

R. Demoll
—
**Sinnesorgane
der Arthropoden**



Springer Fachmedien Wiesbaden GmbH

Die
Sinnesorgane der *Arthropoden*
ihr Bau und ihre Funktion

Die Sinnesorgane der Arthropoden ihr Bau und ihre Funktion

Von

Dr. Reinhard Demoll

o. Professor für Zoologie an der Technischen Hochschule in Karlsruhe



Springer Fachmedien Wiesbaden GmbH
1917

Alle Rechte vorbehalten.

ISBN 978-3-663-19885-7
DOI 10.1007/978-3-663-20225-7

ISBN 978-3-663-20225-7 (eBook)

© Springer Fachmedien Wiesbaden 1917
Ursprünglich erschienen bei Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig, Germany 1917
Softcover reprint of the hardcover 1st edition 1917

Vorwort.

Die Aufgabe, eine systematische Darstellung der Sinnesorgane der Arthropoden zu geben, war für mich dankbar und undankbar zugleich.

Insofern, als es sich darum handelte, ein Gebiet zu bearbeiten, das mich in einzelnen Teilen schon seit Jahren immer wieder beschäftigte, begrüßte ich die Gelegenheit, durch eine umfassende Darstellung gezwungen zu sein, meine Interessen sämtlichen Teil- und Spezialproblemen, die dieses Gebiet umschließt, zuwenden zu müssen, und andererseits auch wieder Ideen, die das Studium im einzelnen ergab, auf ihren Wert für die Gesamtheit prüfen zu können.

Undankbar nenne ich die Aufgabe da, wo die niederen Sinnesorgane zu behandeln waren. Hier sind unsere Kenntnisse noch so sporadisch, daß es nicht gelingt, unter den verschiedenen möglichen Einteilungsprinzipien auch nur eines in einwandfreier Weise durchzuführen. Legt man den Bau der Sinnesorgane zugrunde, so wird physiologisch Gleichartiges getrennt, Ungleichartiges vereinigt, und man gelangt so zu einer durchaus unbefriedigenden Darstellung. Andererseits lassen sich auch die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Reizarten nicht nach dieser Richtung verwerten, da für sehr viele Organe die zugeordnete Reizform noch nicht ermittelt werden konnte. So ist man ständig auf Kompromisse angewiesen, die überdies häufig genug durch theoretische Erwägungen und Vermutungen gestützt werden müssen.

Dazu kommt, daß die geringe Kenntnis der den verschiedenen Sinnesorganen zugeordneten (adäquaten) Reize die Auswahl der zu näherer Besprechung herangezogenen Typen oft recht willkürlich erscheinen lassen muß, und man sieht stets die Gefahr vor Augen, physiologisch wohl charakterisierte Organe vollständig übergangen zu haben, weil sie morphologisch keine erheblichen Eigenarten aufweisen.

So wird man es nicht zu sehr tadeln dürfen, wenn das Kapitel, das die niederen Sinnesorgane behandelt, allzu deutlich den Charakter des unsicheren Tastens trägt.

In neuerer Zeit wurde der Versuch gemacht, die außerordentlich vielgestaltigen niederen Sinnesorgane einigen wenigen, willkürlich aufgestellten Grundtypen zu subsumieren, für welche besondere Namen geschaffen wurden. Ein solches Unternehmen ist bei dem Stande unserer Kenntnisse verfrüht und muß zu einer widernatürlichen Sortierung der Mannigfaltigkeit dieser Gebilde führen. Diese Typen und ihre Benennungen sind daher in diesem Buche nicht zu finden.

Man wird wohl bemerken, daß dann und wann einer Frage vermehrte Aufmerksamkeit geschenkt und ihr intensiver nachgegangen wurde. Derartige Exkurse müssen in einem Lehrbuche unmotiviert erscheinen und daher einen Vorwurf einschließen. In Darstellungen jedoch, die immer wieder über den gesicherten Bestand unseres Wissens hinausgreifen müssen und in dem Maße, als sie dies zu tun gezwungen sind, die Individualität des Schreibenden deutlicher erkennen lassen, in solchen Büchern finde ich Abschweifungen in Gebiete, die den Verfasser besonders beschäftigen, nur begrüßenswert. Ich glaubte daher, mir eine volle Zurückhaltung nach dieser Richtung hin nicht auferlegen zu müssen.

Mit Ausnahme des Schlußkapitels wurden im Text die Autoren in weitgehendem Maße erwähnt. Auffassungen und Beobachtungen, die sich als irrig erwiesen haben, sind vollständig beiseite gelassen, sofern es sich nicht um Hypothesen handelt, die heute noch in ernst zu nehmender Weise vertreten werden.

Bei den Krebsen und insbesondere bei den Insekten finden sich, oft auf Familien oder selbst Gattungen beschränkt, nervöse Organe verschiedenen Baues, über deren Funktion bisher nichts Sicheres ermittelt werden konnte. Sie sind in diesem Buche nicht näher beschrieben, einmal, um den allgemein verbreiteten Sinnesorganen mehr Raum zugestehen zu können; dann aber auch, und zwar nicht zum wenigsten, um nicht die Kapitel zu vermehren, in denen die physiologischen Fragen nur durch Vermutungen unbefriedigende Antworten erfahren konnten.

Im besonderen muß in dieser Hinsicht der leierförmigen Organe der Spinnen gedacht werden. Hier habe ich auf ein näheres Eingehen verzichtet, weil es mir scheint, daß die histologischen Feststellungen noch mancherlei zu wünschen übrig lassen. Aus der Kenntnis des feineren Baues ließen sich jedenfalls Anhaltspunkte gewinnen, um die Funktion sicherer beurteilen zu können. Meine Vermutung, daß die Bedeutung dieser Sinnesorgane eine ähnliche ist, wie die der kuppelförmigen Organe, kann ohne eingehende Untersuchung und experimentelle Prüfung nur in zu vager Form ausgesprochen werden, als daß es sich jetzt schon verlohnte, nach näheren, schwachen Begründungen dieser Hypothese zu suchen.

