

5614

~~10824~~ Bonn Dr. Willen  
01646 Separatdruck  
d. Prof.

# Ueber Geotropismus bei Thieren.

5614



Von

Vlaams Instituut voor de Zee  
Flanders Marine Institute

**Dr. Jacques Loeb**  
in Neapel.

Mit 1 Holzschnitt.

Bonn 1891.

Separat-Abdruck aus dem Archiv f. d. ges. Phys. Bd. XLIX.

Verlag von Emil Strauss.

49:175-789.

## Ueber Geotropismus bei Thieren.

Von

Dr. **Jacques Loeb.**

Mit 1 Holzschnitt.

### I.

#### Geotropische Krümmungen bei Thieren.

Im Anschluss an frühere Mittheilungen<sup>1)</sup> will ich im folgenden einige weitere Thatsachen anführen, aus denen hervorgeht, dass gewisse Thiere, wie viele Pflanzen, gezwungen sind, ihren Körper in bestimmter Weise gegen die Richtung der Schwerkraft zu orientiren.

Um diese Uebereinstimmung im Verhalten der Thiere und Pflanzen klarer hervortreten zu lassen, schicke ich die Worte voraus, mit denen J. v. Sachs die geotropischen Reizwirkungen im Pflanzenreich charakterisirt.

„Wenn die Theile einer Pflanze durch irgend eine Ursache aus ihrer ursprünglichen, gewohnten, ihrer inneren Natur angemessenen Lage in eine andere Richtung zum Horizont versetzt worden sind, so krümmen sie sich so lange, bis sie wieder dieselbe Neigung gegen den Horizont einnehmen wie früher, und eben diese durch die blosse Lagenveränderung hervorgerufene Krümmung ist die geotropische Reizwirkung, die Folge einer Eigenschaft der Organe, welche denselben keine Ruhe lässt, bis sie wieder die ihnen zukommenden Winkel mit der Richtung der Erdschwere einnehmen“<sup>2)</sup>.

1) Die Orientirung der Thiere gegen die Schwerkraft der Erde (Thierischer Geotropismus). Sitzungsber. der Würzburger physik.-med. Gesellschaft 1888 und Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890. S. 114.

2) J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. 2. Aufl. Leipzig 1887. S. 717.

Diese geotropischen Krümmungen der Pflanzen werden, wie Sachs hinzufügt, „ausschliesslich durch Wachstum hervorgerufen und können daher nur die noch wachstumsfähigen Organe ihre normale Lage zum Horizont wiedergewinnen.“

Ich habe nun früher schon darauf aufmerksam gemacht, dass die Wurzeln von *Aglaophenia pluma*, einem Hydroidpolypen, die Tendenz haben nach abwärts zu wachsen. Allein hier sind auch gleichzeitig Krümmungen aus inneren Ursachen mit im Spiele, die die Erscheinung des Geotropismus komplizieren. Neuerdings habe ich aber bei einem anderen Hydroidpolypen, *Antennularia antennina* geotropische Wachstumskrümmungen gefunden, die durch keine anderen Nebenerscheinungen getrübt werden.

*Antennularia antennina* besteht aus einem ca. 1 mm dicken oft bis 20 cm langen Hauptstamm, der sich meist kerzengrade aus einem Gewirr sehr dünner, filzartig verschlungener Wurzelfasern erhebt. Am Hauptstamm entspringen in regelmässiger Folge ganz feine kurze unverzweigte Seitenäste, an deren Zenithseite Polypen und Nematophoren sitzen. Bringt man nun einen solchen Stamm in irgend eine von der Vertikalen abweichende Orientirung, so beginnt die Spitze des Stammes, falls sie überhaupt weiterwächst, sich ganz scharf in die Vertikale zurückzukurven und in vertikaler Richtung weiter zu wachsen. Nur der neu hinzuwachsende Theil der Spitze ist im Stande diese Aenderung der Orientirung auszuführen. Bleibt die Orientirung dann unverändert, so wächst der Stamm mathematisch genau in der Vertikalen weiter und zwar stets nach aufwärts; er ist negativ geotropisch. Die Wurzeln dagegen wachsen vertikal abwärts, sie sind positiv geotropisch, doch ist die Richtung der abwärts wachsenden Wurzeln nicht so scharf gradlinig wie die der aufwärts wachsenden Sprosse. So oft und wie man auch die Orientirung des Hauptstammes gegen die Vertikale ändert, sobald er nur überhaupt weiterwächst, krümmt er sich in die Vertikale und wächst in dieser Richtung aufwärts.

Aber nicht nur die Orientirung der Organe, sondern auch der Ort der Organbildung ist in sehr hohem Grade von der Schwerkraft abhängig. Ich will aber über diese Thatsachen an einer anderen Stelle berichten und dort auch die nöthigen Abbildungen geben.

