

Über die Reizung des Ferntastsinns bei Fischen und Amphibien

Es ist bekannt, daß Fische bewegte Körper und sogar ruhende Gegenstände bis zu einem gewissen Grade «von ferne fühlen» können¹. Ähnliches gilt für wasserbewohnende Amphibien². Den Sitz dieser Fähigkeit bilden in beiden Fällen die Sinnesorgane der Seitenlinie. Man ist sich auch darüber einig, daß die Reizung der Seitenorgane auf irgendwelchen von den Gegenständen verursachten Wasserbewegungen oder Druckschwankungen beruhen muß. Im einzelnen besteht aber diesbezüglich weder Einstimmigkeit noch Klarheit. Wir wollen daher zunächst die physikalischen Vorgänge kurz erwähnen, welche bei Bewegung eines Körpers unter Wasser auftreten.

Hinter dem bewegten Gegenstand entsteht eine ihm «nachhinkende», turbulente Strömung. Sie kann mittels der Seitenlinien perzipiert werden, sobald sie den Tierkörper erreicht. In der Regel erfolgt die Objektwahrnehmung jedoch schon früher, muß also auf Erscheinungen beruhen, welche im Raume vor dem bewegten Gegenstand erzeugt werden. Wir unterscheiden dabei einerseits Druckwellen, andererseits Stauungserscheinungen.

Druckwellen, welche sich mit Schallgeschwindigkeit (etwa 1450 m/sec) allseitig ausbreiten, entstehen bei plötzlichen Geschwindigkeitsänderungen des bewegten Körpers. Ihre Intensität hängt ab von der Größe dieser Änderung pro Zeiteinheit. Bei konstanter Geschwindigkeit fehlen sie ganz.

Stauungserscheinungen hingegen treten immer auf, solange der Körper in Bewegung ist; man empfindet sie als Wasserwiderstand. Ihre Stärke ist von Größe und Form des Gegenstandes abhängig und nimmt mit steigender Geschwindigkeit zu. Die Stauungsvorgänge sind im Gegensatz zu den Druckwellen ein lokales Phänomen; sie sind räumlich eng an den Gegenstand gebunden. Man unterscheidet 1. eine lokale Druckerhöhung, den sogenannten Staudruck³ (er äußert sich z. B. in der Erhebung der Wasseroberfläche am Bootski oder an einem Brückenpfeiler im Fluß, vgl. Fig. 1); 2. eine lokale Verschiebung von Wasserteilchen, welche ja auseinanderfließen müssen, um dem Körper Platz zu machen und währenddessen von ihm vorwärtsgedrängt werden (sogenannter Aufstau; auch diese Erscheinung läßt sich an im Wasser schwebenden Teilchen leicht beobachten).

KRAMER erwähnt in einer entsprechenden Übersicht⁴ die turbulenten Strömungen und die Druckwellen, welche er ihrer Natur gemäß als «Schallerscheinung» bezeichnet, übersah aber die Stauungserscheinungen. Da auch er gefunden hatte, daß ein herannahender Gegenstand bemerkt wird, ehe die Turbulenzen das Versuchstier erreicht haben können, ist es begreiflich, daß er den Druckwellen bei der Seitenorganreizung wesentliche Bedeutung beimißt.

Gegen diese Ansicht habe ich schon früher Bedenken geäußert⁵ und einige Tatsachen angeführt, welche mir damit nicht recht vereinbar schienen. Nach von FRISCH und STETTER⁶ erfolgt die Wahrnehmung von Schall-schwingungen niederer Frequenz bei der Elritze nicht

durch das Seitenorgansystem. Ferner steht es fest, daß die Seitenorgane auf überaus feine Wasserströmungen ansprechen, also auch auf die bei der Stauung auftretende Wasserbewegung, die ja einer Strömung gleichkommt. Neue Versuche zu dieser Frage an Fischen sowie Beobachtungen an KRAMERS Versuchstier *Xenopus laevis* haben mich zu der Überzeugung geführt, daß die Fernwahrnehmung herannahender Gegenstände in erster Linie auf Stauungserscheinungen beruht, und daß bisher kein Grund vorliegt, die Mitbeteiligung einer Schallerscheinung anzunehmen.