Das Manuskript war zum größeren Teil bereits fertig, als der Krieg ausbrach. Als ich aus dem Felde zurückkam und vom Herbst 1915 ab im Garnisondienst Verwendung fand, bot sich mir Gelegenheit, die Arbeit langsam und mit Unterbrechungen fortzusetzen, so daß ich 1916 das Manuskript abschließen konnte.

Durch das liebenswürdige, sehr dankenswerte Entgegenkommen der Herren Verleger wurde ein sehr angenehmes Zusammenarbeiten geschaffen und das Buch wesentlich gefördert.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorwort	III
Inhalt	V
Einleitung	1
Die niederen Sinne	11
Die Haupttypen der niederen Sinnesorgane	15
Tastsinn	19
Drucksinn	22
Thermischer Sinn	25
Geruch- und Geschmacksinn	26
Schmerzsinn	38
Die chordotonalen Organe	40
Die Sinnesorgane der Halteren	40
Die echten Chordotonalorgane	45
Die Johnstonschen Organe	49
Tympañale Chordotonalorgane	53
Statische und dynamische Sinnesorgane.	68
Die statischen Organe der Nepiden	75
Die statisch-dynamischen Organe der höheren Krebse	81
Die Augen der Gliederfüßler	91
Allgemeines	91
Die Augen der Myriapoden	96
Die Augen der Arachnoideen und Xiphosuren	101
Zur Physiologie der Spinnenaugen	135
Die Augen der Pantopoden	139
Die Stemmata der Insektenlarven	139
Die Ocellen der Insektenimagines	145
Das Medianauge der Krebse	148
Die Augen von Copilia, Corycaeus und Sapphirina	150
Das Facettenauge der Insekten und Krebse	152
Dioptrik des Facettenauges	157
Theorien über das Sehen	163
Appositionsauge	165
Superpositionsauge	171
Unregelmäßig gebaute Augen	187

	Seite
Sehschärfe und Bewegungssehen	196
Binokulares Sehen	200
Entfernungslokalisation	201
Adaptation und Unterschiedsempfindlichkeit	205
Farbsehen	206
Einwirkung ultravioletten Lichtes	211
Lichtempfindlichkeit ohne Augen	212
Die Ganglien des Nervus opticus	212
Zur Funktion des Arthropodengehirns	213
Literatur	229
Autorenverzeichnis	240
Sachverzeichnis	241

Einleitung.

Den Arthropoden wurde von jeher vom Wissenschaftler wie auch vom Laien ein besonderes Interesse entgegengebracht. Dies liegt nicht allein daran, daß unter ihnen eine große Zahl dem Menschen Nutzen oder Schaden bringen. Auch ist der ausschlaggebende Faktor nicht der Umstand, daß diese Formen mit ihrem starren Außenskelett dem Spezialisten ein angenehmes, ebenso vielgestaltiges, wie infolge der Hartteile leicht zu bestimmendes Sammlungsobjekt darstellen. Diese beiden Momente werden zwar immer bewirken, daß den Gliederfüßlern ein besonderes Augenmerk geschenkt wird. Das was aber diese Tiere dem Menschen näher bringt als die meisten anderen Wirbellosen, ist ihre außerordentlich mannigfaltige Anpassung an die verschiedensten, zum Teil recht komplizierten Lebensbedingungen und — im Zusammenhang damit stehend — ihre Beweglichkeit, die wieder gut entwickelte Sinnesorgane zur Voraussetzung hat und mit einer höheren Entwicklung eines zentralen Nervensystems verknüpft ist. Je komplizierter die Reaktionen sind mit denen die Reize der Außenwelt beantwortet werden sollen, je mehr sie sich durch eine Freiheit in der Zusammenfügung ihrer Komponenten und durch Verwertung von Erfahrungselementen den handlungsmäßigen Reaktionen nähern, eine um so höhere und individualistischere Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane wird gefordert.

Es ist leicht festzustellen, durch welche Organisationszüge des Arthropodenkörpers die Fähigkeit begünstigt wurde, kompliziertere Reaktionen und mithin vielgestaltige, oft schnelle und stets geordnete Bewegungen auszuführen. Es war dies einerseits das Vorhandensein eines Skeletts und andererseits die geringen Dimensionen, die diese Tiere durchweg zeigen. In welcher Beziehung diese beiden Faktoren unter sich stehen, in welcher Weise ferner das Außenskelett die Organisation der Sinnesorgane beeinflußt und ihnen ein ganz charakteristisches Gepräge verleiht, sollen die nächsten Zeilen ausführen. Es ist nicht überflüssig, wenn wir hierbei etwas weiter ausholen und wenn wir besonders der Art der Gelenkbildung beim Außenskelett einige Aufmerksamkeit schenken. Denn in den Gelenken haben wir die Gebilde vor uns, die bei dem Außenskelett prinzipiell anders gebaut sein müssen als bei dem Innenskelett; mit dem verschiedenen Bau geht auch eine verschiedene

Funktion Hand in Hand, und diese wieder ist es, die die Größe, die Beweglichkeit und zum Teil auch die Sinnesorgane dieser Tiere in hohem Maße beeinflusst.

Ich habe hier von Außen- und Innenskelett gesprochen. Es sollen diese Worte sich nur auf die Funktion, nicht aber auf die Genese der Stützsubstanzen beziehen. Das Innenskelett ist demnach ein Skelett, das dem Körper oder dessen einzelnen Organen lediglich als Stütze dient. Dem ist dann das Außenskelett gegenüber zu stellen als ein Skelett, das dem Körper nicht nur Stütze, sondern auch wirksamen Schutz gegen äußere Verletzungen gewährt. Ein äußeres Schutzskelett wird bei kleineren Formen nur dann überflüssig sein, wenn es sich um pelagische oder im Schlamm lebende Organismen handelt. Auch können niederstehende Tiere einen äußeren Schutz dann entbehren, wenn sie infolge ihrer geringeren Differenzierung ein beinahe unbegrenztes Regenerationsvermögen besitzen (Turbellarien). In ihnen haben wir träge Wassertiere vor uns mit einfachen Bewegungen ohne Extremitäten. Die Entstehung von Extremitäten ist aber besonders für Landtiere und auch für nicht frei schwimmende Wassertiere der erste Schritt, der eine reichere Bewegungsmöglichkeit verbürgt. Sie fordern aber ihrerseits eine Stützsubstanz, ein Skelett, ohne das sie nur plumpe Ausstülpungen des Körpers ohne eigentliche Gliederung bleiben müßten. Wird aber ein Skelett gefordert, so wird dies bei kleinen Formen, die weder pelagisch noch im Schlamm leben, stets zur Bildung eines Schutzskeletts, also eines äußeren Panzers führen.