Die vorhin erwähnten Wachstumskrümmungen sind vom Licht unabhängig. Sie finden sich auch bei den im Dunkelmuseum kultivirten Stämmen und ferner wird die Orientirung der im Licht

wachsenden Stämme nach meinen bisherigen Erfahrungen auch nicht im mindesten durch die Richtung der Lichtstrahlen beeinflusst.

Andere Einflüsse, als Licht und Schwerkraft, die im Stande wären, ein genau vertikales Wachsthum des Stammes zu bewirken, sowie die Aufwärtskrümmung desselben bei Aenderung seiner Orientirung gegen die Vertikale herbeizuführen, waren bei der Versuchsanordnung ausgeschlossen. Versuche auf der Centrifugalkraft<sup>Maschine</sup> habe ich nicht ausführen können, weil das Zustandekommen der geotropischen Krümmungen eine Zeit von etwa 24 Stunden in Anspruch nimmt und mir kein für solche Zeiträume ausreichender Motor zur Verfügung stand. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, dass wir es hier mit einer geotropischen Erscheinung zu thun haben.

Es gibt indessen auch Thiere, welche geotropische Krümmungen ausführen rein durch Muskelcontractionen, ohne gleichzeitige Wachsthumsercheinungen. Ein solches Verhalten finden wir bei einer Actinie, *Cerianthus membranaceus*. Dieselbe hat die Gewohnheit sich vertikal in den Sand einzubohren.

Bringt man sie in eine andere Orientirung zur Vertikalen, so krümmt sie, wenn die äusseren Bedingungen des Versuchs das erlauben, den Körper mit dem Fusse beginnend so lange abwärts, bis das ganze Thier wieder vertikal steht<sup>1)</sup>.

## II.

### Geotropismus freibeweglicher Thiere und seine Bedeutung für die Tiefenvertheilung einiger Seethiere.

1. Da die geotropischen Reizwirkungen im Pflanzenreich wesentlich nur an festsitzenden Organen untersucht und hier nur in Form von Wachsthumskrümmungen bekannt sind, könnte man vielleicht daran Anstoss nehmen, wenn ich im Folgenden den Geotropismus freibeweglicher Thiere besprechen will. Allein der Ausdruck Geotropismus bedeutet nur eine Abhängigkeit der Orientirung von der Schwerkraft, ohne über den Mechanismus dieser Abhängigkeit irgend etwas auszusagen. Es wäre daher eine blossе und noch dazu falsch

1) Vergl. meine „Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere.“ Würzburg 1891. S. 48.

angebrachte Scholastik, wollten wir erklären, dass ein solches Abhängigkeitsverhältniss nur bei festsitzenden aber nicht bei freibeweglichen Thieren als Geotropismus bezeichnet werden dürfe. Ich will mit solchen Bedenken keine Zeit verlieren und lieber die Worte anführen, mit denen J. v. Sachs eine Erscheinung von Geotropismus bei freibeweglichen Pflanzen beschreibt.

„Ich habe auch schon auf das merkwürdige Emporkriechen der Plasmodien an Pflanzenstengeln, an Blumentöpfen und an anderen zuweilen recht hohen Gegenständen aufmerksam gemacht. Am leichtesten kann man sie dazu veranlassen, wenn man feuchte Glasplatten in Lohé vertikal steckt, in welcher junge Plasmodien enthalten und eben im Begriff sind an die Oberfläche zu kriechen; dann steigen im Laufe weniger Stunden die netzförmigen Körper bis zu den höchsten Punkten der Glasplatten hinauf, die man nun wegnehmen und direct unter das Mikroskop bringen kann, um ihre inneren Bewegungen genauer zu beobachten. Es ist wohl kaum zweifelhaft, dass dieser Drang, aufwärts zu kriechen, als eine geotropische Reizwirkung zu betrachten ist, d. h., dass eine uns noch unbekannte Einwirkung der Schwerkraft auf die Molekularstructur des Protoplasmas die Verschiebungen der Moleküle so beeinflusst, dass daraus schliesslich die genannte Wirkung entsteht. Es ist aber kaum nöthig zu sagen, dass die einzelnen mechanischen Vorgänge dabei ganz unbekannt sind“<sup>1)</sup>. Von anderer Seite wird bestritten, dass die Plasmodien geotropisch empfindlich seien; es soll sich bei diesen Erscheinungen wesentlich um Rheotropismus und Hydrotropismus handeln.

Ich habe nun früher schon eine der Aufwärtsbewegung der Plasmodien analoge Erscheinung bei Insecten nachgewiesen, die aber hier ganz gewiss nicht auf Rheotropismus und Hydrotropismus beruht. Bringt man gewisse Insecten z. B. Coccinellen in einen verschlossenen Holzkasten (den man um jede Lichtwirkung auszuschliessen noch dazu in ein Dunkelzimmer setzen kann), so haben dieselben die Neigung an den vertikalen Wänden desselben in die Höhe zu kriechen und an der höchsten Stelle des Kastens sitzen zu bleiben. Das Verhalten dieser Thiere entspricht ganz dem von Sachs auf die Schwerkraft zurückgeführten Verhalten der Plasmodien.

