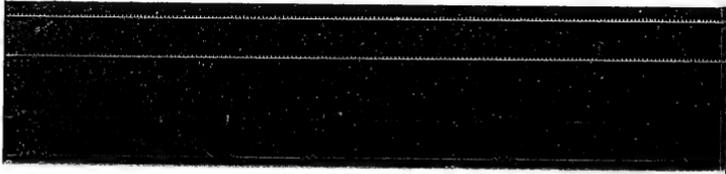
46



47



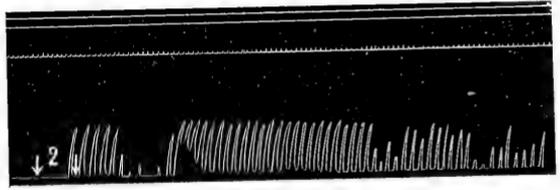
49



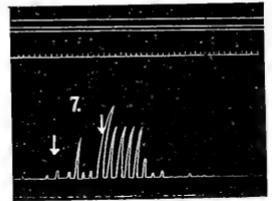
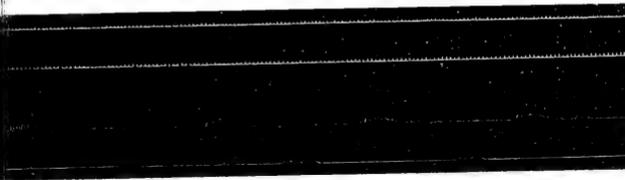
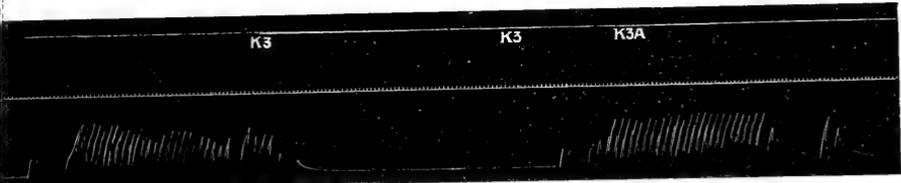
52



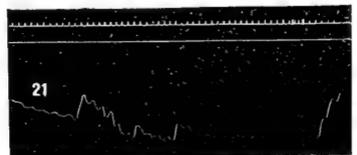
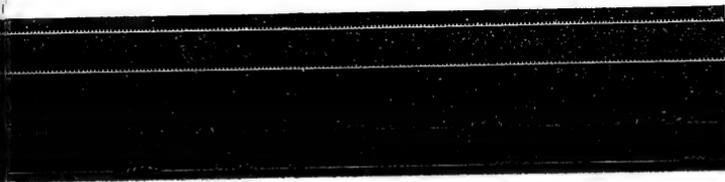
54



51



53

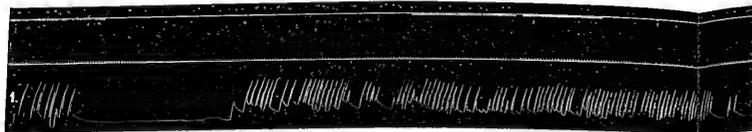


56

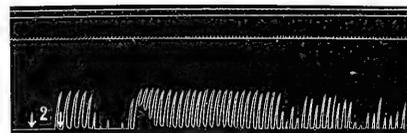


55





46



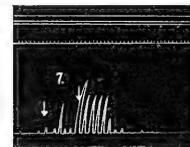
51



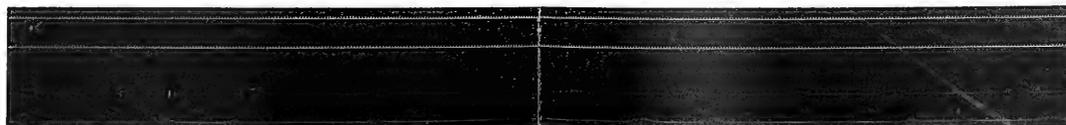
47



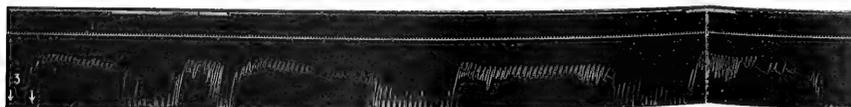
49



53



50



52



56



54

55

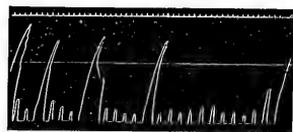




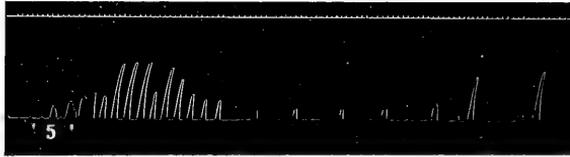
57



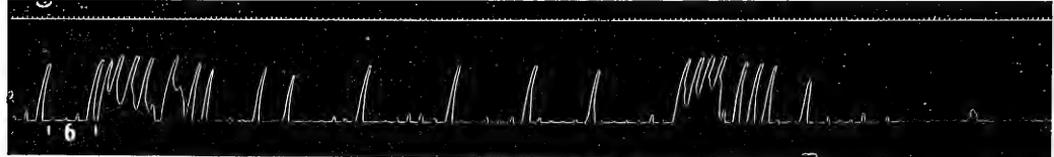
60



61



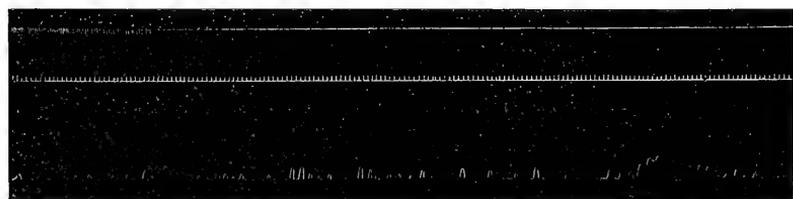
63



64



66



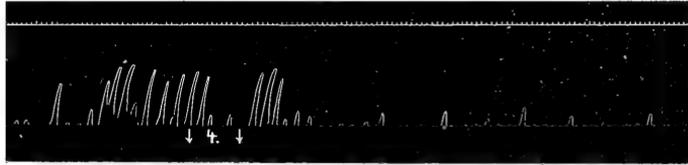
67

6.