Dem großen Vorteil, den ein Außenskelett als Schutz bietet, stehen auch große Nachteile gegenüber. Das Außenskelett gestattet nur geringe Dimensionen, wenn die Beweglichkeit der Tiere nicht stark herabgesetzt werden soll. Es ist kein Zufall, daß gerade die kleinsten Formen unter den Tieren mit Außenskelett, also unter den Insekten und Spinnen, auch die beweglichsten sind, und es ist weiter kein Zufall, daß die Tiere, die hinsichtlich ihres Intellekts an erster Stelle stehen, die Wirbeltiere, auch die einzigen sind, die ein gegliedertes Innenskelett aufweisen. Dies soll aus der nachfolgenden Betrachtung deutlich werden.

Es ist hier das Wort „gegliedert“ besonders zu betonen, denn solange kein Bedürfnis vorhanden ist nach einer Gliederung des Körpers, solange das Tier entweder am Boden festgewachsen sein Leben wie eine Pflanze verbringt, oder als ein in seinen einzelnen Teilen unbeweglicher Körper im Wasser flottiert, solange machen sich auch weder bei Endo- noch bei Exoskelette Begleiterscheinungen von größerer Bedeutung geltend. Erst bei eintretender Gliederung und im speziellen durch die Forderung gelenkiger Verbindungen gewinnt das Innenskelett wesentliche Vorteile gegenüber einem äußeren Skelettsystem. Es wird daher die nächste Frage sein: Welche prinzipiellen Unterschiede bestehen zwischen den Gelenken eines Exo- und denen eines Endoskeletts, und wodurch werden sie bedingt?

Eine gelenkige Verbindung eines Endoskeletts kommt dadurch zustande, daß die zwei Skeletteile mit zwei korrespondierenden Flächen

einander direkt auflagern, indem dem Gelenkkopf des einen die Gelenkpfanne des anderen entspricht. Auf diese Weise besteht ein direkter Kontakt der einzelnen Teile, der auch bei Bewegungen nicht aufgehoben wird. Hieraus ergibt sich, daß bei dieser Skelettform der Idealtypus des Gelenkes verwirklicht werden kann. Dieser besteht in einer Verbindung der Teile, die jede mögliche Bewegung zuläßt, sowohl Bewegungen um die Längsachse, sowie um jede beliebige, auf der Längsachse des feststehenden Teiles senkrecht stehende Querachse, und schließlich Bewegungen, die eine Kombination dieser beiden darstellen.

Nun müssen freilich die Skeletteile durch Bänder zusammengehalten werden, wobei sie nach dem Grade ihrer Spannung und entsprechend der Verlaufsrichtung nur eine begrenzte Bewegung erlauben. Wohl wird dadurch das Idealgelenk zu einem solchen mit einer beschränkten Anzahl von Drehungsachsen herabgedrückt. Aber das, worauf es hier ankommt, ist, daß ausgehend von dem Idealtypus jeweils den Bedingungen entsprechend eine andere Gelenkform entstehen kann. Stets bleibt in vollem Umfang die Bewegungsfreiheit erhalten, die von den gegebenen Bedingungen gefordert wird. Und da die Bedingungen sehr verschieden sind, so findet man auch die verschiedensten Modifikationen oder Einschränkungen des Idealgelenks: So das Kugelgelenk, das diesem am nächsten kommt, dann das Drehgelenk, das eine Bewegung um die Längsachse erlaubt, das Scharnier- oder Ginglymusgelenk, das Sattel- und das Schraubengelenk und schließlich die verschiedensten Kombinationen dieser Typen. Dieser Mannigfaltigkeit von verschiedenen Gelenkformen des Innenskeletts steht bei dem Exoskelett eine Monotonie und Formenarmut entgegen, die in dem Wesen eines Schutzskeletts direkt begründet ist.

Die Extremität eines Käfers oder Krebses setzt sich hinsichtlich ihrer Hartgebilde aus einzelnen Chitinröhren zusammen. Eine direkte Auflagerung der Ränder der einen Röhre auf die der anderen, also ein direkter Kontakt, wäre hier sehr ungünstig, da in diesem Falle bei Bewegung die Ränder auf der einen Seite weit auseinanderklaffen müßten. Die Skeletteile könnten sich nur noch an einem einzigen Punkte direkt berühren und der Halt, der gerade bei Bewegungen in erhöhtem Maße gefordert wird, würde sehr vermindert oder überhaupt ganz in Frage gestellt werden. In der Tat findet man auch bei den Arthropoden meist eine Modifikation dieser Anordnung, die darin besteht, daß die beiden Röhren sich an zwei diametral einander gegenüberliegenden Stellen je zwei Fortsätze entgegensehenden, die dann durch Bänder miteinander in Verbindung treten. Oder aber die gelenkige Verbindung wird dadurch hergestellt, daß der eine Teil mit seinem verjüngten Ende sich etwas in den anderen hineinschiebt. Die Hartgebilde liegen sich also dann nicht direkt auf, wie es bei den Wirbeltieren der Fall ist, sondern es wird hier die Verbindung lediglich oder mindestens in der Hauptsache durch Bandmassen hergestellt.