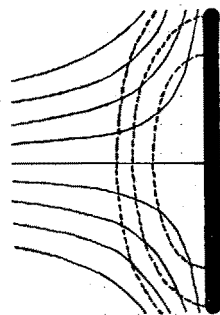


Fig. 1. Staudrucklinien (gestrichelt) vor einem scheibchenförmigen Hindernis in gleichmäßig strömender Wassermasse. Für den umgekehrten Fall (bewegtes Scheibchen in ruhendem Wasser) gelten prinzipiell gleiche Verhältnisse. (Nach PRANDTL.)

Beide Erscheinungen sind experimentell dadurch klar zu trennen, daß ein mit konstanter Geschwindigkeit bewegter Körper keine Druckwellen verursacht, wohl aber eine Stauung. Wenn unter solchen Umständen Fernwahrnehmung auftritt, kann sie also nur auf letzterer Erscheinung beruhen¹. Es sei in diesem Zusammenhang die Tatsache erwähnt, daß eine geblendete, ruhig und gleichmäßig durchs Wasser gleitende *Corvina nigra* die quer zu ihrer Bewegungsrichtung stehende Aquarienvand in einer Entfernung von 1–2 cm bemerkt (die langsame Fortbewegung erfolgt bei *Corvina* durch geschmeidige Ruderbewegungen der Brustflossen; die Tiere waren 20–25 cm lang). Druckwellen kommen hier praktisch nicht in Frage. Ich möchte das Verhalten in folgender Weise deuten: Beim Schwimmen wirken an der Schnauze des Fisches gewisse Stauungserscheinungen (Druck, Strömung), welche sich je nach seinen Bewegungen ändern. Es ist anzunehmen, daß der Fisch diese «selbsterzeugten» Vorgänge nicht als besondere Reize empfindet. Nähert er sich aber der Aquarienvand bis auf kurze Distanz, so können die von der Schnauze vorwärts getriebenen Wasserteilchen nicht mehr ungehindert ausweichen, es ergibt sich also eine «unerwartete» Änderung der Stauungsverhältnisse (Zunahme des Wasserwiderstandes), wodurch das Hindernis seine Anwesenheit verrät.

Man kann auch den umgekehrten Versuch machen, und einen unbeweglich daliegenden Fisch mit einem gleichmäßig bewegten Objekt reizen. Ich wählte dazu die Bartgrundel, *Nemachilus barbatulus*, eine Fischart, welche im Aquarium die Gewohnheit hat, lange Zeit regungslos am Boden liegend zu verweilen. Ein geblendetes Exemplar war zuvor darauf dressiert worden, bei Annäherung eines Scheibchens von 8 × 8 mm Flächen-größe die Flucht zu ergreifen, indem es damit einen leich-

¹ S. DIJKGRAAF, Z. vergl. Physiol. 20, 162–214 (1933).

² G. KRAMER, Zool. Jb. Abt. Zool. Physiol. 52, 629–676 (1933).

³ L. PRANDTL, Abriß der Strömungslehre. Braunschweig 1931 (Abb. 50).

⁴ G. KRAMER, l. c., 645 (1933).

⁵ S. DIJKGRAAF, l. c., 174 (1933).

⁶ K. v. FRISCH und H. STETTER, Z. vergl. Physiol. 17, 686–801 (1932).