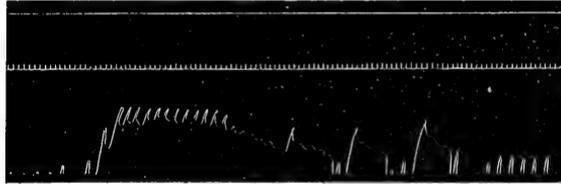
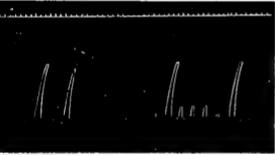
7.

58

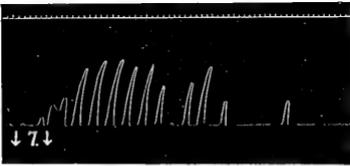
59



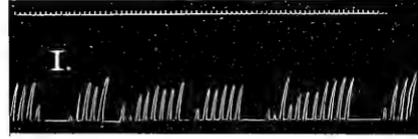
62



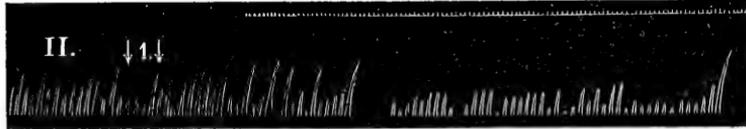
68



65



70

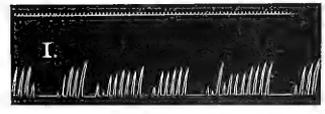
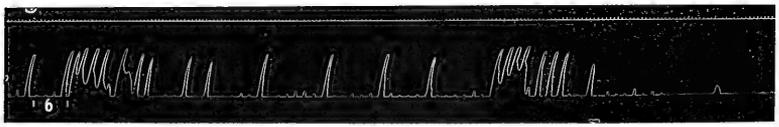
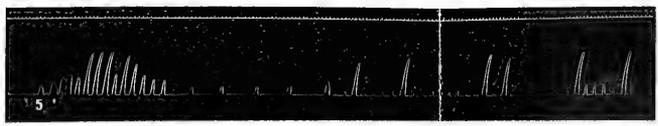
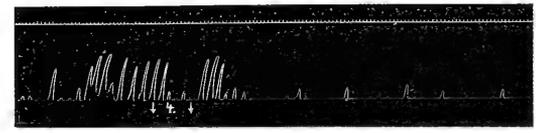
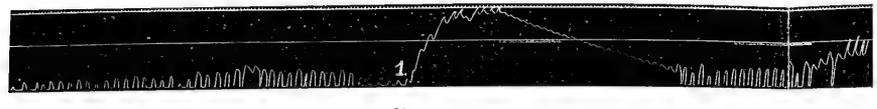
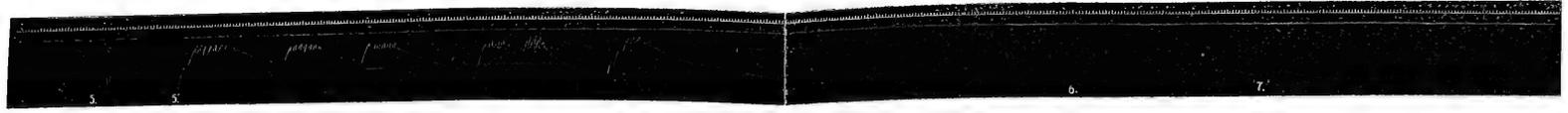


71



69



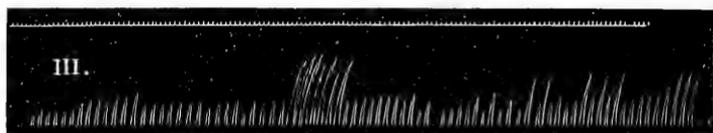


Polimanti.

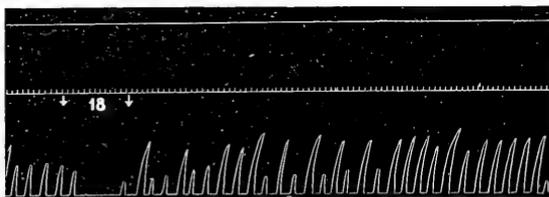
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