1) J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. 2. Aufl. 1887. p. 639.

Die gleiche Erscheinung findet sich bei Seethieren und hier giebt sie Aufklärung über einen anderen experimentell bisher nicht erforschten Umstand, nämlich die Tiefenvertheilung der Seethiere. Es ist dem Leser bekannt, dass viele Seethiere nur in ganz bestimmten Tiefenregionen vorkommen, ohne dass man bisher ermittelt hätte, welche Umstände die Thiere zu diesem Verhalten zwingen. In einer gemeinsamen Arbeit haben Groom und ich früher schon gezeigt, wie der Heliotropismus gewisse pelagische Thiere zu periodischen Tiefenwanderungen führen muss<sup>1)</sup>. Ich kann hier einige Beispiele dafür anführen, dass auch die Schwerkraft von Bedeutung ist für die bathymetrische Vertheilung der Seethiere, und dass sie es ist, welche gewisse Vertreter derselben zu Bewohnern der oberflächlichen Meeresregionen macht.

Jedem, der bei ruhiger See die an Felsen oder an Pfählen nahe der Meeresoberfläche sitzenden Thiere betrachtet, wird die relativ grosse Zahl von Stachelhäutern auffallen. Manche dieser Echinodermen z. B. die im Golf von Neapel sehr häufig vorkommende *Cucumaria cucumis*, leben nur nahe der Oberfläche bis zu einer Tiefe von etwa 30 m. Gerade bei *Cucumaria cucumis* lässt sich aber zeigen, dass sie wie die Plasmodien oder die Coccinellen an vertikalen Flächen emporkriechen muss und dass keine andere Ursache als die Schwerkraft dieses Verhalten bestimmen kann. *Cucumaria cucumis* hat einen langgestreckten 5 kantigen Körper von etwa 10 cm Länge oder darüber, der an seinem oralen Ende radiär gestellte baumartig verzweigte Fühler trägt. An jeder der 5 Kanten stehen 2 Längsreihen kleiner Füsse, mit denen das Thier im Stande ist selbst an glatten Glaswänden emporzukriechen. Bringt man diese Thiere in ein Aquarium, so kriechen sie auf dem Boden desselben so lange umher, bis sie an eine verticale Wand gelangen; sie klettern alsdann an derselben empor und bleiben an der höchsten Spitze derselben, wenn möglich dicht unter dem Wasserspiegel sitzen. Diese Orientirung bleibt dann gewöhnlich dauernd und das Thier ist von nun an ein festsitzendes.

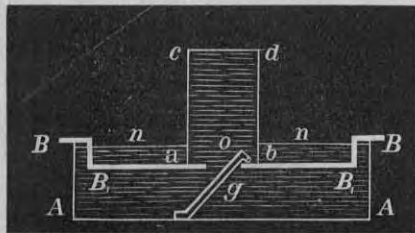
Lässt man eine solche *Cucumaria* sich an einer vertikalen Glaswand festsetzen, die man beliebig im Aquarium um eine horizontale Axe drehen kann, so ist das Thier unermüdlich, immer

1) Groom und Loeb, Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Thiere. Biologisches Centralblatt. Bd. X. 1890.

wieder nach oben zu kriechen, so oft man die Scheibe um  $90^\circ$  gedreht hat. Um eine kompensatorische, durch die Centrifugalkraft ausgelöste Bewegung handelt es sich dabei nicht; während der Drehung der Scheibe bleibt das Thier in Ruhe und lange nachher, vielleicht  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Stunde nach der Drehung beginnt es erst seine Wanderung nach oben.

Es handelt sich hierbei auch nicht um eine Wirkung des von oben einfallenden Himmelslichtes. Bringt man die Thiere in ein Aquarium, in welches man mit Hilfe passender Vorrichtungen nur Licht von aussen und unten her einfallen lässt, so kriechen die Thiere dennoch an den vertikalen Flächen in die Höhe, ohne sich im Uebrigen in der Richtung ihrer Bewegung durch das Licht irgendwie beeinflussen zu lassen. Genau so wie im Licht verhalten sie sich auch im Dunkelmzimmer.