¹ Die hinter dem bewegten Körper erzeugten turbulenten Strömungen lassen wir hier und in den folgenden Ausführungen außer Betracht. Auch sie mögen bei der Fernwahrnehmung eine Rolle spielen, doch ist darüber nichts Sicheres bekannt.

ten Schlag erhielt. Um jede plötzliche Geschwindigkeitsänderung des Scheibchens zuverlässig zu vermeiden, wurde es an einem schweren, mit Blei gefüllten Rohrstück befestigt, welches in geeigneter Weise an 4 langen, dünnen Metalldrähten aufgehängt war (Fig. 2). Zur Reizung wurde das Rohrstück in der Richtung seiner Längsachse etwa 4 cm aus der Ruhelage gezogen, dann losgelassen, wobei es uhrpendelartig auf den Fisch zuschwang. Es zeigte sich, daß die Bartgrundel das heran-

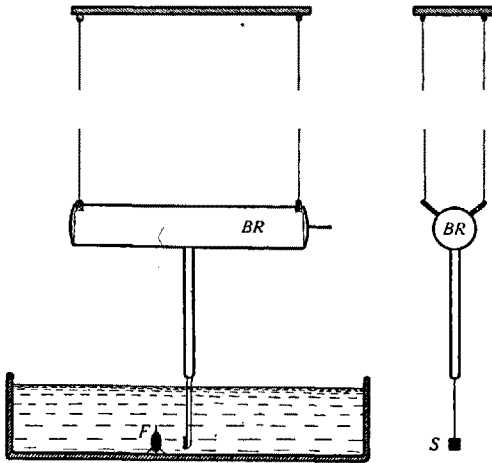


Fig. 2. Apparat zur mechanischen Fernreizung von *Nemachilus barbatulus* mit zitterfrei bewegtem Scheibchen, von der Seite und von vorne gesehen. F Fisch, BR bleigefülltes Rohrstück (lang 17, dick 3 cm; Gewicht 1250 g), S Scheibchen. Länge der Aufhänge-drähte 125 cm; Wassertiefe 5 cm.

nahe Scheibchen auch bei dieser Art der Reizung in einer Entfernung von 2–4 cm bemerkte (Fluchtreaktion). Das Rohrstück wurde zuvor stets so eingestellt, daß die Bewegung senkrecht zur Längsachse des Fisches stattfand, während das Scheibchen in Ruhelage 2–3 cm von der Körperwand entfernt war. Die Geschwindigkeit des Scheibchens ist zwar nicht absolut konstant, die Geschwindigkeitsänderung erfolgt aber gleitend und ist besonders im Augenblick der Wahrnehmung minimal. Außerdem zeigte sich, daß ein leichter Hammerschlag gegen das hintere Ende des Rohrstücks, wodurch dieses «federnd» etwa 1 cm in Richtung auf den Fisch verschoben wurde, bei einer Entfernung des Scheibchens bis herab zu 5 cm niemals eine Reaktion auslöste, obwohl doch dabei eine äußerst intensive Druckwelle (Schallerschwingung) erzeugt wurde.

Ich glaube aus diesen und ähnlichen Beobachtungen den Schluß ziehen zu dürfen, daß die Fernwahrnehmung der Gegenstände bei Fischen auf Stauungserscheinungen und nicht auf Druckwellen beruht.

Wie liegen die Dinge nun bei *Xenopus laevis*? Dieser afrikanische Frosch hält sich zeitlebens im Wasser auf und besitzt dementsprechend auch in erwachsenem Zustand ein wohlausgebildetes Seitenorgansystem (Fig. 3). Es besteht, wie bei allen Amphibien, ausschließlich aus freien Sinnesknospen. KRAMER untersuchte die Seitenlinienfunktion durch Verwendung von Plastilinkugeln von 7,5 mm Durchmesser, welche an einem Metalldraht befestigt waren und unter Wasser gehalten wurden, wobei sie unwillkürlich leicht zitterten. Als Grenzleistung fand er bei günstig gestimmten Fröschen, daß die Kugel vom geblendeten Tier bis auf eine Entfernung von 15 cm wahrgenommen und richtig lokalisiert wurde. Als Versuchsbecken diente dabei eine runde Tonschale von

87 cm Durchmesser. KRAMER betont nachdrücklich, daß die erwähnte Grenzleistung in (kleineren) Becken von gebräuchlichen Ausmaßen nicht zu erreichen sei. Er führt dies – im Rahmen seiner Auffassung von der Natur des Reizes als Schallerschwingung – auf störende «Echo-wirkung» von den Beckenwänden zurück.