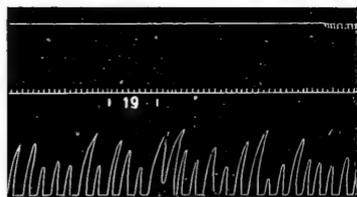
72



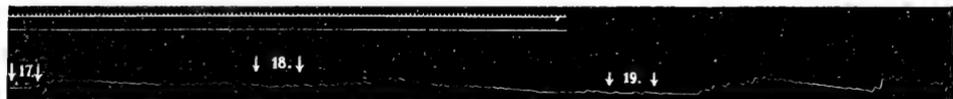
73



77



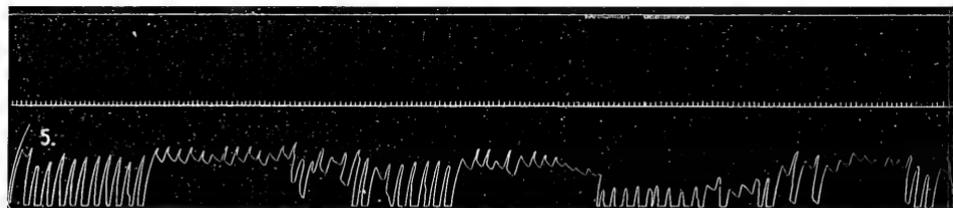
78



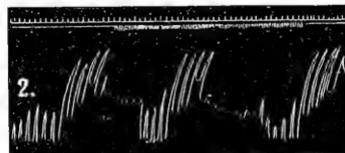
80

81

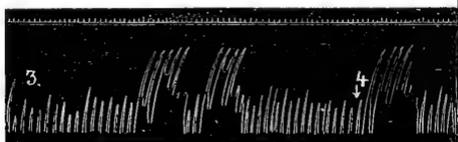
82



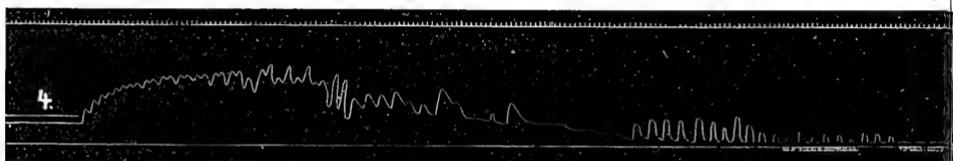
84



86



87



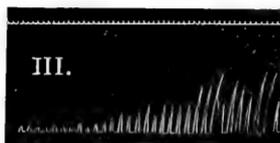
89



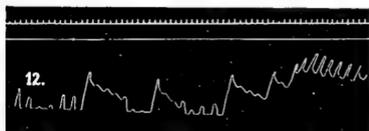
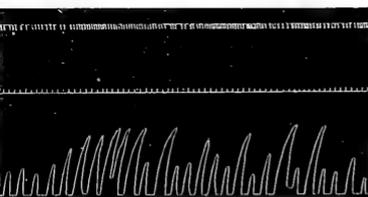
74



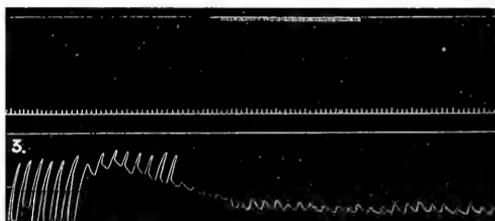
75



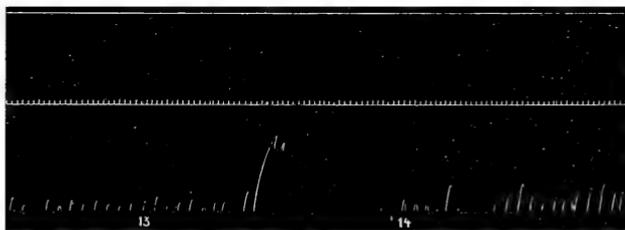
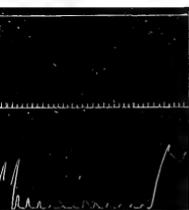
76