Man könnte denken, dass das Bedürfniss nach Sauerstoff die Aufwärtsbewegung der Cucumarien zur Oberfläche des Wassers bestimmt. Allein es lässt sich zeigen, dass auch das nicht der Fall ist. Stellt man ein sehr grosses Becherglas, nachdem man alle Luft in demselben durch Wasser verdrängt hat, verkehrt, d. h. mit dem Boden nach oben ins Aquarium, so beginnen die unter dem Becherglas befindlichen Cucumarien dennoch bis zum Boden des Glases in die Höhe zu steigen. Sie thun dasselbe auch dann, wenn man den Versuch in der Form anstellt, die in der untenstehenden Figur *a* veranschaulicht ist. In das Aquarium *AA* ist eine Brücke *BB* gelegt, deren horizontaler Theil *B<sub>1</sub>B<sub>1</sub>*, sich unter dem Wasserspiegel *n* des Aquariums befindet; derselbe hat einen kreisförmigen Ausschnitt *o*, über welchem das Becherglas *a b c d*, in dem wieder



die Luft durch Wasser verdrängt ist, verkehrt aufgestellt wird. Durch eine passend gebogene Glasröhre *g* wird frisches Wasser unter geringem Druck bei *o* zugeführt. Gleichwohl gehen die Cucumarien aus der Nähe von *o* fort und setzen sich an der Fläche *c d* oder an den verticalen Wänden, nahe bei *c d* fest.

Es handelt sich aber auch nicht darum, dass der hydrostatische Druck die Thiere zwingt, zum Niveau emporzukriechen. Denn bringt man die Thiere in eine ganz flache Schale, in der die Wassershöhe nur 1—2 cm beträgt, so dass die Thiere nur eben unter dem Wasserspiegel sich befinden, so gehen sie gleichwohl an die vertikale Wand und heften sich an dieser fest, obwohl sie damit dem Niveau nicht näher kommen, als sie schon ohnedies sind. — Rheotropismus und Hydrotropismus sind bei der Natur der Versuchsbedingungen ausgeschlossen.

Versuche auf der Centrifugalmaschine hatten kein Ergebniss, da die Thiere überhaupt während der Drehung keine Bewegungen ausführten. Der einzige Umstand, der die Thiere zwingt, vertikale Flächen aufzusuchen und an denselben in die Höhe zu kriechen, kann nur die Schwerkraft sein, und zwar würde ich mir den Zwang, den die Schwerkraft ausübt, in ähnlicher Weise vorstellen, wie bei den Insekten, z. B. dem aus der Puppenhülle auskriechenden Schmetterlinge. Die Flügel desselben sind unmittelbar nach dem Auskriechen noch nicht entfaltet und das Thier läuft in stetiger Unruhe auf dem horizontalen Boden hin und her, bis es an eine verticale Fläche geräth; an dieser kriecht es hoch, um dann an derselben mit dem Kopf nach oben relativ lange Zeit stetig sitzen zu bleiben, bis nach Entfaltung der Flügel andere Umstände von neuem das Thier in Unruhe bringen. Noch deutlicher ist Ruhe und Unruhe bei den Küchenschaben von der Orientirung gegen den Schwerpunkt der Erde abhängig; sie bleiben nur dann in vollkommener Ruhe, wenn die Last ihres Körpers an den Beinen einen Zug ausübt, aber nicht wenn die Last des Körpers auf die Beine drückt. Ebenso scheint es sich bei *Cucumaria cucumis* zu verhalten; die Richtung der Zugkraft bestimmt dann noch ausserdem die Richtung der Progressivbewegung, nämlich nach oben. Es ist jedoch auch möglich, dass diese Reactionen bei *Cucumaria* und bei den Insecten in einem besonderen Organe ausgelöst werden, ähnlich wie bei den Wirbelthieren.

Diese Abhängigkeit der Cucumarien von der Schwerkraft muss die Thiere zu Bewohnern der Oberflächenregionen des Meeres machen. Würde auch eine Larve in grössere Tiefen verschlagen, sie wäre durch ihren negativen Geotropismus gezwungen rastlos aufwärts zu kriechen, bis der höchste Punkt erreicht wäre oder der Tod dem Emporstreben ein Ende setzte.

2) Wie *Cucumaria* verhalten sich einige andere Seethiere, von denen wir ebenfalls wissen, dass sie nur die Oberflächenregionen der Meere bewohnen. Dahin gehört die *Actinia mesembryanthemum* des Golfes von Neapel; bei der gleichnamigen *Actinie* der Ostsee, die aber auch in ihrem übrigen Verhalten von der neapolitanischen etwas abweicht, habe ich diese Erscheinung, wenn ich mich recht entsinne, nie beobachtet. Aber auch gewisse Seesterne wie *Asterina gibbosa* sind negativ geotropisch. Alle Versuche, welche ich an *Cucumaria* angestellt habe, gelingen auch bei *Asterina gibbosa*, nur mit dem Unterschied, dass die ausserordentlich gefräßige *Asterina*, wenn sie den höchsten Punkt einer verticalen Ebene erreicht hat, und keine Nahrung dort findet, an demselben nicht dauernd sitzen bleibt wie *Cucumaria*, sondern nach 2 Tagen etwa oder noch früher sich wieder in Bewegung setzt oder auch herunterfallen lässt. Auch *Asterina gibbosa* lebt nur nahe der Oberfläche des Meeres.