Bei der Nachprüfung fiel mir an meinen Krallenfröschen¹, sehenden wie geblendeten, zunächst die überaus lebhafteste Reaktion auf, welche an der Oberfläche hängende Tiere zeigen, sobald eine durch Betupfen der Wasseroberfläche erzeugte Welle den Frosch erreicht. Er wendet sich dann schlagartig sehr genau dem Erschütterungszentrum zu und vollführt oft einen Satz in Richtung desselben. Leiseste Berührung der Oberfläche, z. B. einmaliges Betupfen mit einer Nadelspitze, kann die geschilderte Reaktion auslösen, auch wenn der Frosch mehr als 30 cm vom Erschütterungszentrum entfernt ist. Wenn man einen lebenden Mehlkäfer auf die Wasseroberfläche bringt, weiß der Frosch – sichtlich von den vom strampelnden Insekt ausgehenden Oberflächenwellen geleitet – die Beute auf geradem Wege rasch aufzufinden. Die biologische Bedeutung dieser Reaktion liegt also auf der Hand².

Auch KRAMER hat die orientierte Fangreaktion auf Oberflächenwellen gesehen und beschrieben. Er hält «das Auf- und Abwandern der gespannten Oberflächenhaut an der Nasenkuppe und den Fingern» für den dabei wirksamen Reiz, und gibt weiter an, daß auch, wenn nur die Nase oder nur die oberen Finger über die Oberfläche hinausragen, entsprechend reagiert wird. Ausschaltung der Seitenorgane (Wegbrennen der Sinnesknospen) hob die richtige Lokalisierung unter diesen Umständen nicht auf. Daß dennoch die Seitenorgane bei diesen Reaktionen beteiligt sein können, ist jedoch klar und ergibt sich weiterhin aus folgenden Beobachtungen.

Zu meiner Überraschung fand ich, daß orientierte Reaktionen auf Oberflächenwellen auch dann erfolgen, wenn gar kein Teil des Frosches über die Wasseroberfläche hinausragt, vielmehr das gesamte Tier sich einige

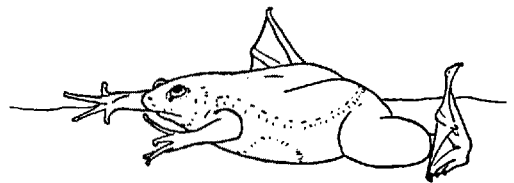


Fig. 3. Der Krallenfrosch, *Xenopus laevis*, am Boden liegend. Seitenorgane angedeutet (am Kopf vereinfacht). (Nach KRAMER.)

Zentimeter tief unter der Oberfläche befindet. Ich konnte diese Beobachtung an mehreren Krallenfröschen vor wie nach der Blendung (Entfernung der Augen in Äthernarkose) immer wieder machen. Im allgemeinen sind die Reaktionen bei Tieren, welche mit der Nase über die Oberfläche hinausragen, lebhafter, doch reagieren auch untergetauchte Frösche bis zu 3–5 cm Tiefe sehr schön. Betupft man die Oberfläche rechts oder links vom Frosch, etwa in 7–10 cm seitlicher Entfernung, so erfolgt Wendung nach der gereizten Seite; tupft man hinter ihm, so erfolgt Zurückrudern bzw. Umwenden. – Es erhebt sich die Frage, welche Sinnesorgane bei diesen

¹ Die Tiere wurden mir aus der Zucht des Utrechter Zoologischen Instituts von Herrn Prof. RAVEN freundlichst zur Verfügung gestellt.