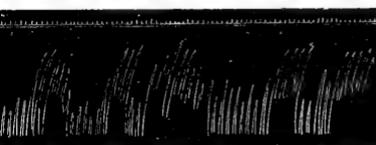
79



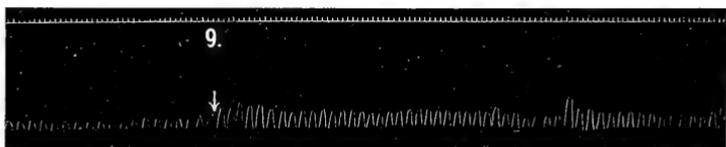
83



85



88

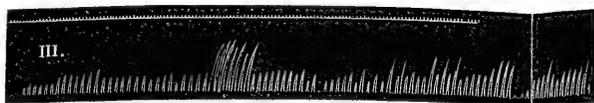


90





72



73



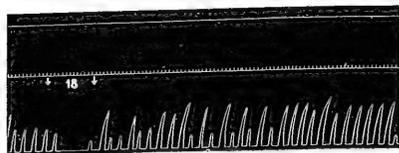
71



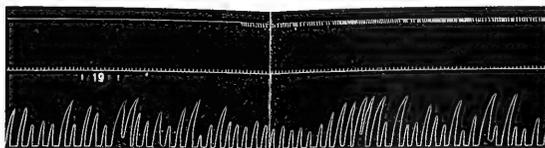
75



76



77



78



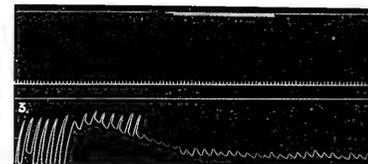
79



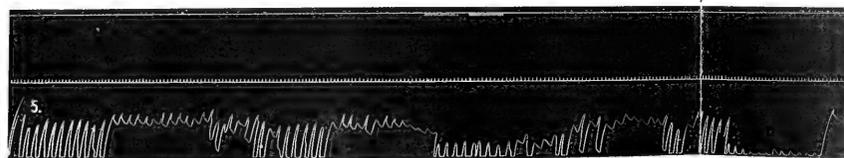
80

81

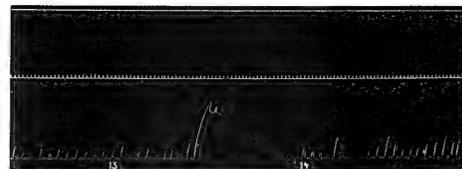
82



83



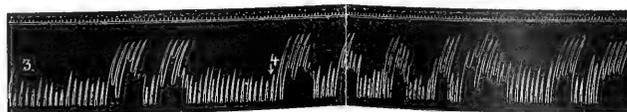
84



85



86



87



88



89



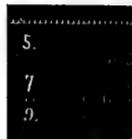
90



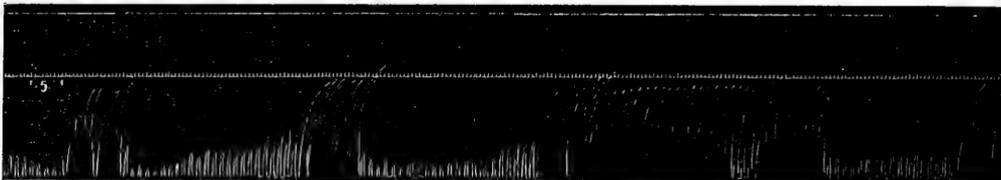




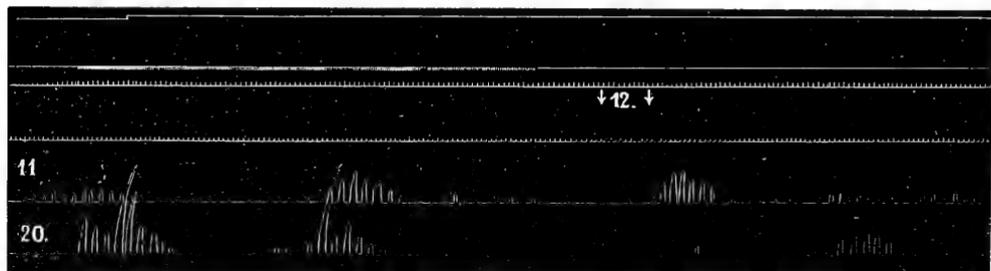
91



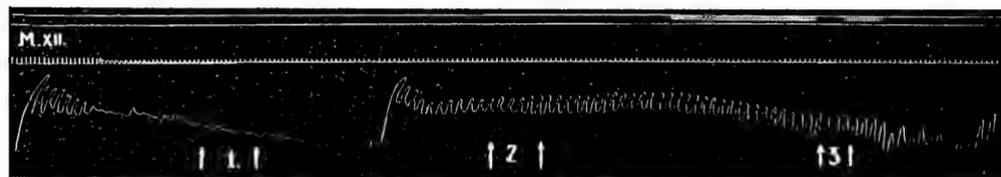
92 (5)



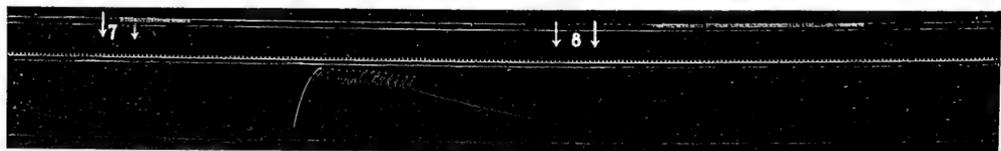
95



96

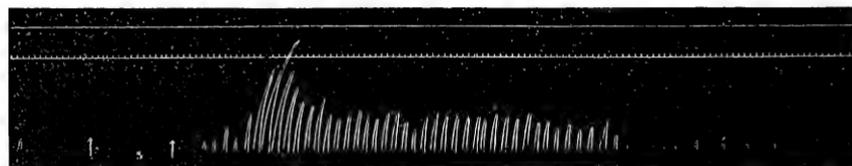


98

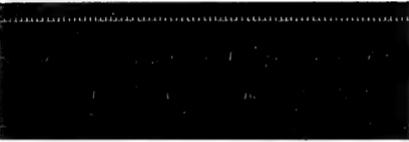


99

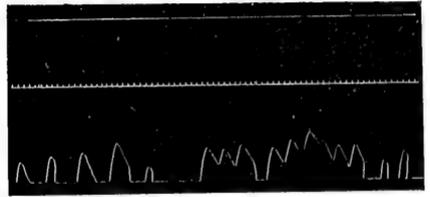
100



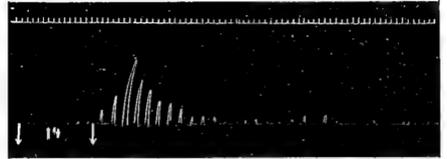
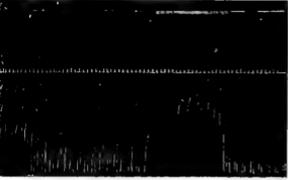
104



7) 94 (9)



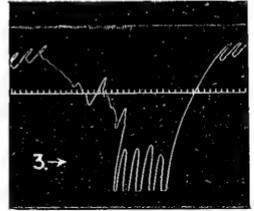
102



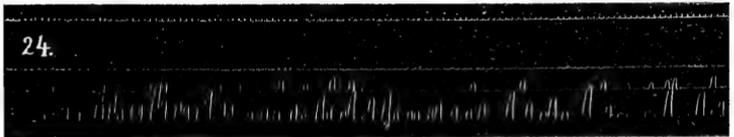
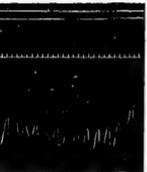
105