Das teleskopartige Ineinanderschieben zieht auch andere nachteilige Konsequenzen nach sich. Zunächst kann die Exkursionsweite

einer solchen Gelenkverbindung keine sehr beträchtliche sein. Denn entweder würden bei geringer Ineinanderstülpung dieselben Nachteile erwachsen, wie bei direktem Aufeinandersetzen; oder aber die Teile schieben sich weit ineinander hinein. Und dann wird eben hierdurch wieder eine ausgiebige Bewegung unmöglich gemacht. So finden wir denn diese Anordnung nur da, wo keine große Exkursionsweite gefordert wird. In allen anderen Fällen trifft man die erstgenannte Modifikation an, oder bisweilen eine zweite, die darin besteht, daß der eine Skeletteil zwar tief in die andere Skelettröhre hineinführt, jedoch nur auf einer Seite, während auf der anderen Seite die entsprechende Partie fehlt; oder, mit anderen Worten, das in dem Inneren der anderen Röhre liegende Endstück ist schräg abgestutzt. Dadurch wird die Exkursionsgrenze für eine bestimmte Bewegung etwas nach oben verschoben, ohne daß dieser Vorteil durch einen Mangel an Führung wieder illusorisch würde. Auch wird dadurch wenigstens an einem Punkte ein dauernder Kontakt der beiden Hartgebilde ermöglicht. Die Bewegungen, die durch diese zwei Modifikationen begünstigt werden, sind eine einfache Scharnierbewegung. Denn in demselben Maße, in dem die Bewegung um eine Achse günstig beeinflußt wird, werden alle übrigen Bewegungsmöglichkeiten ausgeschlossen. Und so finden wir denn in der Tat bei den Tieren mit gegliedertem Außenskelett immer nur die eine Gelenkform, das Scharnier- oder Ginglymusgelenk. Auf die verschiedenen feineren Modifikationen, die innerhalb dieses Gelenktypus noch möglich und auch verwirklicht sind, brauche ich hier nicht einzugehen, da ihnen die prinzipiellen Nachteile gemein sind. Zwar kommen auch reine Drehbewegungen bei dem Außenskelett vor. So besitzen unter anderem manche Fliegen die Fähigkeit, den Kopf in so hohem Maße um die Körperlängsachse zu drehen, daß der Rüssel, der normal nach abwärts sieht, für Augenblicke senkrecht nach oben zeigt. Solche Bewegungen, besonders wenn es sich nicht um reine Drehungen handelt, werden jedoch meist dadurch ermöglicht, daß einzelne Skeletteile nur mittels der dünnen Körperhaut miteinander in Verbindung stehen. Es handelt sich in solchen Fällen dann überhaupt nicht um Gelenke. Voraussetzung für eine derartige Verbindung ist natürlich ein geringes Gewicht des einen Teiles. Daher können sie auch nicht bei den Extremitäten, die die ganze Körperlast zu tragen haben, und deren Betrachtung uns hier am wichtigsten ist, in Frage kommen. Nun finden sich freilich dann und wann bei Insekten und Krebsen auch Kugelgelenke. Ist aber ein Gelenkkopf und eine Gelenkpfanne ausgebildet, die beide eine zentrale Durchbohrung zum Durchtritt der Muskeln und Nerven besitzen müssen, so ist ohne weiteres klar, daß hierdurch die Bewegungsfreiheit sehr beeinträchtigt wird, da bei größeren Exkursionen die Weichteile geklemmt würden. Andererseits liegt im Sinne einer rationellen Muskelwirkung eine möglichst Einschränkung der zentralen Öffnung. So widerstreiten sich hier zwei Faktoren, die das Zustandekommen eines günstigen Gelenkes unmöglich machen.

Hieraus folgt, daß einerseits die Zahl der verschiedenen Gelenkformen bei dem Exoskelett sehr beschränkt sein muß, und andererseits, daß selbst das sehr spezialisierte Scharniergelenk, sowie auch das Kugelgelenk im Verhältnis zu dem des Innenskeletts eine nur geringe Exkursionsweite besitzen kann. Diese Nachteile werden teilweise kompensiert durch eine Häufung der Gelenke; so an den Fühlern, die oft über 20 Glieder aufweisen, dann an den Extremitäten, und hier besonders wieder an dem basalen Teil, wo drei und selbst vier Gelenke dicht aufeinander folgen, die sich zwischen die Körperwand und das erste längere Extremitätenglied schieben.

Der Umstand, daß das Scharniergelenk am rationellsten von allen Gelenken des Exoskeletts arbeitet, und daß daher an den Extremitäten oft ausschließlich dieser Typus vertreten ist, zieht eine Eigenheit in der Anordnung der Gelenkachsen nach sich. Würden alle Drehachsen der Gelenke einer Extremität einander parallel verlaufen, so könnten die Gliedmaßen nur Bewegungen in ein und derselben Ebene ausführen. Nun sind aber die Drehachsen durchweg in einem bestimmten Winkel gegeneinander gestellt (List). Dadurch wird ermöglicht, daß das Endglied nicht nur einen Kreisbogen beschreiben, sondern wie bei einem Kugelgelenk beliebige Punkte eines Sphäroids erreichen kann. Während aber dies beim Endoskelett durch ein einziges Gelenk ermöglicht wird, sind beim Außenskelett hierzu eine ganze Anzahl nötig, wobei noch nicht gesagt ist, daß von diesen der Aktionsradius des Kugelgelenkes auch wirklich erreicht wird.

Sind also durch die angeführten Faktoren die Bedingungen für eine große Beweglichkeit für das Außenskelett schon sehr ungünstig, so treten noch andere nachteilige Begleiterscheinungen zutage, wenn wir die Frage behandeln, wie in beiden Fällen die Last des Körpers getragen wird. Bei den Wirbeltieren ergibt sich hierfür keine weitere Schwierigkeit, indem an den Gelenken der eine Knochen direkt auf dem anderen aufsteht. Die Maximalbelastung wird hier durch die Druckfestigkeit der Hartgebilde bestimmt. Anders liegt es bei dem Außenskelett. Da dort die Skeletteile teleskopartig ineinander geschoben und nur mit Bändern miteinander verbunden sind, so wird die ganze Körperlast von den Chitinröhren auf die Bänder und von diesen wieder auf Chitinröhren übertragen. Somit wird hier die Maximalbelastung nicht durch die Druckfestigkeit der Hartgebilde, sondern durch die viel geringere Zugfestigkeit der Bänder bestimmt. Eine solche Verbindung ist bei größeren Lasten auch hinsichtlich der sicheren Führung weniger leistungsfähig. Nun verlangt aber ein Außenskelett eine noch viel höhere Leistungsfähigkeit in dieser Hinsicht als ein Innenskelett, besonders wenn es sich um größere Tierformen handelt, denn jenes wird bei gleich großen Tieren unverhältnismäßig viel schwerer sein müssen als dieses. Ich erinnere nur an die mit funktionellem Exoskelett versehene Schildkröte. Ein Außenskelett stellt somit Forderungen, die nur bis zu einer gewissen Grenze erfüllt werden können, d. h. nur so lange, als die Tiere sehr klein bleiben — die Schildkröten bilden inso-