² Erstaunlicherweise bezeichnet KRAMER dennoch Oberflächenwellen als «Veränderungen der Außenwelt, die objektiv mit Beutereizen wenig gemeinsam haben» (l. c., 632 [1933]).

Reaktionen beteiligt sind. Der Tastsinn scheidet aus; es handelt sich offenbar um Reizung der Seitenorgane durch eine Tiefenwirkung der Oberflächenwellen. Wie bei den Stauungserscheinungen treten ja auch hier örtliche Druckschwankungen und Verschiebung von Wasserteilchen auf.

Als Grenze der Empfindlichkeit für die hier gebotenen Reize bestimmte ich folgende Zahlen. In einem rechteckigen Vollglasaquarium von 20×29 cm reagierte bei einer Wassertiefe von 6,5 cm sogar noch der flach am Boden liegende, geblendete Krallenfrosch auf Betupfen der Oberfläche mit einer 1 mm dicken Glasnadel, und zwar durch Wendung nach der gereizten Seite, allerdings erst nach der zweiten oder dritten Betupfung. Die höchsten Teile des Tieres (Oberteil der Hinterflossen, vgl. Fig. 3) befanden sich etwa 4 cm unter der Oberfläche. – Bei einer Wassertiefe von 16,5 cm erhielt ich folgende Grenzwerte: ein schief aufrecht stehender Frosch, dessen Nase und Fingerspitzen sich in etwa 8 cm Tiefe befanden, reagierte noch auf leichtes Betupfen der Oberfläche mit dem stumpf geschmolzenen Ende eines 6 mm dicken Glasstäbchens, jedoch nicht prompt und schlecht gerichtet. Sogar mit der Nase 11 cm unter der Oberfläche wurde vorsichtiges Betupfen noch durch eine, allerdings ungerichtete, Suchbewegung beantwortet. In einer Tiefe von 14 cm wurde überhaupt nicht mehr reagiert. – Ein anderer geblendeter Frosch reagierte in einem Becken von 25×34 cm bei einer Wassertiefe von 10 cm noch schön orientiert, wenn er flach am Boden lag, also in einer Tiefe von mindestens 6–7 cm. – Die geschilderten Reaktionen erfolgten nicht im Augenblick des Betupfens der Oberfläche, sondern nach einer gewissen Latenzzeit, in der die wandernde Welle über den Frosch eingetroffen oder hinweggegangen sein mochte.

Wenn man zuverlässige Feststellungen über die Leistungsgrenzen der Seitenorgane bei der Wahrnehmung bewegter Körper machen will, ist es also notwendig, den Einfluß der Oberflächenwellen durch Verwendung einer genügend großen Wassertiefe auszuschalten. Unter dieser Voraussetzung fand ich folgende Grenzwerte: Im Vollglasbecken von 20×29 cm und bei einer Wassertiefe von 16,5 cm reagierte ein blinder, am Boden liegender *Xenopus* auf das unwillkürliche Zittern beim Festhalten eines senkrecht eingetauchten Glasstäbchens von 6 mm Durchmesser bis in 15 cm Entfernung durch eine Wendung zur gereizten Seite. Auf eine leichte absichtliche Bewegung des Stäbchens über 1–2 cm in Richtung auf den Frosch zu wurde noch in 20 cm Entfernung reagiert. Besonders merkwürdig war es, daß auf das unwillkürlich zitternde Stäbchen manchmal bereits reagiert wurde, als das untere Ende bloß 6–7 cm tief eingetaucht war, obwohl sich der Frosch mehr als 14–15 cm unter der Oberfläche und seitlich von der Eintauchstelle befand. Bei 2 cm tiefem Eintauchen sah ich keine klare Reaktion; blosse Bewegung der Oberfläche war völlig erfolglos.