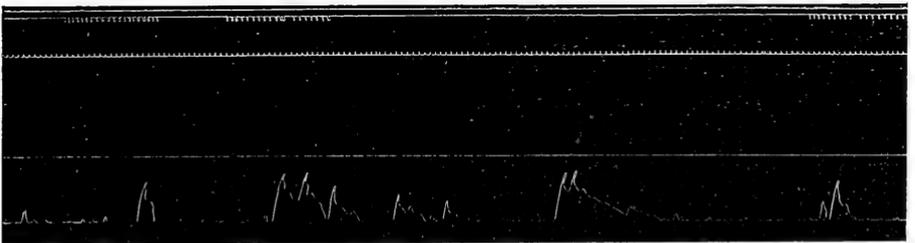
97



103



106



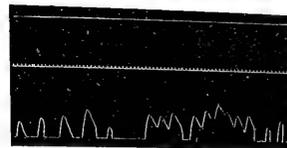
101



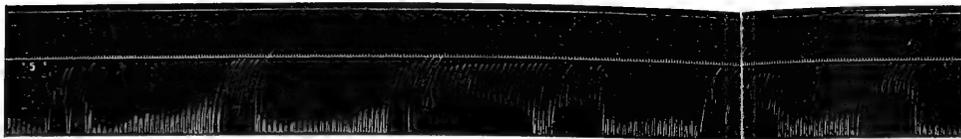
91



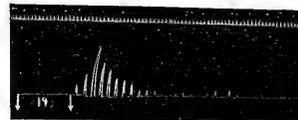
92 (5) 93 (7) 94 (9)