fern keine Ausnahme, als ihre Extremitäten ein Innenskelett besitzen — oder aber solange die Last des Körpers nicht ausschließlich von den Extremitäten getragen werden muß. Daher finden wir unter den Tieren mit gegliedertem Außenskelett lediglich kleine Formen (Insekten, Spinnen), solange es sich um Landtiere handelt, oder aber die Tiere leben im Wasser und können dort infolge der Verminderung der Last, die von den Extremitäten getragen werden muß, größere Körperformen erreichen. Wenn aber auch die größten unter diesen, wie die Hummern und die Langusten, gegenüber den Insekten schon riesenhafte Proportionen aufweisen, so sind es doch noch kleine Tiere im Vergleich zu den Riesen unter den Wirbeltieren.

In dem Sinne einer Einschränkung der Körpergröße wirkt ferner auch das Außenskelett, wenn wir die Art des Wachstums berücksichtigen. Das Skelett, das unfähig ist sich zu dehnen und zu wachsen, muß von Zeit zu Zeit abgestreift und durch ein neues ersetzt werden. Nur in dem Moment der Häutung bis zur Erhärtung des Chitins ist eine Größenzunahme des Körpers möglich. Daß dies aber eine wesentliche Einschränkung der Körpergröße bedeutet, wird klar, wenn man berücksichtigt, ein wie großer Prozentsatz der Tiere bei diesem Prozeß zugrunde geht. Kurz zusammengefaßt kann man also sagen: Die Insekten, die Spinnen und alle die mit äußerem gegliederten Skelett versehenen Tiere haben nicht deshalb ein Exoskelett, weil sie klein sind, sondern weil ihre Lebensbedingungen ein Außenskelett forderten, deshalb mußten sie klein bleiben. Nicht die Größe bedingt den Skelettypus, sondern dieser bedingt die Größe.

Auch hinsichtlich der Beanspruchung der Gelenke auf Zug machen sich wichtige Unterschiede bei beiden Skelettypen bemerkbar. Schneidet man an der Leiche eines Säugetieres an der hinteren Extremität die Oberschenkelmuskulatur und ebenso die Bänder in der Höhe des Hüftgelenkes durch, so fällt damit der Gelenkkopf nicht aus der Pfanne heraus, obwohl das Gewicht der ganzen Extremität als Zug wirkt. Denn die beiden Skelettstücke werden durch den atmosphärischen Druck aneinander gepreßt, da in der Hüftgelenkhöhle ein stark verminderter Luftdruck herrscht.

Es entfernen sich bei dem Endoskelett, also bei Zug, die beiden Skeletteile auch dann nicht voneinander, wenn die Muskeln nicht in Aktion treten. Dies bedeutet aber eine wesentliche Erleichterung für die Muskulatur. (Beim Menschen vermag der atmosphärische Druck den Oberschenkelknochen gegen die Gelenkpfanne zu drücken bei einer Belastung von etwa 20 kg. Erst wenn der Zug diese Grenze übersteigt, müssen notwendig Muskel in Aktion treten, um auch weiterhin ein Heraustreten des Gelenkkopfes zu verhindern.) Ein weiterer Vorteil besteht darin, daß hier auch bei Zug die Gelenkflächen in Kontakt miteinander bleiben und hierdurch die sichere Führung der Extremitäten gewahrt bleibt. Beim Außenskelett dagegen läßt die Sicherheit der Führung, die an sich schon nicht mit der Innengelenke zu vergleichen ist, bei Zug noch mehr zu wünschen übrig.

Beachtet man all die bisher angeführten ungünstigen Begleiterscheinungen des Außenskeletts, so ergibt sich, daß diese Gelenke um so mehr Nachteile zeigen, je größere Dimensionen die einzelnen Teile annehmen. Es sind demnach kleine Formen mit Außenskelett besser gestellt als große. Für jene kommt auch noch weiter günstig hinzu, daß infolge des geringen Gewichts der einzelnen Körperteile bisweilen auch nur häutige Verbindungen derselben nötig sind, die dann natürlich ausgiebige Bewegungen ermöglichen. Nun hängt aber von der Beweglichkeit des Körpers die ganze Entwicklungshöhe des Tieres ab. Eine hohe Ausbildung der Sinnesorgane und der Intelligenz kann nur erfolgen, wenn infolge hoher Beweglichkeit auch feine Sinne erforderlich werden. Wir finden denn auch in der Tat als die geistig hochstehendsten Tiere der Wirbellosen sehr kleine Tierformen, die Ameisen, bei denen die Bewegungsfähigkeit der Extremitäten noch dadurch unterstützt wird, daß der Körper sehr tiefe Einschnitte besitzt, so daß die einzelnen Körperabschnitte einer ausgiebigen Bewegung gegeneinander fähig sind. Dadurch aber wird der Aktionsradius der Extremitäten sehr wesentlich erweitert. Die Folgen hiervon sehen wir in der Befähigung der Ameisen, Werkzeuge zu handhaben, der einzige Fall, wo dies für Wirbellose bis jetzt nachgewiesen ist.

Während also bei Tieren mit Exoskelett die Größe der Individuen einen Nachteil einschließt, fällt dies bei den Tieren mit Endoskelett weg. Eine Beziehung zwischen Körpergröße und Tüchtigkeit der Gelenke besteht hier nicht. Infolgedessen sind auch der Entwicklung höherer geistiger Fähigkeiten durch die Größe der Tierformen keine Schranken gesetzt. Begünstigt wird diese Entwicklung noch besonders durch die Möglichkeit einer weitgehenden Kontrolle der Bewegungen durch die Augen. Und diese wieder setzt einen biegsamen Hals voraus, wie wir ihn bei den Vögeln und Säugetieren fast durchweg finden. Bei den Insekten dagegen ist dies infolge der geringeren Beweglichkeit des Kopfes am Rumpfe ausgeschlossen. Die Möglichkeit einer Kontrolle der Extremitätenbewegungen ist aber die Grundbedingung einer hohen Beweglichkeit und vielseitigen Tätigkeit der Gliedmaßen und mußte zugleich zu einer immer weiterführenden Zentrierung der Sinneseindrücke Veranlassung geben.