Wie der negative Geotropismus, so wirkt natürlich auch der positive Heliotropismus. *Asterina tenuispina* lebt wie *Asterina gibbosa* an der Oberfläche des Meeres. Sie ist aber geotropisch nicht reizbar; dagegen ist sie positiv heliotropisch. Ich brachte eine grössere Zahl von Exemplaren beider Species zusammen auf einen Haufen in ein Aquarium, in welches nur von einer Seite her nahezu horizontale Lichtstrahlen einfelen. In kurzer Zeit vollzog sich eine vollständige räumliche Trennung beider Thiere. Die *Tenuispinae* krochen auf dem Boden zur Lichtquelle hin, die *Asterinae gibbosae* vertheilten sich auf dem Boden allseitig und krochen an den vertikalen Wänden in die Höhe, ohne durch das Licht in der Richtung ihrer Bewegung beeinflusst zu werden. Im Meere, wo nur wesentlich die vertikal einfallenden Strahlen des Himmellichts für die räumliche Orientirung der Thiere in Betracht kommen, muss der positive Heliotropismus *Asterina tenuispina* ebenso an die Oberfläche des Meeres treiben, wie es in Folge des negativen Geotropismus bei *A. gibbosa* geschieht. Da *A. tenuispina* konstant positiv heliotropisch ist (und nicht den Sinn des Heliotropismus ändert wie die *Balaniden* nauplien), so finden auch bei *A. tenuispina* nicht die periodischen Tiefenwanderungen statt, die bei den *Balaniden* nauplien in Folge des Wechsels im Sinne des Heliotropismus eintreten müssen.

3) Preyer erwähnt kurz in seiner umfangreichen Arbeit über „die Bewegungen der Seesterne“, die „Tendenz dieser Thiere nach oben“, welche ihm bei seinen Versuchen über das Klettern der See-

sterne aufgefallen ist. Die betreffende Stelle im Aufsätze Preyer's lautet: „Die aus all diesen Beobachtungen hervorgehende starke Tendenz der Seesterne und Schlangensterne nach oben kann nicht auf Luftmangel, Nahrungsmangel, Temperatur- oder Strömungsänderungen, auch nicht auf Lichtsucht zurückgeführt werden, denn das Emporklettern geschieht ebenso, wo diese Gründe fortfallen. Wahrscheinlich veranlasst irgend eine Eigenthümlichkeit des Bodens oder gerade der Stelle desselben, wo das Thier sich befindet und welche zum Ansaugen oder zum längeren Verweilen ungeeignet geworden, zum Hinaufsteigen. Doch können auch Parasiten, welche ich oft in den Ambulacralfurchen bei *Luidia* u. a. fand, zur Flucht nach oben veranlassen, indem die durch diese bedingten Reize als von unten kommende dem horizontalen Boden zugehörig erscheinen könnten“<sup>1)</sup>.

Der erste Satz ist in dieser Allgemeinheit unrichtig, das Licht ist thatsächlich die Ursache, welche *Asterina tenuispina* nach oben treibt. Was zweitens die Annahme betrifft, dass die Beschaffenheit des Bodens die Thiere nach oben treibe, so lässt sich dieselbe durch folgenden Versuch widerlegen. Bringt man *Asterina gibbosa* in einen würfelförmigen Kasten mit gläsernen Wänden, so verlassen die Thiere die basale horizontale Wand, und klettern an den vertikalen Wänden in die Höhe. Dreht man nun den Kasten um 90° um eine horizontale Axe, so wird die jetzt basale Wand von den Thieren verlassen, während diese an der Wand, die sie vorher verlassen hatten, weil sie horizontal lag, jetzt emporkriechen und sitzen bleiben. Die Beschaffenheit der Wand war also nicht die Ursache für das Aufwärtskriechen der Seesterne. Wenn endlich Preyer glaubt, dass Parasiten die Thiere zwingen nach oben zu kriechen, so ist nicht abzusehen, warum die Parasiten nicht die an der vertikalen Wand sitzenden Thiere wieder heruntertreiben sollten, da diesen doch die von den Parasiten herrührenden Reize nunmehr als von der verticalen Wand ausgehend erscheinen müssten. Thatsächlich aber bleibt *Asterina gibbosa* (und noch vielmehr *Cucumaria cucumis*) an der höchsten Stelle der verticalen Wand sitzen. Ich glaube es liegt doch wohl näher, bei den vertikalen Aufwärtsbewegungen gewisser Seesterne an einen Einfluss der in vertikaler Richtung wirkenden Schwerkraft zu denken.

1) W. Preyer, Ueber die Bewegungen der Seesterne. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. VII, S. 96.