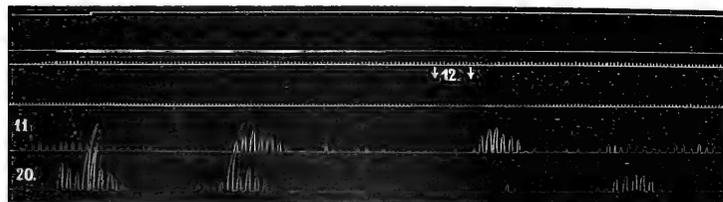
102



95



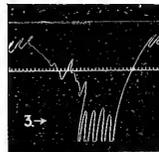
105



96



97



103



98



100



99

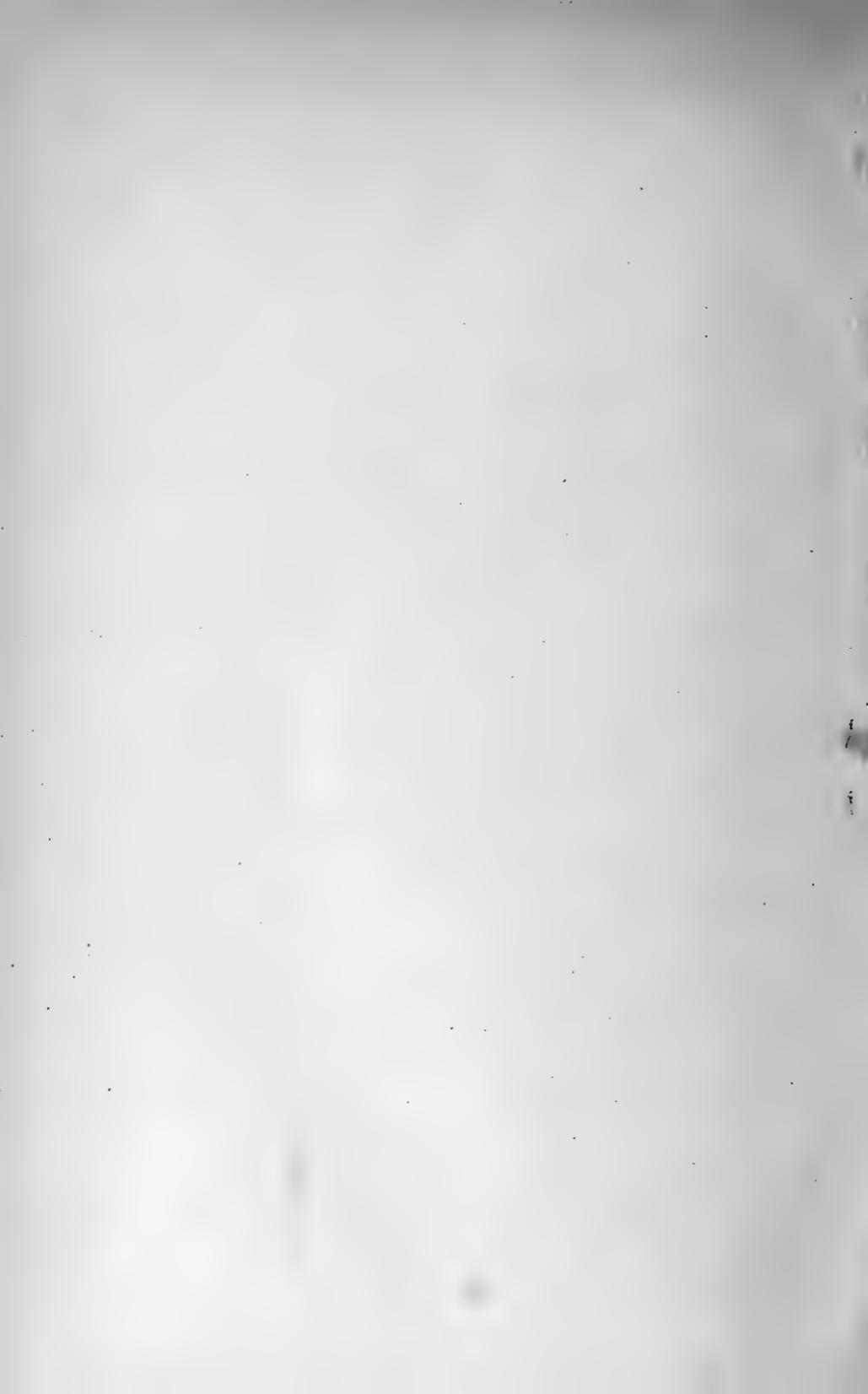
100



104



101



Verhandlungen des VIII. internationalen Zoologen-Kongresses zu Graz

15.—20. August 1910.

Herausgegeben von

Generalsekretär des Kongresses Rudolf Ritter von Stummer-Traunfels

Mit 136 Abbildungen im Text und 7 Tafeln. (XXII, 950 S.) 1912.

Preis: 30 Mark.

Inhalt der Vorträge:

The Notes on the Temporal bone in Mammalia (Chiefly in Primates). By R. J. Anderson (Galway, Irl.). — Some aspects of Variation. By R. J. Anderson (Galway, Irl.). — Die Biologie des Inundationsgebietes der unteren Donau und des Donaudeltas. Von G. Antipa (Bukarest) mit 18 Abbild. Ueber die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tierformen. Von A. Appellöf (Bergen). — The Ear as a Morphologic Factor in Racial Anatomy. By R. B. Bean (New Orleans). — Die funktionelle Bedeutung des Interrenalorganes der Selachier. Von A. Biedl (Wien). — Ueber das Adrenalgewebe bei Wirbellosen. Von A. Biedl (Wien). — Eine neue Form der Mitose bei Protozoen. Von A. Borgert (Bonn) mit 5 Abbild. — Gedächtnisrede auf Anton Dohrn. Von Th. Boyer (Würzburg). — Cellular Elements in Milk. By R. S. Breed (Meadville, Pa.). — The fossil Isopod (*Ogyaropoda*) of the Irish Devonian. By G. H. Carpenter (Dublin). — Le cycle évolutif des Orthonectides. Par M. Caullery (Paris) mit 1 Abbild. — Sur un parasite de *Calanus helgolandicus* Claus, appartenant probablement aux Péridiniens (*Ellobiospis chattoni* n. g. n. sp.). Par M. Caullery (Paris). — Studio sperimentale sulle variazioni della *Colurana colurana*. Di F. Cavazza (Bologna). — Charakteristik der Fauna der nördlichen Adria. Von C. J. Cori (Triest). — The Principles of Geographical Distribution as illustrated by Snails of the genus *Portula* inhabiting Southeastern Polynesia. By H. E. Crampton (N.-Y. City). — La parthénogenèse expérimentale. Von Yves Delage (Paris). — Das Rückenmark von *Haliotis dupontii* Erl. Von H. Dextler (Prag). — *Fringilla aculeis*, ein Bewohner der Hoch-Kordillere des südlichen Chile. Von F. Fonck (Quilpué, Chile). — Ueber das Kleinhirn und die statische Funktion bei den planktonischen Fischlarven. Von V. Franz (Frankfurt a. M.) mit 6 Abbild. — Der eigenartige Bau der Sireneniere. Von L. Freund (Prag) mit 2 Abbild. — Zur Morphologie des harten Gaumens der Säugetiere. Von L. Freund (Prag) mit 1 Abbild. — Ueber die Testikonde und das Ligamentum latum der männlichen Säuger. Von L. Freund (Prag) mit 1 Abbild. — Die Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger, vom Standpunkte der Schädelmorphologie aus erörtert. Von E. Gaupp (Freiburg i. B.) mit 11 Abbild. — Sur les récifs coralliens de la baie de Tadjourah (Golfe d'Aden). Par Ch. Gravier (Paris). — Die Binde-substanzen von *Argulus*, ein Beitrag zur Kenntnis der Binde-substanz der Arthropoden. Von K. Grobben (Wien). — Zur Entwicklung des Gefäßsystems bei den Knochenfischen. Von J. Grochmalicki (Lemberg). — Ein Fall von Hermaphroditismus verus hominis. Von J. F. Gudernatsch (N.-Y. City). — Die Reduktion des Scyphopolypen und der Ephyra von *Chrysaora*. Von J. Hadži Agram mit 26 Abbild. — Rekonstruktionen palaeozoischer und mesozoischer Insekten. Von A. Handlirsch (Wien) mit 2 Abbild. — Ueber einige strittige Fragen der Ascariden-Cytologie. Von J. Hirschler (Lemberg). — Ueber die Abhängigkeit der Fauna vom Gestein. Von K. Holdhaus (Wien). — Das Aussterben der Gattungen und Arten. Von R. Hoernes (Graz). — Sur les noms des familles et des sous-familles du Règne animal. Par G. Horváth (Budapest). — Zur Entwicklung der Lymphgefäße bei Wirbeltieren. Von A. Hoyer (Krakau). — Zur Kenntnis des Gliagewebes im Nervensystem der Mollusken. Von A. Jakubski (Lemberg). — Die Robben und ihre Beschützung. Von D. S. Jordan u. G. A. Clark (Stanford University, Cal.). Die wissenschaftliche und praktische Bedeutung der Methode der künstlichen Befruchtung bei Säugetieren. Von E. Iwanoff (St. Petersburg). — Direkt induzierte Farbenpassungen und deren Vererbung. Von P. Kammerer (Wien). — Die Herkunft der europäischen Haustierwelt. Von C. Keller (Zürich). — A Contribution to the Theory of Growth. By Wm. E. Kellicott (Baltimore). — Der Stammbaum der Seefedern. Von W. Kükenthal (Breslau) mit 1 Abbild. — The Armored Dinosaur *Stegosaurus ungulatus*, recently restored at Yale University. By R. S. Lull (New-Haven, Conn.) mit 4 Abbild. — Die Reifung der Eier der Maus. Von E. L. Mark und J. A. Long (Cambridge Mass.) mit 2 Abbild. Versuche an niederen Tieren über die verschiedenartige Beeinflussung des neuro-muskulären und des ciliaren Bewegungsapparates durch Chemikalien. Von A. G. Mayer (Washington).