Eine vielseitige Tätigkeit der Extremitäten wird bei dem Innenskelett noch durch einen anderen Faktor günstig beeinflusst, der ebenfalls in direkter Abhängigkeit von den Gelenken steht. Es ist dies die Bildungsmöglichkeit eines in seinen einzelnen Teilen beweglichen Bogens und Gewölbes. Das Prinzip beruht hierbei auf einer festen Aneinanderlagerung der einzelnen Hartgebilde in dem Sinne, daß die Last die einzelnen Teile des Bogens oder Gewölbes in erster Linie auf Druck beansprucht, ein Prinzip, das in der Technik vielfach Anwendung findet. Der Vorteil beruht hauptsächlich auf dem Umstand, daß die meisten Materialien eine höhere Druck- als Zugfestigkeit besitzen.

Bei einem Exoskelett sind solche Konstruktionen so gut wie ausgeschlossen, da hier die Skeletteile nicht direkt einander anlagern,

sondern ineinander hineingeschoben und durch Bandmassen miteinander verbunden sind. Hier würde also trotz Gewölbebaues die Last eine Zugwirkung auf Bänder ausüben und der Vorteil, der in dem Gewölbebau liegt, würde dadurch wegfallen.

Andererseits ist die Verwendung des Gewölbebaues bei dem Innenskelett eine sehr weitgehende. In erster Linie ist hier die Rumpfwirbelsäule zu erwähnen, die sich wie ein flach gewölbter Bogen von der vorderen nach der hinteren Extremität hinüberspannt. Auf diese Weise wird durch relativ geringe Skelettmassen das Tragen von ungeheuren Lasten ermöglicht. Es sei nur an das Gewicht des Rumpfes eines Elefanten oder Nilpferdes erinnert, das von einer horizontal verlaufenden oder nach unten durchgebogenen gegliederten Wirbelsäule von nur denselben Dimensionen und demselben Bänderapparat wohl nie getragen werden könnte. Auch das Pferd ist nur infolge dieser Formation der Wirbelsäule imstande, stundenlang den Reiter auf dem Rücken zu tragen, ohne eine Schädigung der inneren Teile zu erleiden. Andere Tiere, wie z. B. die Eidechsen, zeigen diese Krümmung nicht, da sie in der Ruhe den langen Rumpf auf dem Boden auflegen. Auch die Säugetiere lassen, solange sie jung sind, nur wenig oder nichts von einer derartigen Krümmung erkennen. Junge Hunde, junge Katzen und ebenso wilde Tiere, wie junge Löwen usw., laufen mit eingesenktem Rücken. Erst wenn die Tiere sich auswachsen, wird die Krümmung deutlich. „Bei Pferden kann man eine vermehrte Rückenwölbung in dem Augenblick wahrnehmen, in welchem der Reiter aufsteigt, und bei vielen Tieren gehört der stärker gekrümmte Rücken zur Charakteristik ihres Sprunglaufes.“ (G. H. Meyer, 1873.) Es sei hier ferner noch an die Sprunghaltung der Maus erinnert. Auch die Kampfstellung macht sich bei Hunden und besonders bei den Katzen in einer Verstärkung der Rückenkrümmung bemerkbar. Wenn dies auch bei der Katze zum Teil wohl als Abschreckungsmittel aufzufassen ist, so hat es sich doch allmählich aus einer Verstärkung der Krümmung beim Kampfe entwickelt, die zunächst nur den Vorteil hatte, daß hierdurch die Muskeln mit geringerer Kraftentfaltung den Rumpf zu tragen vermochten und dieser zugleich dadurch zu einem geschlosseneren Ganzen wurde, das eine einheitlichere Führung ermöglichte. Sollte dieselbe Festigkeit, die das Innenskelett auf diese Weise dem Körper zu geben vermag, durch ein Exoskelett erreicht werden, so würden hierzu Skelettmassen nötig sein, die um ein Vielfaches die eines Innenskeletts übertreffen müßten. Eine weitere Verstärkung dieses Skeletts würde dann wieder durch sein eigenes Gewicht gefordert werden. Und schließlich würde noch ein anderer Nachteil hieraus erwachsen; es würde die Beweglichkeit des Rumpfes sehr wesentlich beeinträchtigt.

Eine weitere Verwendung des beweglichen Gewölbes finden wir speziell beim Menschen an dem Fuß. Die ganze Last des Körpers wird durch dieses Fußgewölbe getragen, das durch seine Gliederung und relative Beweglichkeit ein Balancieren auf einer kleinen Unterstützungsfläche ermöglicht. Bei einem mit starrem Schutzskelett umgebenen

Körper ist dies undenkbar. Dahl hat mit Recht darauf hingewiesen, daß mit der Chitinpanzerung der Arthropoden die hohe Anzahl ihrer Gangbeine in engstem Zusammenhang steht. Der unbewegliche Rumpf fordert dort stets eine Unterstüztung an drei Punkten, da er unfähig ist, auf nur zweien zu balancieren. Es sind also zum Gehen stets drei Beine nötig, um das Gleichgewicht zu wahren, während die anderen drei die Lokomotion besorgen. Daher finden sich bei Arthropoden als Mindestzahl immer drei Beinpaare.

Schließlich sei noch auf die hohe Ausbildung eines Greifapparates bei einem Teil der Säugetiere hingewiesen, wie sie prinzipiell bei den Arthropoden unmöglich ist. Wenn wir uns umsehen nach den Greifapparaten, die den Insekten, Krebsen und Spinnen zum Ergreifen der Beute und zur Verteidigung zur Verfügung stehen, so sind es nur eine ganz geringe Anzahl von Konstellationen, die diesem Zwecke dienen. Es sind entweder einfache Zacken oder Klauen an dem Ende einer gegliederten Extremität, oder es können zwei Glieder messerartig aufeinander geklappt werden (*Manthis*, *Squilla*), oder schließlich es finden sich Scheren, wie bei den Krebsen, die aus zwei Skeletteilen bestehen, von denen der eine wie ein Schierenteil gegen den anderen bewegt werden kann. Dieser Greifapparat ist als der höchstentwickelte zu bezeichnen, der bei den Arthropoden vorkommt; und doch, ein wie rohes, unhandliches Werkzeug stellt er der Greifhand der Affen und des Menschen gegenüber dar.