## III.

**Der Geotropismus höherer Thiere und seine Abhängigkeit vom inneren Ohre derselben.**

Die höheren freibeweglichen Thiere unterliegen ebenfalls einem Zwange, innerhalb gewisser Grenzen eine bestimmte Orientirung gegen den Schwerpunkt der Erde einzuhalten. Namentlich bei vielen Fischen ist es auffallend, dass sie sich im Schwimmen wie im Liegen gegen den Schwerpunkt der Erde so orientiren, dass sie nur die Bauchseite, nie aber den Rücken, nach unten richten. Versuchen wir es einen solchen Fisch gewaltsam auf den Rücken zu legen, so widerstrebt er und bringt, sobald wir ihn wieder frei lassen, sich wieder in seine gewohnte Orientirung zurück. Physikalisch steht nichts im Wege, dass ein solcher Fisch mit dem Rücken nach unten schwimmt oder liegt; dagegen sind innere physiologische Umstände vorhanden, die ihn zwingen, die Bauchseite dem Schwerpunkt der Erde zuzukehren. Wir selbst sind einem derartigen Zwange ebenfalls unterworfen; wir empfinden ihn, wenn wir den Kopf mit dem Scheitel nach unten richten. Selbstverständlich ist der Zwang, eine bestimmte Orientirung gegen die Vertikale einzuhalten, nicht unendlich gross; allein er hat eine bestimmte Intensität und es bedarf, um ihn zu überwinden, eines äusseren Reizes von bestimmter Intensität oder einer hinreichend intensiven Willensanstrengung, die jenem Zwange entgegen wirken muss.

Es besteht eine zweite, mehr beachtete und genauer untersuchte Reizwirkung der Schwerkraft auf die höheren Thiere. Dieselbe betrifft die Augenaxen, welche ebenfalls eine bestimmte Orientirung gegen den Horizont einzuhalten gezwungen sind. Bringen wir den Kopf eines Fisches gewaltsam in eine andere als die ihm zukommende Orientirung gegen die Schwerkraft der Erde, so gehen die Augen völlig oder theilweise in die alte Orientirung zurück. Diese bei dauernder Lageänderung des Kopfes eintretenden dauernden Stellungsänderungen der Bulbi in Bezug auf die Kopfaxen, sind bekanntlich auch beim Menschen vorhanden. Sie können hier wie bei den Thieren durch andere entgegenwirkende optische oder innere Reizursachen ausgeglichen werden, allein ein Zwang, dass die Augenaxen die ihnen zukommenden Winkel mit der Horizontalen einnehmen, besteht auch hier.

Das Licht hat mit diesen Erscheinungen nichts zu schaffen — sie treten auch, wie bekannt, im Dunkeln und bei völlig Erblindeten ein — so wenig wie Contactreize die im vorigen Abschnitt erwähnten Erscheinungen bestimmen.

Es handelt sich vielmehr in diesen Fällen um Wirkungen, die, wie wir wissen, in einem ganz bestimmten Organ ausgelöst werden, nämlich im inneren Ohr. Schrader hat bei Fröschen, denen er das innere Ohr beiderseitig entfernt hat, gefunden, dass sie, auf den Rücken gelegt, keinen Versuch mehr machen in die Bauchlage zurückzugehen<sup>1)</sup>, und Breuer hat diese Beobachtung bestätigen können<sup>2)</sup>. Nach einer Arbeit von Sewall<sup>3)</sup>, die mir nicht zugänglich ist und die ich nur aus den Auszügen kenne, welche Breuer daraus gibt, waren die compensatorischen Augenbewegungen in jenen Fällen von Labyrinthläsionen bei Haifischen und Rochen beeinträchtigt, welche von sehr ausgesprochenen und bleibenden Bewegungsstörungen begleitet waren. Diese auf die Abhängigkeit der geotropischen Orientirung vom Ohr bezüglichen experimentellen That-sachen sind nicht zahlreich im Vergleich zu den über die Abhängigkeit der Bewegungen vom Ohr bekannten; und so mag es auch kommen, dass Aubert und Delage<sup>4)</sup> die letztere Abhängigkeit zugeben, die erstere aber, wie es scheint, in Abrede stellen. Mir selbst scheint die Anschauung von Breuer und von Mach<sup>5)</sup>, dass die Organe für die bei Kopfneigung persistirenden Stellungsänderungen der Bulbi im inneren Ohre liegen, zweifellos, und die weitere Meinung dieser Autoren, dass speciell die Otolithenapparate diese Organe sind, wahrscheinlich. Ich führe deshalb auch die folgenden Ergebnisse einer grossen Reihe von Versuchen am inneren Ohr des Haifisches (*Scyllium canicula*) in erster Linie nur als Beleg an, dass sich meine Ansicht über die Bedeutung des inneren Ohres

---

1) Schrader, Zur Physiologie des Froschgehirns. Pflüger's Archiv Bd. 41.

2) Breuer, Ueber die Function der Otolithenapparate. Pflüger's Archiv Bd. 48, S. 237.

3) Sewall, Experiments upon the Ears of Fishes with reference to the Function of Equilibrium. Journal of Physiology IV.

4) Aubert, Physiologische Studien über die Orientirung. Tübingen 1888.