The segments of the Head. By A. Meek (Newcastle upon Tyne) mit 2 Abbild.
 -- Die Bedeutung der Epistase in der Artbildung. Von L. v. Mchely (Budapest) mit
 4 Abbild. -- Neoformations papillomateuses chez une Annéide (*Potamilla Torelli*), dues
 problematique a l'influence de parasites (Haplosporidie et Levüre). Par F. Mesnil et M.
 Caullery (Paris). The effect of inanition and a return to normal diet upon the organic
 substance, salts and water content in *Diemitylus viridescens*. By S. Morgulis
 (Cambridge Mass.). -- Zur Zoogeographie und Entwicklungsgeschichte der Fauna der öster-
 reichischen Karstländer. Von J. Müller (Triest). -- Organization and Polarity of Proto-
 plasm. By J. P. Munson (Ellensburg Wash.) mit 3 Tafeln. Insectos Neuropteros
 nuevos. Von L. Navas (Zaragoza) mit 3 Abbild. -- Ueber die Entwicklung und morpho-
 logische Bedeutung des Parietalauges bei Sauriern. Von M. Nowikoff (Moskau). -- Zur
 Regeneration der Nemeriten. Von J. Nusbaum (Lemberg) und M. Oxner (Monaco).
 L'Hermaphroditisme chez les Lamellibranches. Par P. Pelseneer (Gand). -- Répartition
 des glandes cutanées et leur localisation progressive en fonction de la disparition des écailles
 chez les Batraciens apodes. Par Mme M. Phisalix (Paris) mit 2 Abbild. und 1 Tafel.
 Eigentümlichkeiten des Sexualapparates der Tetrarhynchen. Von Th. Pintner (Wien).
 -- Gegen die Zersplitterung der wissenschaftlichen und speziell der zoologischen Zeitschriften-
 literatur. Von F. Poche (Wien). -- Zur Vereinheitlichung der Bezeichnungen und exakteren
 Verwendung der systematischen Kategorien und zur rationalen Benennung der supergenerischen
 Gruppen. Von F. Poche (Wien). -- La fonction de la Vessie aérienne des Poissons.
 Par C. M. L. Popta (Leiden). -- Asymmetrie-Versuche als Schlüssel zum Bilateralitäts-
 Probleme. Von H. Przibram (Wien) mit 1 Tafel. -- Ueber eine zweckmäßige Weiter-
 bildung der Linnéschen binären Nomenklatur. Von L. Rumbler (Münden). -- Experiments
 on Melanin Color Formation: Against the Current Mendelian Hypothesis of Color Development.
 By O. Riddle (Chicago Ill.) Regenerationserscheinungen bei Embiiden. Von M. Rimsky-
 Korsakoff (St. Petersburg) mit 14 Abbild. -- Ueber Weltnaturschutz. Von P. Sarasin
 (Basel). -- Ueber die „Tegeus“-Angelschnur. Von Ch. Sasaki (Tokyo). -- Die Bedeutung
 des Chromatins nach Untersuchungen an Metazoenzellen. Von J. Schaxel (Jena) mit 5 Ab-
 bild. Objektive Kriterien des Psychischen in den tierischen Handlungen. Von K. C.
 Schneider (Wien). Unterschied von Mensch und Tier in psychischer Hinsicht. Von
 K. C. Schneider (Wien). -- Der Organismus als Handlung. Von E. Schultz (St.
 Petersburg). -- Ueber die Luftsäcke der Vögel. Von F. E. Schulze (Berlin) mit
 6 stereoskop. Abbild. und 1 farb. Tafel. -- Ueber die Bedeutung des Kopfes für das System.
 Von H. Simroth (Leipzig). Ueber die Beziehungen der kaukasisch-asiatischen Nackt-
 schneckenfauna. Von H. Simroth (Leipzig). The Experimental Production of various
 Eye Abnormalities: and an Analysis of the Development of the Primary Parts of the Eye.
 By Ch. R. Stockard (N. Y. City). -- Ueber Streptostylie und ähnliche Zustände bei
 Sauropsiden, in Zusammenhang mit Bewegungen im Schädel. Von J. Versluys (Gießen)
 mit 5 Abbild. -- Zur Kenntnis des Golgi-Kopschschien Apparates in den Nervenzellen
 verschiedener Tiergruppen. Von R. Weigl (Lemberg). -- Biology of Cattle. Von W.
 Wilson (Aberdeen). -- Cytology of Cestoda. By R. T. Young (North Dakota). --
 Influence d'un jeüne expérimental prolongé sur la longueur de l'intestin chez *Rana fusca* et
Rana esculenta. Par E. Young (Genève). Die Spermatozoen der Echinoderen und
 ihre Genese. Von C. Zelikowicz (Zemowitz) mit 10 Abbild. -- Ueber Biologie und Morpho-
 logie der Süßwasserspirochaeten. Von M. Zuelzer (Berlin) mit 3 Abbild. und 1 Tafel.