Die Monotonie der Greifapparate der Arthropoden beruht also in letzter Instanz ebenfalls wieder auf den ungünstigen Gelenkverhältnissen und man geht wohl nicht zu weit, wenn man überhaupt die Monotonie im Bauplane innerhalb der an Individuen- und Artzahl so überaus reichen Gruppe der Insekten und dann auch der Krebse auf die Monotonie der Gelenkverbindungen zurückführt. Andererseits dürfen wir die günstigen Gelenkverhältnisse des Innenskeletts als die Grundbedingung der Mannigfaltigkeit der verschiedenen Wirbeltier- und insbesondere der Säugetiergruppe ansehen. Aber nicht nur die Möglichkeit einer hohen Formverschiedenheit wird durch sie gewährleistet, sondern auch wie bereits ausgeführt, stellen sie äußerst günstige Bedingungen für eine hohe Beweglichkeit, für eine Zentrierung der Nervenbahnen, für eine hohe Ausbildung der Sinnesorgane und mithin für eine Entwicklung der intellektuellen Fähigkeiten, wie sie uns in anderen Tierklassen nur als seltene Ausnahmen in vergleichbarer Höhe entgegen treten. Man kann wohl allgemein sagen, daß der Faktor, der den Menschen auf seine heutige Höhe geführt hat, die glückliche Gestaltung seiner Hand ist. Diese ist aber wieder in erster Linie gegeben durch die glückliche Gestaltung der Gelenkverhältnisse. Es kommt hinzu, daß bei dem Endoskelett eine überall sensible, weiche und nachgiebige Haut die direkte Berührung mit den Objekten vermittelt. Hierdurch wird im Verein mit der Möglichkeit, die Objekte zu umfassen, eine Feinheit des Tastens erreicht, die keinen Vergleich mit dem Tasten der Arthropoden zuläßt, soweit es sich um das Betasten der Form eines Gegen-

standes handelt. Bei diesen werden immer nur einige wenige Punkte gleichzeitig in Berührung mit dem Objekt kommen, während wir mit der Hand ein Objekt zu gleicher Zeit an ungezählten Punkten betasten können. Dies ermöglicht weiter den unbeschränkten Gebrauch von Werkzeugen und damit die Entwicklung einer Kultur.

Wir haben im vorausgehenden die Bedeutung des Außenskeletts für die gesamte Organisation der Tiere zu würdigen versucht. Dabei haben sich Beziehungen zur Bewegungsfähigkeit und mittelbar zur Höhe der Ausbildung der Sinnesorgane ergeben. Aber nicht allein der Grad der Entwicklung dieser Organe, sondern auch ihr ganzer Habitus und ihr innerer Bau erhält durch das Außenskelett ein spezifisches Gepräge. Ich erinnere nur an die für die Arthropoden so typische Chitinborste, die mit ihren verschiedenen Modifikationen zum wichtigsten Hilfsmittel für die Allgemeinsinne wurde.

Die geringere Beweglichkeit des Kopfes gegen den Thorax, der Mangel eines Halses und der dadurch bedingte Mangel einer Bewegung des Kopfes nach der Seite und nach hinten — ein Mangel, der durch die bei den Insekten möglichen Drehbewegungen (um die Körperachse) nicht kompensiert wird —, ließ das Bedürfnis nach Augen mit möglichst umfassendem Sehfeld entstehen. Zwei Lösungen waren hier möglich und beide finden wir bei den Arthropoden realisiert. Die Spinnen besitzen eine größere Anzahl von Augen, deren Sehfelder sich zu einem einzigen ergänzen (mit Ausnahme der Hauptaugen). Diese Häufung von Augen führt schon innerhalb der Gruppe der Spinnen zum zweiten Typus, zu dem einheitlichen, aber von einer großen Zahl Einzelaugen zusammengesetzten Facettenauge (*Limulus*), das bei den Krebsen und Insekten das dominierende wird, und als ein spezifisches Auge für Tiere mit Außenskelett angesehen werden darf. Denn — um nochmals kurz zusammen zu fassen — das Außenskelett bedingt eine beschränkte Beweglichkeit. Dieser Mangel muß — was die Augen angeht — durch ein großes Sehfeld ersetzt werden. Es liegt aber in der Natur des Linsenauges, daß sein Sehfeld beschränkt ist. Es mußte also eine Häufung von Linsenaugen stattfinden, die schließlich zur Bildung eines Facettenauges führte. Diese Überlegung läßt es uns nicht mehr so befremdend erscheinen, daß innerhalb der Gruppe der Gliederfüßer mehrere Male unabhängig voneinander ein Facettenauge entstand.

Das Sehfeld des Facettenauges kann beliebig weit ausgedehnt werden. Durchsichtige Tiere, wie *Leptodora*, sehen mit ihrem einen Auge nach allen Richtungen, ohne den Kopf bewegen zu müssen. Bei Libellen fehlt nur ein kleiner Bezirk, um das Sehfeld zu einem allseitig ausgedehnten zu machen. Damit soll nicht gesagt sein, daß Fixierbewegungen bei dem Facettenauge überflüssig würden. Wir werden sehen, daß dies nicht der Fall ist, und werden auch die Erklärung dafür finden.

Die niederen Sinne.

Der Ausdruck „niedere Sinne“ bezieht sich auf den anatomischen Bau der Sinnesorgane. Es sollen damit alle diejenigen zusammengefaßt werden, die weder infolge einer geordneten Aneinanderreihung einer größeren Anzahl von Sinneszellen, noch durch das Auftreten komplizierterer Hilfsapparate zu einem komplexen Organ ausgestattet sind. Der Sammelbegriff „niedere Sinne“ bietet für die Arthropoden insofern Vorteile, als es damit möglich wird, eine Reihe von Sinnesapparaten einfachster Form, deren Funktion bisher nur zum Teil ermittelt werden konnte, mit einem anatomischen Begriff zu umschließen.