5) Mach, Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875, S. 110 ff.

für den Geotropismus der höheren Thiere auf eigene Beobachtung stützt<sup>1)</sup>.

I. Entfernt man beim Haifisch (*Scyllium canicula*) auf einer Seite, etwa aus dem linken Vorhof, die Otolithen (entweder mit einer Pinzette oder mit einem kleinen scharfen Löffel), so treten folgende Veränderungen in der Orientirung des Thieres gegen den Schwerpunkt der Erde ein:

1) Das Thier schwimmt nicht mehr wie das normale so, dass seine Medianebene vertikal steht, sondern es hat mehr oder weniger oft die Neigung, die linke lädierte Seite um etwa 20—50° oder noch mehr unter die Horizontalebene zu senken.

2) Die gleiche Aenderung der Orientirung lässt sich konstatiren, wenn das Thier ruhig auf dem Boden des Aquariums liegt. Es liegt alsdann häufig auf die linke Seitenflosse gestützt, während die rechte ausgestreckt ist und oft den Boden nicht einmal mit dem Saume berührt.

3) Das Doppelauge ist bei Primärstellung des Thieres mehr oder weniger stark um die Längsaxe des Körpers nach links gerollt, so dass das linke Auge nach unten, das rechte nach oben blickt. Die geotropischen (persistirenden) Drehungen der Bulbi bei Aenderung der Orientirung des Thieres gegen den Schwerpunkt der Erde finden indessen noch statt, jedoch mit der Modification, dass sich bei Rollung des ganzen Thieres um seine (horizontale) Längsaxe der Betrag der compensirenden Drehung der Augen zu der erwähnten Rollung addirt, oder von ihr subtrahirt.

4) An den Brustflossen ist eine meist nur schwache Aenderung der Haltung bemerkbar. Die linke Seitenflosse ist dorsalwärts, die rechte ventralwärts gerollt.

II. Entfernt man bei einem solchen Thier alsdann auch noch die Otolithen der anderen Seite, so verschwinden alle vorhin erwähnten Erscheinungen. Dafür aber fehlt von nun an dem Thier

---

1) In einem Anhang zu seiner Schrift: „Die Functionen des Centralnervensystems etc.“ Braunschweig 1888 hat Steiner Versuche über „Die halb-zirkelförmigen Kanäle der Haifische“ mitgetheilt (S. 112). Leider hat dieser Autor übersehen, dass es sich bei den Functionen des inneren Ohres lediglich um Auslösung der compensatorischen Bewegungen und Einstellungen handelt (cf. Mach und Breuer), und so hat er keine die geotropischen Functionen des Ohres auch nur streifende Beobachtung angestellt.

1) jeder Zwang die Bauchseite dem Schwerpunkt der Erde zuzuwenden. Das Thier setzt, dem vorsichtigen Versuch es auf den Rücken zu legen, keinen Widerstand entgegen und beißt, wenn man es vor dem Umfallen schützt, dauernd auf dem Rücken liegen. Sich selbst überlassen, findet man es oft auf dem Rücken liegend und schwimmend, selbst wenn es völlig munter und lebhaft ist.

2) Es fehlen die persistirenden Drehungen der Bulbi bei dauernder Aenderung der Orientirung des Thieres gegen den Schwerpunkt der Erde.

III. Eröffnet man den Vorhof und macht man genau dieselben Verletzungen wie sie zur Exstirpation der Otolithen nöthig sind, ohne diese oder die Vorhofsnerven zu verletzen, so treten die sub I und II erwähnten Erscheinungen nicht ein. Das ist auch dann nicht der Fall, wenn man grosse Stücke aus den Bogen- gängen wegschneidet, ohne die Ampullen selbst zu verletzen. (Dagegen kann es nach dieser Operation zu Bewegungsstörungen kommen.)<sup>1)</sup>

IV. Durchschneidet man den linken Acusticus des Thieres, so treten die sub I <sup>gebildeten</sup> Erscheinungen ein, nur meist in stärkerem Grade. Durchschneidet man beide Acustici, so treten die sub II gebildeten Erscheinungen ein.

V. Entfernt man auf einer Seite die Otolithen und durchschneidet man auf der anderen Seite den Acusticus, so verhält sich das Thier wie die sub II erwähnten Thiere; nur mit dem Unterschied, dass das Doppelauge nicht wie bei jenen Thieren in Primärstellung, sondern nach der Seite des durchschnittenen Acusticus um die Längsaxe des Thieres gerollt ist.