Hieraus einzeln.

Die Biologie des Donaudeeltas und des Inundationsgebietes der unteren Donau. Vortrag, gehalten auf dem VIII. internationalen Zoologen-Kongress in Graz am 15. August 1910. Von Dr. **Gr. Antipa**.

Direktor des Naturhistorischen Museums in Bukarest. Mit 18 Figuren im Text.
 1912. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Ueber die Luftsäcke der Vögel. Vortrag, gehalten auf dem VIII. internationalen Zoologen-Kongress in Graz am

18. August 1910. Von Franz Vilhard Schulze, Berlin. Mit 1 Tafel und 6 stereo-
 skopischen Textfiguren. 1912. Preis: 1 Mark 60 Pf.

Verhandlungen des V. internationalen Zoologen-Kongresses in Berlin

42. 16. August 1901. Herausgegeben vom Generalsekretär des Kongresses
 Paul Matschie. Mit 19 Tafeln und 166 Textabbildungen. 1902. (XXVI,
 1187 S. gr. 8^o). Preis: 40 Mark.

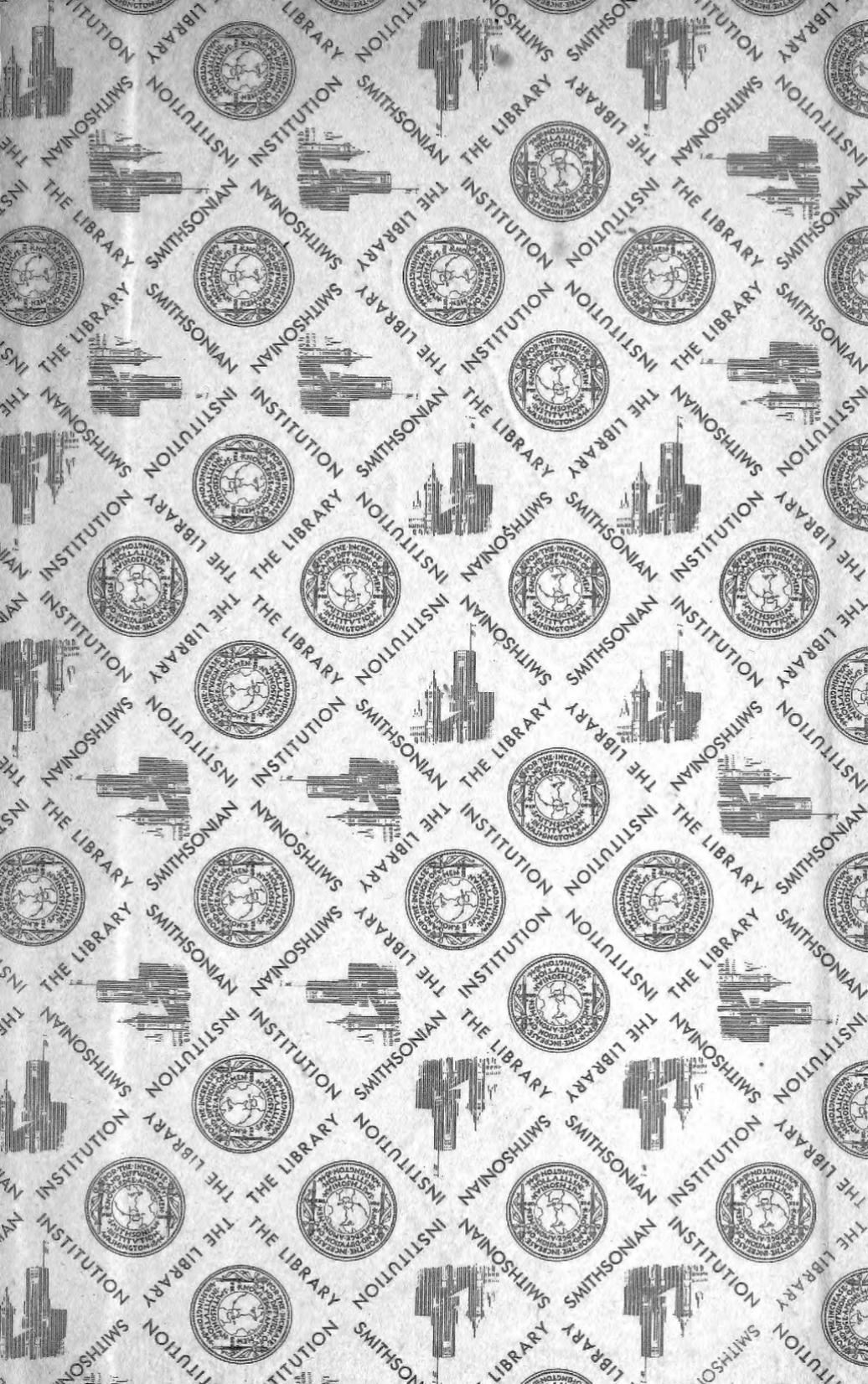












SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 00805 1112