Die von mir beobachtete Empfindlichkeit des Fernstastsinns stimmt also mit der von KRAMER gefundenen gut überein. Im Gegensatz zu seiner Angabe gelang aber die Feststellung ohne weiteres in Becken von gewöhnlichen Ausmaßen. Der von KRAMER beobachtete Unterschied zwischen kleinen und größeren Becken kann also nicht auf die von ihm angegebene Weise durch Echowirkung einer «Schallerscheinung» gedeutet werden. Er erklärt sich aber zwanglos, wenn Oberflächenwellen mit im Spiele waren, die ja unvermeidlich bei der Seitenorganreizung mit erzeugt worden sind. Daß auch die Reflexion dieser Wellen sich in einem kleinen Becken eher störend bemerkbar machen muß als in einem grö-

ßeren, liegt auf der Hand. Allerdings müßten KRAMERS entsprechende Versuche bei relativ geringer Wassertiefe stattgefunden haben, was anscheinend tatsächlich der Fall war¹.

Bezüglich der eingangs gestellten Frage nach der physikalischen Natur der Fernstastreizung sei abschließend noch folgender Versuch erwähnt. Eine Glaskugel von 7–8 mm Durchmesser wurde an einem 30 cm langen Zwirnfaden aufgehängt und in 5–8 cm Tiefe horizontal mit möglichst gleichmäßiger Geschwindigkeit (etwa 10 cm/sec) durchs Wasser auf die Körperseite eines blinden *Xenopus* zu geschleift. Regelmäßig wurde die herannahende Kugel bereits in 2–3 cm Entfernung bemerkt (rasche, zielgerichtete Wendung). Auch bei diesem Versuch können kaum Druckwellen vorhanden sein, so daß bei *Xenopus* wie bei den Fischen die Beteiligung der Stauungserscheinungen beim Fernstasten sicher gestellt erscheint.

Zusammenfassend kommen wir also zum Ergebnis, daß die Reizung des Fernstastsinns sowohl bei Fischen als bei Amphibien in erster Linie auf den *Stauungserscheinungen* beruht, welche vor jedem unter Wasser bewegten Körper auftreten. Bei Fernwahrnehmung ruhender Gegenstände ist es die Änderung der vom Fisch selbst erzeugten Stauung bzw. die Zunahme des Wasserwiderstandes, welche wahrgenommen wird. Es ist nicht richtig, in diesem Fall von «Reflexion» von Wasserwellen zu sprechen, wie es in der Literatur häufig geschieht. Denn eine strömende Wasserbewegung wird beim Auftreffen auf einen Gegenstand nicht *reflektiert*, sondern entlang seiner Oberfläche *abgelenkt*. *Xenopus laevis* reagiert unter Wasser auf geringfügige Oberflächenwellen, und zwar bis in eine Tiefe von 10 cm.

SVEN DIJKGRAAF

Zoologisches Institut der Universität Groningen, den 20. April 1947.

Summary

Fishes and aquatic amphibians are able to detect and locate moving bodies and even obstacles at some distance by means of their lateral-line sense organs (*Fernstastsinn*). As was shown experimentally, the main physical process involved in these reactions are certain local damming phenomena in front of the moving object (rise of pressure, displacement of water particles). Obstacles cause an alteration of the damming phenomena produced by the moving animal's body itself (increase of water resistance). KRAMER's different view is rejected; he overlooked the existence of damming phenomena and was not aware of the fact that *Xenopus laevis* reacts to surface waves even when the animal is totally submerged.

¹ KRAMER spricht an einer Stelle vom «flach gefüllten Becken»; weitere Angaben fehlen.

PRO LABORATORIO

Qualitative microchemical analysis by microradiography with fluorescent screen

The usual technique in microradiography is to take, by means of X-rays of suitable wave-length, an image of the very thin object in scale 1:1 on a very fine-grained photographic film. The image obtained on the film is subsequently enlarged optically.

The procedure is somewhat time-consuming, however. For routine investigations of, e.g., metallurgical samples