Auch in Bezug auf die sogenannten Zwangsbewegungen — die ich im übrigen in dieser Abhandlung nicht berücksichtige — verhält sich dieses Thier, als ob es nur einseitig im Ohre, auf

---

1) Bei einem der sub III erwähnten doppelseitig operirten Thiere sind unmittelbar nach der Operation Bewegungsstörungen aufgetreten, die heute nach 11 Wochen in unverminderter Intensität weiterbestehen. Ich kann deshalb nicht zugeben, dass Bewegungsstörungen nach Zerstörung der Bogen- gänge beim Haifisch überhaupt nicht auftreten oder dass sie nur durch „Zerrung“ des Nackenmarks bei der Operation bedingt sind. Allerdings scheinen die Störungen hier weniger intensiv zu sein als nach der gleichen Verletzung bei Vögeln oder Säugethieren.

der Seite des durchschnittenen Acusticus operirt wäre (was im Sinne von Mach's und Breuer's Annahme getrennter Functionen der Bogengänge und Otolithenapparate aufgefasst werden kann).

VI. Bei einem Haifisch, dem man den Kopf abgeschnitten hat und der bekanntlich noch Schwimmbewegungen ausführt, ist kein Zwang mehr vorhanden, eine bestimmte Orientirung gegen den Schwerpunkt der Erde einzunehmen. Legt man ihn auf den Rücken, so versucht er nicht mehr sich in die Bauchlage zurückzubringen.

Die nach Acusticusdurchschneidungen auftretenden Störungen der geotropischen Orientirung blieben vom Augenblick der Operation bis zum Ende der Beobachtungszeit, deren Dauer bisher bis auf einen Monat sich beläuft, konstant. Dagegen wage ich nicht das gleiche für alle Fälle, insbesondere einseitiger, Otolithenentfernung zu behaupten. Das könnte daher rühren, dass die Otolithen nicht jedesmal ganz vollständig entfernt waren.

Diese Beobachtungen schliessen, wie mir scheint, jeden Zweifel darüber aus, dass die geotropischen Erscheinungen beim Haifisch im inneren Ohr ausgelöst werden und unterstützen die Annahme von Breuer und Mach, dass im Otolithenapparat die Auslösung erfolgt.

Wie nun aber im inneren Ohr der Zwang zur Einhaltung einer bestimmten Orientirung gegen die Horizontale ausgeübt wird, können wir einstweilen ebensowenig bestimmen, wie der Botaniker bis jetzt das Zustandekommen der geotropischen Krümmungen klarzulegen im Stande ist. Wir können nur in Anlehnung an Goltz<sup>1)</sup> resp. Mach und Breuer sagen, dass wahrscheinlich nur bei einer bestimmten Anordnung von Zug oder Druck an den peripheren Enden beider Acustici das Thier völlig in Ruhe ist, und zwar ist diese Anordnung beim Haifisch dann vorhanden, wenn das Thier die Bauchseite dem Schwerpunkt der Erde zukehrt und die Längsaxe nahezu horizontal hält; dass aber bei jeder anderen Orientirung des Thieres die veränderte Vertheilung von Zug und Druck an den Acusticusenden einen Zwang auf das Thier ausübt,

1) Goltz, Ueber die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Orlabyrinthes. Pflüger's Archiv Bd. III.

den ihm zukommenden Winkel mit der Horizontalen wieder einzunehmen. Dieser Zwang wird ein Maximum, wenn das Thier auf dem Rücken liegt. Ist ein Gehörnerv durchschnitten, so besteht ein Zwang zu einer schiefen Einstellung, wobei die Läsionsseite mehr nach unten gerichtet wird; und sind beide Gehörnerven durchschnitten, so hört jeder Zwang zu einer geotropischen Einstellung auf <sup>1)</sup>).

Was die weitere biologische Bedeutung des Geotropismus betrifft, so will ich unter vielen ein Beispiel auswählen. Dem Leser ist der auffallende Unterschied in der Pigmentirung der Bauch- und Rücken-seite vieler Thiere und insbesondere der Fische bekannt. Dieser Unterschied ist zum grossen Theil vom Licht unabhängig und durch Umstände bestimmt, welche der ersten Entwicklung angehören. Zum Theil ist er aber direkt vom Licht abhängig; der Rücken, der der Lichtquelle permanent zugekehrt ist, muss pigmentreicher werden als die Bauchseite. Und in der That hat auch Cunningham<sup>2)</sup> neuerdings gefunden, dass Plattfische, deren Unterseite er mit Hülfe von Spiegeln ebenso stark wie die Oberseite beleuchtete, zum Theil an der Unterseite abnormer Weise Pigment bildeten. Dieser Einfluss des Lichtes aber wäre unmöglich, wenn nicht die Schwerkraft die Thiere zwingen würde, eine bestimmte Orientirung gegen die Vertikale einzuhalten, derzufolge unter gewöhnlichen Umständen nur die Rückseite dem Himmelslicht zugewendet wird.

---

1) Ich glaube jetzt nicht mehr, dass die Richtung der Schallwellen hierbei einen Einfluss übt, was ich in meiner ersten Mittheilung über Geotropismus für möglich hielt.

2) J. T. Cunningham, An Experiment concerning the absence of color from the lower side of Flatfishes. Zool. Anzeiger XIV. Jahrg. 1891.

---