Die Unzulänglichkeit unserer physiologischen Kenntnisse läßt es geboten erscheinen, auch als engeres Einteilungsprinzip nicht die Art des Reizes oder die zu postulierende Differenz der Erregungsqualitäten, sondern die Gestalt des Sinnesorgans zu wählen, wobei jedoch gesagt werden muß, daß bei der außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Formen eine gewisse Willkür darin liegt, z. B. eine Einteilung in Haare, Kegel, Kuppeln usw. zu treffen. Wollte man mehr Gewicht darauf legen, ob das Plasma der Sinneszellen direkt mit der Außenwelt in Berührung kommen kann oder nicht, so wäre damit ein physiologisches Moment herein gebracht, über dessen Wert sich jedoch vorderhand wenig aussagen läßt, da es nicht ausgeschlossen ist und durch manche Befunde sogar wahrscheinlich wird, daß eine Trennung der Nervenendigung von der Außenwelt durch eine dünne Chitinlamelle nicht notwendig eine Ausschaltung derjenigen Reize zur Folge hat, die ohne diese trennende Schicht den adäquaten Reiz darstellten. Wir werden uns bei unserer Betrachtung hinsichtlich der Anordnung des Materials in der Hauptsache von dem Gedanken leiten lassen, daß all die verschiedenartigsten Sinnesapparate der Arthropoden mit Einschluß der sogenannten Gehörorgane auf die einfachen Tasthaare zurückgeführt werden können.

Der Besprechung der Physiologie der niederen Sinne kann unseren Kenntnissen entsprechend nur ein geringer Raum zugestanden werden. Wer sich mit dem feineren Bau der Gliedertiere vertraut gemacht hat, wird sich leicht Rechenschaft geben können über die großen Schwierigkeiten, die sich der Erforschung der Funktion dieser Sinne entgegenstellen. Vor allem wird das Experiment oft unmöglich gemacht durch den Umstand, daß die verschiedenartigsten Sinnesapparate in engster räumlicher Vereinigung über den ganzen Körper angeordnet sind. In den wenigen Fällen, wo eine Häufung ein und desselben Sinnesorgans an einem Platze stattgefunden hat, wie z. B. auf den ersten Antennen der Brachyuren, kann an eine experimentelle Ausschaltung der ganzen Gruppe gedacht werden. Doch auch dann noch wird meist eine gewisse Unsicherheit in die Beurteilung des Experiments gebracht durch die gleichzeitig erfolgte Eliminierung einer Reihe anderer Sinnesorgane, die — wenn auch in geringer Zahl — sich

zwischen diesen zerstreut finden. Andererseits sind die für die ersten Antennen besonders charakteristischen Organe — um bei unserem Beispiel zu bleiben — durchaus nicht in ihrem Vorkommen auf diese allein beschränkt.

Des weiteren muß darauf hingewiesen werden, daß es durchaus nicht angeht, für alle gleichartig gebaute Sinnesorgane in der Reihe der Arthropoden dieselbe Funktion anzunehmen. Ist es uns gelungen festzustellen, daß z. B. ein Sinneskegel eines Schmetterlings als Riechorgan aufzufassen ist, so wäre es verfrüht, wollte man nun allen gleichen und sehr ähnlichen Kegeln dieselbe Funktion zuschreiben. Dieser Schluß darf nicht einmal durchgeführt werden für die übrigen Sinneskegel desselben Schmetterlings. Zunächst müssen uns die ganz allmählichen Übergänge dieses Gebildes in verschiedene andere zur Vorsicht mahnen. Besonders beachtenswert sind in dieser Hinsicht die Fälle, in denen sich für nahezu gleich gestaltete Sinnesapparate mit großer Wahrscheinlichkeit eine verschiedene Funktion erschließen läßt. Dies gilt z. B. für Sinnesborsten von Sirex, Schmetterlingen und Dipteren, Borsten einfachster Art mit einer Nervenendigung versehen, die man wohl unbedenklich als Tastorgane ansprechen wird, solange man sie der Oberfläche des Körpers aufsitzend findet. Andere dagegen, die in eine tiefe und wenig geöffnete Grube des Zungentasters bzw. der Antenne versenkt sind (Fig. 14), können wohl nur als Riechorgane, jedenfalls aber nicht als Tastborsten in Betracht kommen. Ähnliches gilt für die in komplizierter Weise differenzierten Zellen der sogenannten Hörorgane. Die Voraussetzung, daß diese bestimmt charakterisierten Zellen nur ein und derselben Reizart zugänglich sind, kann nur hemmend auf ein weiteres Eindringen wirken. Mancherlei spricht hier dafür, daß es ganz allgemein Erschütterungen sind, die den adäquaten Reiz für diese Sinneszellen darstellen, die im einen Fall durch Luftwellen, im anderen Fall durch Erschütterungen der Aufhängepunkte den Sinneszellen mitgeteilt werden.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß vorderhand keine Möglichkeit besteht, für die niederen Sinnesorgane ein allgemein befriedigendes Einteilungsprinzip aufzustellen. Denn nicht nur ist unsere Kenntnis über die Physiologie dieser Organe sehr lückenhaft; auch in dem Bau selbst liegt eine Schwierigkeit begründet, insofern als wir immerhin schon für manche Fälle feststellen können, daß gleichartiger Bau oder wenigstens nahezu gleichartiger Bau mit verschiedenartiger Funktion verbunden ist. Die geringen Differenzen, die sich eventuell in der Form finden lassen, vermögen uns jedoch nicht aus der Verlegenheit zu retten, da ein Beachten so geringer Formunterschiede zur Aufstellung von ungezählten Sinnesorgantypen bei ein und demselben Tier führen müßte.

Dieser Umstand, die außerordentliche Mannigfaltigkeit der niederen Sinnesorgane der Arthropoden hat schon zu eingehenden Erörterungen über den Gültigkeitsbereich des Müllerschen Gesetzes von den spezifischen Energien in dieser Tiergruppe Veranlassung gegeben